



LOS MAMÍFEROS DE LA ISLA DE OMETEPE EN EL LAGO COCIBOLCA, PACÍFICO SUR DE NICARAGUA

ARNULFO MEDINA-FITORIA

Asociación Mastozoológica Nicaragüense – AMAN; Managua, Nicaragua.

RESUMEN

En este estudio se describe la riqueza mastozoológica de la isla de Ometepe, una isla volcánica que se encuentra en un lago de agua dulce. Tanto el carácter insular como su posición geográfica derivan en una singular variedad de ecosistemas naturales como son bosque nuboso, bosque húmedo de influencia Caribeña, el típico bosque seco del Pacífico, coladas de lava y humedales, que en su conjunto albergan poblaciones faunísticas de gran importancia ecológica y social. Una interesante historia evolutiva y de colonización ha dado cabida a una diversidad actual de 51 especies de mamíferos silvestres en la isla, que representa el 26% de los mamíferos continentales del país, incluidas dos especies introducidas con poblaciones silvestres. El 78.4% del total de especies son micromamíferos (murciélagos y roedores), así como no hay evidencia de grandes depredadores o especies con importantes requerimientos de hábitat. Asimismo se formalizó la presencia de seis especies en la isla. Estas son: *Lamproncycteris brachyotis*, *Lonchorhina aurita*, *Micronycteris microtis*, *Trinycteris nicefori*, *Chrotopterus auritus* y *Natalus mexicanus*, que, aunque fueron incluidas en informes técnicos, no estaban apoyadas por ninguna publicación científica. Finalmente en esta investigación se evidenció la extinción de una especie de la isla: el mono araña *Ateles geoffroyi*.

Palabras clave: distribución, diversidad, extinción, hábitat.

Revisado: 09 de abril de 2019; **aceptado:** 04 de junio de 2019; **publicado:** 15 de julio de 2019. **Autor de correspondencia:** Arnulfo Medina-Fitoria, amedinafitoria@gmail.com.

Cita: Medina-Fitoria, A. 2019. Los mamíferos de la isla de Ometepe en el lago Cocibolca, Pacífico Sur de Nicaragua. *Revista Mexicana de Mastozología*, nueva época, 9(1):01-19. ISSN:2007-4484. www.revexmastozologia.unam.mx

RELEVANCIA

Se presenta una lista actualizada de los mamíferos de la isla volcánica de Ometepe, en el Pacífico sur de Nicaragua. Se reportan 51 especies, su distribución, amenazas y estado de conservación. Y se indican prioridades para su conservación.

ABSTRACT

The mastozoological richness of Ometepe Island is described, a volcanic island in a freshwater lake. The insular character and its geographic position derive in a singular variety of ecosystem: cloud forest, humid forest of Caribbean influence, the typical dry forest of the Pacific, lava flows and wetlands, which as a whole host faunal populations of great ecological importance and Social. An interesting evolutionary and colonization history has accommodated a current diversity of 51 species of wild mammals on the island representing 26% of the country's continental mammals, including two introduced species with wild populations. The 78.4% are micromammals (bats and rodents) just as there is no evidence of large predators or species with large habitat requirements. It was also formalized the presence of six species on the island. These are: *Lamproncycteris brachyotis*, *Lonchorhina aurita*, *Micronycteris microtis*, *Trinycteris nicefori*, *Chrotopterus auritus* and *Natalus mexicanus*, which, although included in technical reports, were not supported by any scientific publication. Finally in this investigation the extinction of a species on the island: the spider monkey *Ateles geoffroyi*.

Key words: distribution, diversity, extinction, habitat.

INTRODUCCIÓN

La isla de Ometepe se ubica en el lago Cocibolca y tiene dos volcanes: Concepción y Maderas (Figura 1). Debido a su condición insular y posición geográfica, es un área de transición entre la región seca del Pacífico y la región húmeda del Caribe, lo que da origen a una biodiversidad singular (Gillespie, 1994). En total, 239 especies de vertebrados terrestres han sido identificados en la isla, de los cuales, 148 son aves, 51 mamíferos, 31 y nueve anfibios. De estos últimos uno es endémico: la salamandra de volcán Maderas *Bolitoglossa insularis* (Morales *et al.*, 2007; Sunyer *et al.*, 2008).



Figura 1. Vista de la Isla de Ometepe, Nicaragua. Foto: Arnulfo Medina.

Análisis evolutivo y reseña histórica

La paleontología de vertebrados indica que el arco volcánico centroamericano fue una península norteamericana que se extendía posiblemente hasta Panamá (Kirby y MacFadden, 2005; Lucas, 2014). Esto sugiere que las primeras especies de fauna en Centroamérica llegaron del norte, lo cual es respaldado por el único fósil de dinosaurio centroamericano de 95 Ma (millones de años), encontrado en Honduras y de origen norteamericano (Horne, 1994). La variación de los niveles del mar por cambios climáticos globales, permitieron la llegada de aves del sur en el Oligoceno (25 Ma), seguido de mamíferos en el Mioceno, 23 Ma, (Pelegrin *et al.*, 2018). Asimismo, fósiles de Panamá del primate *Panamacebus* (21 Ma) evidencian la llegada temprana de mamíferos neotropicales (Bloch *et al.*, 2016). Sin embargo, fue la formación del istmo de Panamá lo que facilitó un mayor intercambio de fauna, que alcanzó mayor magnitud hace 2.5 Ma en los periodos interglaciales del Pleistoceno (McPherson, 1985). De esta manera es posible encontrar en

Ometepe especies de ambas latitudes como venados cola blanca y conejos provenientes del norte, con primates, tamandúas, armadillos y zarigüeyas del sur (Pelegrin *et al.*, 2018).

La existencia de dos especies de didélfidos en los volcanes de Ometepe sugiere una antigua conexión terrestre con el continente de hace 0.8-0.7 Ma, tiempo estimado en que este linaje salió de Sudamérica (Cione *et al.*, 2015; Woodburne, 2010). Esta conexión comenzó a perderse posiblemente con el surgimiento del Caribe Centroamericano, uno de los últimos movimientos de masas que unieron al continente en el pleistoceno hace 2.5 Ma (Weyl, 1980) y que continuó con la formación del graben nicaragüense originado por un hundimiento tectónico hace 2 Ma, y que creó los lagos Xolotlán y Cocibolca (Weyl, 1980). Weyl (1980) estima que la depresión ha sido rellenada por sedimentos aluviales y materiales volcánicos que alcanzan un espesor de 2,000 m, lo cual ha causado cambios en la estructura del lago hasta llegar a los 31 msnm y a una profundidad promedio de 13 m (Vammen *et al.*, 2006).

Gillespie (1994) sugiere que el aislamiento pudo finalizar hace 10,000 años, lo que restringió el flujo de fauna y definió la biota de la isla al establecerse una brecha acuática; aunque la información disponible no permite estimar cuantas especies de mamíferos llegaron habitar la isla antes del cierre definitivo, no podemos eximir como probables habitantes históricos a ninguna especie típicamente distribuida en el pacífico sur de Nicaragua que debieron tener las mismas oportunidades. Por su parte, tampoco es posible saber cuántas especies coexistían cuando llegaron los humanos en el año 4000 a.C., quienes han cambiado el paisaje de la isla (Haberland, 1992).

Los primeros humanos en Ometepe fueron chibchas suramericanos, posiblemente matagalpas o mayangnas (Lothrop, 1998); restos de conchas de tortuga y huesos de venado, armadillos y guatusas de hace 2,000 años son atribuidas a estas etnias (Healy, 1980). Un segundo grupo llegó en el año 800, con la llegada de los chorotegas provenientes de México, seguido por nicaraos en el año 1200 (Baker, 2013). Baker (2013) estima que los nicaraos ocupaban el occidente de la isla, los chorotegas el noreste y los descendientes chibchas habitaban el volcán Maderas. Lo poco que sabemos sobre la convivencia de estos grupos en la isla fue dado a conocer por los conquistadores del siglo XVI, quienes describieron aspectos cotidianos como la ca-

cería, al interpretar dibujos pictográficos plasmados en pieles de venado (Serra-Vázquez, 2015).

El descubrimiento del *desaguadero de la mar dulce* en 1539 que conectó el Pacífico y el Caribe, estableció una ruta de tránsito que involucraría a Ometepe como un sitio de abastecimiento de provisiones y refugio, no solo de españoles sino también de piratas, exploradores y naturalistas (Serra-Vázquez, 2015). Ritter von Friedrichsthal en 1837, Frederick Boyle en 1863 y Pablo Levy en 1869, realizaron los primeros estudios sobre geografía, zoología y geología respectivamente (Boyle, 1868; Houwald, 1975; Levy, 1873). Estas exploraciones dieron como resultado la primera reseña mastozoológica del lago Cocibolca, la cual incluía al primate *Mycetes palliatus* Gray 1849 (= *Alouatta palliata*), que fue incorporado en la Biología Central Americana de la Sociedad Linneana (Alston, 1882). En 1883 nuevos reportes de fauna se dieron en la isla por el biólogo sueco Carl Bovallius, quien colectó para la Universidad de Upsala Suecia (uus) nueve especies de mamíferos (Bovallius, 1977).

Los estudios en Ometepe continuaron en los años cincuenta y sesenta del siglo XX con J. Knox Jones Jr. y la Universidad de Kansas (UK), quienes colectaron más de 500 mamíferos (Jones Jr. y Phillips, 1969). A finales del siglo XX se realizó el Ordenamiento Territorial de Ometepe, que incluyó un listado de las especies mastozoológicas (FUNDECINIC, 1994). No obstante, el establecimiento de una estación biológica en el volcán Maderas acrecentó los estudios biológicos, tanto florísticos (Gillespie, 1994; Gillespie y Prigge, 1997) como de fauna, incluidos importantes inventarios de mamíferos realizados por Neal Woodman y la Universidad de Pennsylvania (Woodman, 1998; 2002), y Vilchez (2005) quien inventarió los mamíferos como insumo para el plan de manejo de la Reserva. Por su parte, continuaron evaluaciones de primates (Garber *et al.*, 1999; McCann *et al.*, 2003; Williams-Guillén *et al.*, 2006) y estimación poblacional del venado *Odocoileus virginianus* (Rodríguez, 2009). Por último se analizan los resultados del estudio mastozoológico de la isla de Ometepe como insumos para la propuesta de biosfera (Medina, 2010).

ÁREA DE ESTUDIO

La isla de Ometepe de 276 km² está ubicada en el lago Cocibolca, un lago de agua dulce de 8,264 km² con 400 isletas, dos islas y dos volcanes. El volcán

Concepción (1,610 m), al oeste de la isla, se encuentra activo y tiene vegetación escasa, mientras que el volcán Maderas al oriente (1,430 m), se compone de un cono truncado y una laguna de cuatro ha alimentada por la condensación de la humedad del bosque nuboso (INETER, 1994). La isla pertenece al departamento de Rivas y se divide en dos municipios: Moyogalpa y Altagracia; con una población de 40,000 habitantes. Presenta un régimen lluvioso de mayo a noviembre, con un promedio de 1,600 mm anuales y una temperatura media de 27° C (INETER, 1994).

Ometepe tiene una combinación de climas; los sectores de Altagracia y el Volcán Maderas son influidos por flujos húmedos del Caribe, que afecta a la vegetación y crea mayor precipitación, lo cual forma ecosistemas típicos de trópico húmedo. Moyogalpa y las zonas bajas de ambos volcanes que reciben menos humedad producen ecosistemas de trópico seco (Gillespie, 1994). Díaz y Díaz (2009) determinaron que hay seis ecosistemas: bosque nuboso, bosque húmedo, transición bosque húmedo-seco, bosque seco, coladas volcánicas y humedales (Figura 2). La isla fue declarada área protegida en 1983 bajo decreto 13-20, donde se reconocen a ambos volcanes como reservas naturales y por la ley 203 en 1995 que la declaró Patrimonio Cultural de la Nación (La Gaceta, 2013). La Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) la integró en 2010 al Programa Hombre y Biósfera, la cual fue aprobada bajo Ley No. 833 en La Gaceta (2013) con tres áreas protegidas: La Reserva Natural Volcán Concepción (Figura 3), El Parque Nacional Volcán Maderas (Figura 4) y El Refugio de Vida Silvestre Peña Inculca-Humedal Istián (Figura 5).

MÉTODOS

Para hacer esta investigación, se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica y análisis de información no publicada científicamente, que incluye reportes técnicos y tesis, los cuales se tabulan cronológicamente en tiempo y espacio. No se revisó el material depositado en museos extranjeros pertinente a los mamíferos de la isla, aunque sí se revisaron las bases de datos de murciélagos y roedores de Ometepe de la University of Kansas Biodiversity Research Center (UK) y del American Museum of Natural History (AMNH). La nomenclatura se basó en Wilson y Reeder (2005), con cambios acordes a publicaciones recientes.

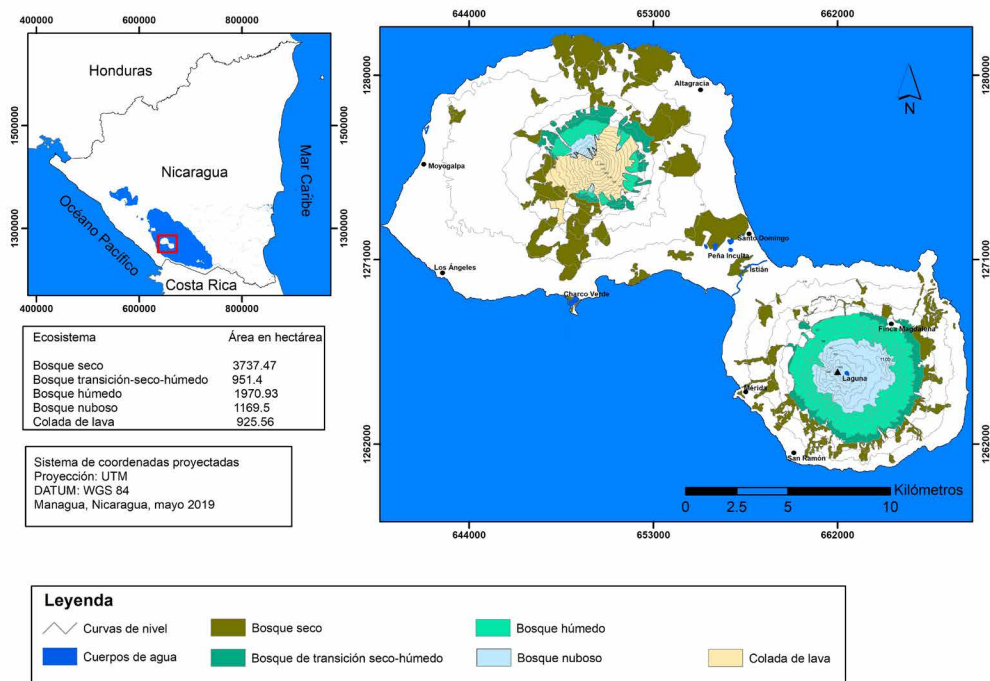


Figura 2. Diferentes tipos de ecosistemas que se presentan en la isla de Ometepe, Nicaragua. Tomado de Díaz y Díaz, 2009.



Figura 3. Reserva Natural Volcán Concepción en la Isla de Ometepe en Nicaragua. Foto: Arnulfo Medina.



Figura 4. Parque Nacional Volcán Maderas, Isla Ometepe en Nicaragua. Foto: Arnulfo Medina.



Figura 5. Refugio Vida Silvestre Peña Inculca–Humedal Istián, Isla Ometepe, Nicaragua. Foto: Arnulfo Medina.

Todas las localidades expresadas en las distribuciones de las especies se encuentran en el mapa de ecosistemas de la isla (Figura 2).

RESULTADOS

Como resultado se reconocen 9 ordenes, 17 familias y 51 especies de mamíferos en la isla de Ometepe (Cuadro 1), lo que representa el 26.4% del total de

mamíferos continentales de Nicaragua (Medina-Fitoria y Saldaña, 2012). Esto incluye seis especies sin reportes científicos previos: *Lamproncyteris brachyotis*, *Lonchorhina aurita*, *Microncyteris microtis*, *Trinycteris nicefori*, *Chrotopterus auritus* y *Natalus mexicanus*. Esta diversidad también contiene dos especies no nativas, la rata (*Rattus rattus*) y el ratón común (*Mus musculus*) y se evidencia la extinción de la especie de primate *Ateles geoffroyi*.

Cuadro 1. Lista de especies de mamíferos y las tres áreas protegidas (Volcán Concepción, Istián Peña Inculca y Volcán Maderas) en la isla de Ometepe, Nicaragua.

Nº	Orden / Familia / Especie	Volcán Concepción	Istián (Peña Inculca)	Volcán Maderas
Marsupialia / Didelphidae				
1	<i>Philander opossum</i>	Bosque seco (Medina, 2010)		La Laguna (Vílchez, 2005; Medina, 2010) San Ramón (Woodman, 1998)
2	<i>Didelphis marsupialis</i>		Humedal Iztián (Medina, 2010)	San Ramón (Woodman, 1998)
Cingulata / Dasypodidae				
3	<i>Dasypus novemcinctus</i>	Moyogalpa (Bovallius, 1977) Bosque seco (Medina, 2010)		Bosque húmedo (Vílchez, 2005)
4	<i>Cabassous centralis</i>			San Ramón (Woodman, 1998)
Pilosa / Myrmecophagidae				
5	<i>Tamandua mexicana</i>	Moyogalpa (Bovallius, 1977)		San Ramón (Woodman, 1998) Bosque húmedo (Medina, 2010)
Chiroptera / Emballonuridae				
6	<i>Rhynchonycteris naso</i>	Altagracia (Base datos UK)	Peña Inculca (Woodman, 1998) Humedal Istián (Medina, 2010)	Bosque seco (Vílchez, 2005)
7	<i>Balantiopteryx plicata</i>	Altagracia (Base datos UK)	Santo Domingo (Base datos UK)	San Ramón (Woodman, 1998)
8	<i>Saccopteryx bilineata</i>	Altagracia (Base datos UK) Bosque seco (Medina, 2010)		San Ramón (Woodman, 1998)

Cuadro 1. Continuación...

Nº	Orden / Familia / Especie	Volcán Concepción	Istián (Peña Inculca)	Volcán Maderas
Noctilionidae				
9	<i>Noctilio albiventris</i>	Altagracia (Base datos UK)	Humedal Istián (Medina, 2010)	San Ramón (Woodman, 1998)
10	<i>Noctilio leporinus</i>	Altagracia (Jones Jr. et al., 1971)		Merida (Jones Jr. et al., 1971) San Ramón (Woodman, 1998)
Phyllostomidae				
11	<i>Lamproncyteris brachyotis</i>	Bosque seco (Medina, 2010)		
12	<i>Lonchorhina aurita</i>	Bosque seco (Medina, 2010)		
13	<i>Phyllostomus discolor</i>	Moyogalpa (Base de datos UK) Bosque seco (Medina, 2010)	Santo Domingo (Base datos UK) Peña Inculca (Woodman, 1998)	
14	<i>Micronycteris microtis</i>			Finca Magdalena (Vílchez, 2005)
15	<i>Trinycteris nicefori</i>			Finca Magdalena (Vílchez, 2005)
16	<i>Chrotopterus auritus</i>			Bosque nuboso (Vílchez, 2005)
17	<i>Glossophaga comissarisi</i>	Bosque seco (Medina, 2010)	Peña Inculca (Medina, 2010)	Bosque seco y nuboso (Vílchez, 2005)
18	<i>Glossophaga soricina</i>	Moyogalpa (Base de datos UK) Bosque seco (Medina, 2010)	Santo Domingo (Base de datos UK) Peña Inculca (Medina, 2010)	Mérida (Base de datos UK) Bosque seco (Vílchez, 2005)
19	<i>Glossophaga leachii</i>	Moyogalpa (Base de datos UK)		San Ramón (Woodman, 1998)
20	<i>Carollia perspicillata</i>	Moyogalpa (Base de datos UK) Bosque seco (Medina, 2010)	Peña Inculca (Woodman, 1998) Humedal Istián (Medina, 2010)	Bosque seco y Húmedo (Vílchez, 2005) Bosque seco y Húmedo (Medina, 2010)
21	<i>Carollia subrufa</i>	Moyogalpa (Base de datos UK) Bosque seco (Medina, 2010)	Peña Inculca (Woodman, 1998)	Mérida (Base de datos UK) Bosque seco (Vílchez, 2005; Medina, 2010)
22	<i>Carollia sowelli</i>			Mérida (Base de datos UK) San Ramón (Woodman, 1998)

Cuadro 1. Continuación...

Nº	Orden / Familia / Especie	Volcán Concepción	Istián (Peña Inculca)	Volcán Maderas
23	<i>Sturnira parvidens</i>	Moyogalpa (Base de datos UK) Bosque seco (Medina, 2010)	Peña Inculca (Woodman, 1998)	Mérida (Base de datos UK)
24	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Moyogalpa y Altagracia (Base de datos UK) Bosque seco (Medina, 2010)		Bosque seco y húmedo (Vílchez, 2005) Bosque seco y húmedo (Medina, 2010)
25	<i>Artibeus lituratus</i>	Altagracia (Base datos UK)		San Ramón (Woodman, 1998) Bosque seco y húmedo (Medina, 2010)
26	<i>Dermanura phaeotis</i>		Peña Inculca (Base de datos UK) Humedal Istián (Medina, 2010)	Bosque seco (Vílchez, 2005)
27	<i>Dermanura watsoni</i>			San Ramón (Woodman, 1998)
28	<i>Dermanura tolteca</i>			Mérida y San Ramón (Jones Jr. et al., 1971) San Ramón (Woodman, 1998) Bosque húmedo (Medina 2010)
29	<i>Uroderma convexum</i>	Altagracia (Base de datos UK)	Humedal Istián (Medina, 2010)	Finca Magdalena (Vílchez, 2005)
30	<i>Platyrrhinus helleri</i>	Bosque seco (Medina, 2010)	Sto.Domingo (Base de datos UK)	Mérida y San Ramón (Jones Jr. et al., 1971) Finca Magdalena (Vílchez, 2005)
31	<i>Chiroderma villosum</i>	Bosque seco (Medina, 2010)	Sto.Domingo (Base de datos UK) Peña Inculca (Woodman, 1998)	Mérida (Jones Jr. et al., 1971)
32	<i>Desmodus rotundus</i>	Altagracia (Base de datos UK)	Peña Inculca (Woodman, 1998)	Mérida (Jones Jr. et al., 1971) San Ramón (Woodman, 1998) Bosque seco (Vílchez, 2005)
Natalidae				
33	<i>Natalus mexicanus</i>			Bosque seco (Vílchez, 2005)

Cuadro 1. Continuación...

Nº	Orden / Familia / Especie	Volcán Concepción	Istián (Peña Inculca)	Volcán Maderas
Vespertilionidae				
34	<i>Rhogeessa bickhami</i>	Bosque seco (Medina, 2010)	Sto. Domingo (Base de datos UK) Peña Inculca (Woodman, 1998)	San Ramón (Base de datos UK)
Primates / Cebidae				
35	<i>Cebus capucinus</i>	Charco Verde (Bovallius, 1977)		Nebliselva (Woodman, 1998) Finca Magdalena (Medina, 2010)
36	<i>Alouatta palliata</i>	Moyogalpa (Boyle, 1868) Moyogalpa (Bovallius, 1977) Bosque seco (Woodman, 1998) Charco Verde (Medina, 2010)	Humedal (Medina, 2010)	Bosque seco y húmedo (Garber <i>et al.</i> , 1999) Bosque seco y húmedo (McCann <i>et al.</i> 2003) Cafetal (Williams-Guillén <i>et al.</i> 2006)
+	<i>Ateles geoffroyi</i>	Moyogalpa (Bovallius, 1977)		
Rodentia / Sciuridae				
37	<i>Sciurus variegatoides</i>	Moyogalpa (Boyle, 1868) Jones Jr. y Phillips, 1969 Bosque seco (Medina, 2010)	Peña Inculca (Woodman, 1998) Humedal (Medina, 2010)	Jones Jr. y Phillips, 1969 San Ramón (Vílchez, 2005; Woodman, 1998) Bosque seco (Medina, 2010)
Heteromyidae				
38	<i>Liomys salvini</i>	Altagracia (Genoways, 1973) Bosque seco (Medina, 2010; Woodman, 2002)	Peña Inculca (Woodman, 1998)	Mérida (Genoways, 1973)
Cricetidae				
39	<i>Sigmodon hirsutus</i>		Peña Inculca (Woodman, 2002)	Bosque húmedo (Vílchez, 2005) Bosque nuboso (Medina, 2010)
40	<i>Oryzomys couesi</i>	Altagracia (Jones Jr. y Engstrom, 1986)		San Ramón (Woodman, 1998)
41	<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	Altagracia (Jones Jr. y Engstrom, 1986)		San Ramón (Woodman, 1998)

Cuadro 1. Continuación...

Nº	Orden / Familia / Especie	Volcán Concepción	Istián (Peña Inculca)	Volcán Maderas
42	<i>Peromyscus mexicanus</i>			Mérida (Jones Jr y Yates 1983) San Ramón (Woodman, 1998) Bosque húmedo y nuboso (Medina, 2010; Vílchez, 2005)
43	<i>Peromyscus stirtoni</i>	Bosque seco (Medina, 2010)	Peña Inculca (Woodman, 2002)	
Muridae				
44	<i>Rattus rattus</i>	Altagracia (Medina, 2010)		San Ramón (Woodman, 1998)
45	<i>Mus musculus</i>		Santo Domingo (Medina, 2010)	San Ramón (Woodman, 1998)
Erethizontidae				
46	<i>Sphiggurus mexicanus</i>	Moyogalpa (Bovallius, 1977)	Peña Inculca (Medina, 2010)	San Ramón (Woodman, 1998)
Dasyproctidae				
47	<i>Dasyprocta punctata</i>	Moyogalpa (Bovallius, 1977) Bosque seco (Medina, 2010)		San Ramón (Woodman, 1998) Bosque húmedo (Vílchez, 2005)
Lagomorpha / Leporidae				
48	<i>Sylvilagus floridanus</i>	Moyogalpa (Bovallius, 1977) Altagracia (Yates <i>et al.</i> , 1979)	Humedal Istián (Medina, 2010)	San Ramón (Woodman, 1998)
Carnívora / Procyonidae				
49	<i>Nasua narica</i>			San Ramón (Woodman, 1998) Bosque seco (Vílchez, 2005)
50	<i>Procyon lotor</i>			Bosque seco (Vílchez, 2005)
Cetartiodactyla / Cervidae				
51	<i>Odocoileus virginianus</i>	Moyogalpa (Bovallius, 1977) Bosque seco (Jones Jr. y Phillips, 1969)	Peña Inculca (Woodman, 1998)	San Ramón (Woodman, 1998) Bosque húmedo y nuboso (Rodríguez, 2009)

† Especie extinta.

Asimismo, cuatro especies son características del Pacífico seco: el ratón *Liomys salvini* y los murciélagos *Balantiopteryx plicata*, *Carollia subrufa* y *Lampronyc-teris brachyotis*; una especie de murciélago es distintiva de las tierras caribeñas, *Lonchorhina aurita*. El ratón *Peromyscus mexicanus* y el murciélago *Derma-nura tolteca* son representativos de las montañas altas del norte. Una de estas especies está catalogada con datos deficientes por la Unión Internacional para la Conservación de la naturaleza (IUCN, 2019); dos especies están en riesgo a nivel nacional (Medina-Fitoria *et al.*, 2017); nueve se encuentran en los listados de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres-CITES (CCAD, 2010); y 10 están protegidas en Nicaragua por el reglamento de veda del Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales (MARENA, 2016; Cuadro 2).

Análisis de especies relevantes

Orden Primates (Monos)

Alouatta palliata (Gray 1849)

Representa la primera referencia mastozoológica del lago Cocibolca, referida como *Mycetes palliatus*

(Gray) y descrita en 1848 a partir de supuestos especímenes de Venezuela (Sallé, Museo Británico); sin embargo, P. L. Sclater, Secretario de la Sociedad Zoológica de Londres, demostró que provenían de las islas del lago de Nicaragua (Alston, 1882). En 1863 tres individuos fueron colectados en Ometepe para el Museo Británico (Boyle, 1868) y en 1883 se colectó en Moyogalpa un individuo para la Universidad de Upsala, Suecia-uus (Bovallius, 1977). Este mono habita el bosque seco y húmedo, cafetales y cacaoales de la finca Magdalena del Volcán Maderas (Garber *et al.*, 1999; McCann *et al.*, 2003; Williams-Guillén *et al.*, 2006); así como en el bosque Peña Inculca (Woodman 1998); el bosque seco del Volcán Concepción y en los humedales Charco Verde e Istián (Medina, 2010). Aunque aún es común en la isla, se estima que las metapoblaciones han disminuido, así como sus interacciones y estructuras grupales, aunque aún no presenta evidencia de endogamia (Winkler, 1999).

Ateles geoffroyi (Kuhl, 1820)

Este mono no ha sido reportado desde 1883 cuando C. Bovallius lo describió en Moyogalpa de la siguiente manera:

Cuadro 2. Listado de mamíferos de importancia para la conservación en Ometepe.

ESPECIE	Listas Rojas	CITES	Vedas nacionales	Valor Cinegético
<i>Lampronyc-teris brachyotis</i>	PE (Nacional)			
<i>Trinycteris nicefori</i>	A (Nacional)			
<i>Tamandua mexicana</i>		III	Veda Indefinida	
<i>Dasyprocta novemcinctus</i>			Veda Parcial	X
<i>Cabassous centralis</i>		III		
<i>Alouatta palliate</i>		I	Veda Indefinida	
<i>Cebus capucinus</i>		II	Veda Indefinida	
<i>Sciurus variegatoides</i>				X
<i>Sphiggurus mexicanus</i>		III		
<i>Dasyprocta punctata</i>		III	Veda Parcial	X
<i>Nasua narica</i>		III	Veda Parcial	X
<i>Odocoileus virginianus</i>			Veda Parcial	X
Total especies		9	10	5

Listas Rojas= PE: Peligro de extinción, A: amenazada.

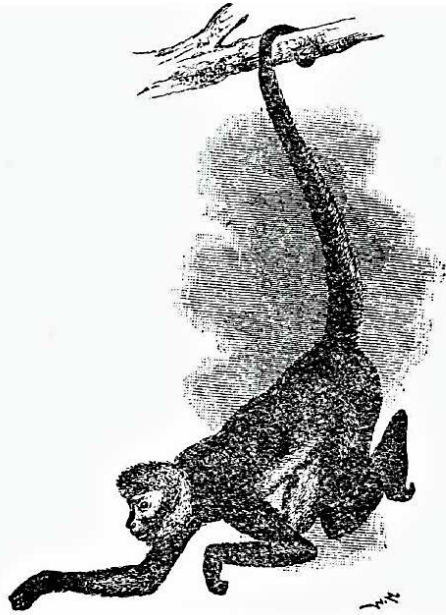


Figura 6. Mono araña (*Ateles geoffroyi*) en estado silvestre, 1883. Ilustración: Bovallius, 1977.

Una vez me refugié huyendo del sol, oí un alboroto de urracas. Cuando fui a ver me encontré un tropel de monos arañas que estaban robando huevos de los nidos. Desde un árbol tiraban ramas y algunas de las hembras llevaban crías, una por hembra. Un mono saltó a las ramas inferiores y se colgó con la cola en la posición que se representa (Figura 6).

En el poblado Los Ángeles, Bovallius colectó un individuo para la uus (Bovallius, 1977). Nadie más lo ha reportado en estado silvestre, por lo que se considera actualmente extinto. Esto debió ocurrir en la primera mitad del siglo XX por razones desconocidas, aunque acciones antropogénicas como la cacería de autoconsumo pudo ser una causa, pues según Bovallius (1977) era común en la dieta de los isleños, principalmente de la población indígena.

Orden Rodentia (ardillas, ratas y ratones)

Sciurus variegatoides (Ogilby, 1839)

Es una especie mesoamericana con seis subespecies en Nicaragua, una de ellas reconocida en Ometepe como *S. v. dorsalis*, que es endémica del pacífico de Nicaragua y el noroeste de Costa Rica (Medina-Fitoria *et al.*, 2018). En el siglo XIX, Boyle (1868) y Bovallius (1977) la reportaron en el volcán Concepción. Tres patrones de coloración de esta especie, diferentes a la ya conocida, han sido do-

cumentados en la isla (Jones Jr. y Phillips, 1969; Medina-Fitoria *et al.*, 2018). En 1968, J. Jones Jr. describió estas variaciones de la siguiente manera:

Los especímenes del norte de la isla eran inusuales y de hecho representan una subespecie no descrita. Aun así, no estábamos preparados para lo que encontramos. Smith y Choate obtuvieron en el volcán del sur una emocionante muestra, algunas negras, otras canela claro, otras de color rojizo y otras que combinaban amarillo, rojo, negro y blanco (Jones Jr. y Phillips, 1969).



Figura 7. Patrón de coloración no definido taxonómicamente de *Sciurus variegatoides*, posible intergradación de alguna forma de línea dorsal. Foto: Arnulfo Medina.



Figura 8. Patrón melánico de *S. variegatoides*. Foto: Orlando Jarquín.

Aunque estos datos no se han publicado, dos de estos patrones de coloración se han confirmado, uno colorido con líneas laterales (posible variación de alguna subespecie de banda dorsal; Figura 7) y un patrón melánico (Figura 8). La subespecie con banda dorsal, *S. variegatoides dorsalis* habita las partes medias y bajas de ambos volcanes; en las partes bajas del volcán Maderas coexiste con individuos más coloridos y de líneas laterales. No obstante, los individuos melánicos han sido registrados únicamente en el bosque húmedo del volcán Maderas (Medina-Fitoria *et al.*, 2018; Vílchez, 2005; Woodman, 1998).

Liomys salvini (Thomas, 1893)

Es una especie mesoamericana con dos subespecies en Nicaragua: *L. s. vulcani* del occidente y *L. s. salvini* del pacífico sur y centro del país; la última se encuentra en la isla. Datos de colecta de Altigracia y Moyogalpa (Volcán Concepción) y Mérida (Volcán Maderas) mostraron individuos machos con una longitud más grande que el promedio de la especie y una marcada variación intrapoblacional (Genoways, 1973). En la isla habita los bosques secos (< 300 m) y coladas de lava (Medina, 2010; Woodman, 2002).

Oryzomys couesi (Alston, 1877)

De acuerdo con colectas del volcán Maderas y Altigracia (AMNH) e identificadas como *O. c. couesi*, se separaron del grupo de muestras de otras localidades, debido a sus medidas más pequeñas (especialmente de la longitud de la cola), por lo que divergen de vecinos cercanos geográficamente (Jones Jr. y Engstrom, 1986); nuevos reportes en el volcán Maderas (Woodman, 1998).

Peromyscus mexicanus (Saussure, 1860)

En el volcán Maderas, esta especie ha sido reportada en los cafetales de Mérida (Jones Jr. y Yates, 1983), cultivos de cacao (Medina, 2010) y en los bosques nuboso y húmedo (Vílchez, 2005; Woodman, 1998). Medina (2010) informó de una raza oscura habitando el bosque húmedo y nuboso del volcán Maderas, que coincide con las medidas morfológicas propuestas para esta especie (Figura 9).

Agouti paca (Linnaeus, 1766)

Esta especie fue mencionada en las crónicas de Indias del siglo XIX (Serra-Vázquez, 2015). FUNDENIC



Figura 9. Raza melánica de *Peromyscus* del Volcán Maderas. Foto: Arnulfo Medina.

(1994) la reportó con base en entrevistas, aunque ningún investigador ha observado esta especie, por lo que su presencia es actualmente incierta.

Orden Carnívora

En general los carnívoros son escasos en la isla y no hay grandes depredadores. Actualmente, no se encuentran grupos de mamíferos típicos de Nicaragua como felinos, cánidos, mustélidos y mefítidos. Sin embargo, es posible que algunas de estas especies hayan habitado la isla, por lo que se asume la existencia de una antigua conexión. Alusiones al respecto son descritas en la cerámica de Ometepe, donde se muestran abundantes figuras de felinos, por lo cual el periodo que va de 950 a 1100 en la isla se denominó “fase gato” (Serra-Vázquez, 2015). En 1850 Ephraim Squier también hizo referencia a felinos en la isla cuando escribió: *Entre los objetos encontrados en Ometepe está una máscara de tigre, en cobre, que no carece de valor artístico y tiene cierto grado de vívido realismo* (Squier, 1989). Por último, J. Froebel en su descripción de Ometepe de 1850 también indica la presencia de “tigres” como parte de la fauna típica de la isla (Froebel, 1978). Por su parte, dos especies de mustélidos (*Mustela frenata* y *Eira barbara*) son citados por FUNDENIC (1994) con base en entrevistas aun cuando no existe evidencia científica que identifique a estas especies en la isla.

Aunque estos informes no confirman la presencia de grandes carnívoros, no podemos descartar

su presencia en algún momento histórico de la isla; pero mientras no haya evidencia, estas especies no son consideradas parte de la fauna de Ometepe.

Orden Artiodactyla (venados)

Odocoileus virginianus (Zimmermann, 1780)

Los registros de esta especie en la isla datan de hace 2,000 años (Healy, 1980). Fue colectada en 1883 como *Cervus rufinus* (uus) en el volcán Concepción, Moyogalpa (Bovallius, 1977). Por su parte, en el volcán Maderas fue reportada en el bosque húmedo, en bosque nuboso (Vílchez, 2005; Woodman, 1998), y Rodríguez (2009) la reportó desde los 800 m hasta la laguna del volcán Maderas (densidad de 0.5 ± 0.91 EE venados/ha); un valor considerado estable (Gallina, 1994). Según López *et al.* (2007), esta densidad es posible sin depredadores naturales o cacería. Un ejemplo de ello es la isla San Lucas en Costa Rica, donde se estimó una densidad de 1 individuo/ha. Esta especie requiere estudios poblacionales en el volcán Concepción donde se sospecha que es poco común, así como de estudios genéticos que determinen su relación con otras poblaciones. Jones Jr. y Phillips (1969) observaron que los venados de Ometepe son más pequeños en tamaño que los individuos continentales (Figura 10).

Orden Chiroptera (murciélagos)

En la isla se reportó una riqueza de 29 especies (Cuadro 1), que representa el 27% de los murciélagos de Nicaragua (Medina-Fitoria, 2014). Esto incluye 12 especies frugívoras, 10 insectívoras, 3 nectarívoras, 2 carnívoras, 1 especie omnívora y 1 hematófaga. En el mes de abril se han reportado hembras preñadas de las especies *Dermanura phaeotis*, *D. tolteca*, *Carollia perspicillata*, *C. subrufa*, *Glossophaga soricina*, *L. aurita* y *Phyllostomus discolor*. Un macho activo (escrotado) también fue reportado en esta época, el cual pertenecía a la especie *L. brachyotis* (Medina, 2010).

DISCUSIÓN

La importancia mastozoológica de la isla de Ometepe radica en que en un área relativamente pequeña coexisten actualmente más de una cuarta parte de las especies de mamíferos silvestres del país, de las cuales varias se encuentran en riesgo a nivel nacional. Esta diversidad es producto de procesos



Figure 5. Dr. Jones (left) and James Dale Smith skinning a white-tailed deer from Ometepe Island. Note the small size of the deer, an adult female, as compared with individuals of the same species from Kansas.

Figura 10. Investigadores de la UK: J. Knox Jones Jr. (izquierda) y James D. Smith desollando un venado en Ometepe. Nota original: *nótese el pequeño tamaño, una hembra adulta* (Jones Jr. y Phillips, 1969).

evolutivos y antropológicos. Dichos procesos van desde la llegada de las primeras especies de fauna procedentes del norte, seguidos por especies del sur, aunado al aislamiento de estos individuos y la llegada de los humanos. A los humanos se les atribuyen no solo grandes cambios en el paisaje, sino también la extinción de al menos una especie y la introducción de dos especies exóticas que han logrado generar poblaciones silvestres.

Por ser un área de transición entre varias zonas biogeográficas del país, Ometepe presenta una amplia diversidad de ecosistemas terrestres y acuáticos.

cos (Díaz y Díaz, 2009; Gillespie, 1994) y, aunque la mayoría de las especies utilizan varios de estos ecosistemas, algunas están asociadas a un tipo de cobertura específico, por lo que están limitadas a una porción de la isla, por ejemplo especies características del bosque seco, o bien especies del bosque húmedo o de nebliselva. Esto demuestra la importancia de mantener las diferentes coberturas vegetales en su conjunto. Estudios en México (Medellín *et al.*, 2000), Nicaragua (Medina-Fitoria *et al.*, 2007) y Costa Rica (Harvey *et al.*, 2006) han demostrado que al comparar diversos hábitats, la vegetación es la variable más importante para la conservación de especies como los murciélagos en bosques neotropicales.

Los murciélagos son el grupo de mamífero más diverso en Ometepe, ya que agrupa el 57% de las especies. Su alta riqueza podría asociarse no solo a la alta diversidad de ambientes en la isla, sino también a la capacidad de vuelo que les permite desplazarse grandes distancias (Fleming, 1988), por lo que el viaje de menos de 10 km que separa a Ometepe del continente no parece ser obstáculo para que los murciélagos se desplacen hacia o fuera de la isla. Medina *et al.*, (2007), a través de recaptura en un paisaje fragmentado de Nicaragua, registraron desplazamientos de 11 km en especies frugívoras, con registros de hasta 25 km en el caso de *Carollia perspicillata* (Fleming, 1988).

No obstante, aunque el aislamiento de Ometepe no parece tener mayor efecto en las comunidades de murciélagos, sí parece haber afectado a algunas especies de mamíferos terrestres por la divergencia en tamaño con poblaciones continentales. Ejemplo de ello son el venado *Odocoileus virginianus*, cuyas medidas morfológicas son más pequeñas en comparación con individuos del resto del país y de Norteamérica (Jones Jr. y Phillips, 1969), y la rata *Oryzomys couesi*, la cual también presenta medidas pequeñas, que divergen de los vecinos más cercanos. Según Jones Jr. y Engstrom (1986) podría tratarse de una nueva especie. Foster (1964) y Van Valen (1973) explican con la "regla de islas" cómo las poblaciones isleñas divergen en tamaño en relación con poblaciones continentales, donde especies de cuerpos grandes evolucionan para tener cuerpos de tamaños pequeños (enanismo). La explicación refiere a limitaciones de recursos o para liberarse de la competencia y la depredación que permite la evolución a un tamaño óptimo; el grado de enanismo será proporcional al tiempo de aislamiento (Kirby y

MacFadden, 2005). Este fenómeno ha sido reportado en el pequeño perezoso *Bradypus pigmaeus* del archipiélago de Bocas del Toro, Panamá (Anderson y Handley, 2002).

También es necesario hacer estudios taxonómicos sobre la ardilla *Sciurus variegatoides*, que presenta tres patrones diferentes de coloración y solo una es reconocida como subespecie, lo que hace de la isla el único sitio del país donde se ha informado de este tipo de coexistencia (Medina-Fitoria *et al.*, 2018). La simpatria entre tres subespecies de esta especie se da en Costa Rica, entre el golfo de Nicoya y la cordillera de Tilarán, una zona considerada de ecotono (McPherson, 1985). El registro de dos especies de *Peromyscus* es también un tema sugestivo de investigación, ya que ambas se aíslan de sus rangos de distribución relativamente limitado (Baltensperger y Brown, 2015). Una raza melánica de este género coexiste en el volcán Maderas, la cual se reportó como localmente común en abril de 2010 (Medina, 2010), quizá asociada a *P. mexicanus*, ya que de acuerdo con Emmons (1999), individuos de esta especie que viven a mayor altura pueden llegar a presentar pelaje más oscuro y denso. Según Álvarez y Cortés (2000) la densidad de roedores en islas puede presentar fuertes fluctuaciones anuales por la disponibilidad de semillas y la densidad de depredadores, de manera que la poca presencia de mamíferos carnívoros podría incidir en la abundancia de roedores.

Aunque especies de mamíferos de gran porte no se presentan actualmente en la isla, como el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el tapir (*Tapirus bairdii*) o los chanchos de monte (Tayassuidae), nada impide pensar que no pudieran habitarla. Sin embargo, el pequeño tamaño de la isla pudo condicionar la persistencia de especies con altos requerimientos de hábitat, por lo que algunas de ellas pudieron establecerse con pocos individuos y llegar a extinguirse con solo eliminar algunos de ellos, ya sea por competencia con otras especies silvestres, o bien por causas antropogénicas. Newmark (1995) y MacArthur y Wilson (1967), con su teoría de biogeografía de islas, indican que la proporción de mamíferos en islas disminuye en relación con el tamaño de su superficie y a su distancia al continente, lo cual afecta el índice de extinción y aumenta la posibilidad de extinción en islas pequeñas. Por su parte, el primate *Ateles geoffroyi* se considera extinto en Ometepe. Aunque reportes de finales del siglo XIX aún describían grupos reproductivos de esta

especie (Bovallius, 1977), nadie más lo ha reportado en la isla. De manera que si consideramos la extinción como un proceso que ya ha ocurrido en esta zona, es prudente pensar que una mayor cantidad de especies pudo habitar Ometepe, en comparación con la riqueza actual. Aunque pudieron darse extinciones naturales, cabe la posibilidad de que los humanos acrecentaron estos procesos, lo que favoreció el exterminio directo, la disminución del hábitat y la introducción de linajes exóticos. Las especies más vulnerables fueron particularmente las que se movilizan a escalas grandes, como el jaguar, cuyos machos requieren un área de 40 km² de hábitat (Rabinowitz y Nottingham, 1986) y un área mínima de 5,000 km² para mantener una población estable (Redford y Robinson, 1991).

Es difícil calcular el costo ambiental causado por los humanos en Ometepe, pero actividades como el cultivo del tabaco del siglo XX tuvieron costos altos por la deforestación para suministro de madera que requerían los hornos de secado. Según Dévé (1985), una manzana (mz) de tabaco (0.7 ha) requería una mz de bosque, con dos ciclos por año. Esta actividad comenzó en 1950 hasta alcanzar la cifra de 1,500 mz en los años setenta. INETER (1994), señala que en 1990 el bosque denso se redujo a 8%, con 40% de crecimiento secundario y 45% agroganadería.

En consecuencia, el hábitat natural disminuyó más del 50% en una isla, que en proporción ya es pequeña, lo que eliminó casi todos los bosques de bajura y desplazó individuos de zonas costeras a las laderas de los volcanes. Esto también ha disminuido la conexión entre éstos, cuya cintura es el Istmo de Istián, que actualmente concentra buena parte de las tierras cultivables (Baltensperger y Brown, 2015). Según Loiselle y Blake (1991) la ruptura que experimentan los mamíferos en sus rutas de movimiento a nivel local es una de las consecuencias de la fragmentación que más influye en sus poblaciones. Por lo tanto, es de esperarse que en la isla las poblaciones de mamíferos silvestres disminuyan en el futuro sino se toman medidas de protección acorde con los ecosistemas. En principio se debe poner atención a las especies consideradas importantes para la conservación, por lo que es necesario obtener datos poblacionales de muchas especies, ya que sin ellos el establecimiento de prioridades de manejo resulta complejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Flora y Fauna Internacional (FFI) y a la Fundación entre Volcanes. A Salvadora Morales, Marlon González y Norlan Zambrana. A Timothy McCarthy (q.e.p.d.) y a Bruce Miller, quienes facilitaron mucha de la información histórica de colectas. A Fabricio y Fabio Díaz autores del mapa de Ecosistemas de Ometepe.

LITERATURA CITADA

- Alston E.R. 1882. Mammalia. Pp. 1-220, en: *Biología Central-Americana* (Godman F. y O. Salvin, eds.) Taylor and Francis, London.
- Álvarez S.T. y P. Cortés. 2000. *Análisis de la variación de la población de mamíferos pequeños como respuesta a los cambios de la vegetación por el efecto del niño*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, B.C.S., México.
- Anderson, R.P. y C.O. Handley. 2002. Dwarfism in insular sloths: biogeography, selection, and evolutionary rate. *Evolution*, 56:1045-1058.
- Baltensperger, A. y C. Brown. 2015. Mammalian biodiversity conservation at two biological stations in Nicaragua and Costa Rica. Pp 351-390, en: *Central American Biodiversity, conservation and ecology* (Huettmann F., ed.). Springer New York.
- Baker, S. 2013. *El arte rupestre de la isla de Ometepe, Nicaragua: clasificación, cuantificación y comparaciones regionales de motivos*. Inédito.
- Bloch, J., E. Woodruff, A. Wood y A. Rincon. 2016. First North American fossil monkey and early Miocene tropical biotic interchange. *Nature*, 533:243-246.
- Bovallius, C. 1977. *Viaje por Centroamérica 1881-1883*. Trad. C. Vijil. Serie viajeros N° 1. Fondo promoción Banco de América. Managua D.N. Nicaragua.
- Boyle, F. 1868. *A Ride Across a Continent: A Personal Narrative of Wanderings Through Nicaragua and Costa Rica*. London: Richard Bentley.
- CCAD. 2010. *Listado actualizado de las especies de flora y fauna incluidos en los apéndices de la CITES, Centroamérica y República Dominicana*. USAID/CCAD.

- Cione, A., G. Gasparini, E. Soibelzon, L. Soibelzon, y E. Tonni. 2015. *The great American biotic interchange: a South American perspective*. Springer-Briefs in Earth System Sciences Series. Springer Netherlands, Dordrecht, Países Bajos.
- Dévé, F.C. 1985. *La dinámica del sistema agrario frente a la situación energética en la isla de Ometepe*. Managua: Proyecto de Cooperación Francia-OEA. Inédito.
- Díaz, F. y F. Díaz. 2009. *Formaciones vegetales naturales de la isla de Ometepe*. Fauna y Flora Internacional, Proyecto Ometepe. Documento técnico inédito.
- Emmons, L. 1999. *Mamíferos de los Bosques húmedos de América Tropical. Una guía de campo*. 1ª edición en español. Editorial F.A.N. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Fleming, T.H. 1988. *The short-tailed fruit bat: A study in plant-interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Foster, J. 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature*, 202:234-235.
- Froebel, J. 1978. *Siete años de viaje en Centro América*. Trad. L. Cuadra, Serie Viajeros N° 2. Managua, Biblioteca Banco de América.
- FUNDENIC. 1994. *Evaluación del Sistema de Áreas Protegidas de las regiones Pacífico y Centro Norte de Nicaragua*. MARENA-Protierra-CBA. Inédito.
- Gallina, S. 1994. Uso del hábitat por el venado cola blanca en la Reserva de la Biosfera La Michilía, México, Pp. 299-314, en: *Ecología y Manejo del venado cola blanca en México y Costa Rica*. (Vaughan, C. y M. Rodríguez, eds.)
- Garber, P., J. Pruetz, A. Lavalley y S. Lavalley. 1999. A preliminary study of mantled howling monkey (*Alouatta palliata*) ecology and conservation on Isla de Ometepe, Nicaragua. *Neotropical Primates*, 7:113-117.
- Genoways, H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus *Liomys*. *Special Publication Museum Texas Tech University*, 5:1-368.
- Gillespie, T.W. 1994. *A biogeographical and cultural ecological assessment of nature reserves on the island of Ometepe, Nicaragua*. Tesis de Doctorado, California State University, Chico.
- Gillespie, T. y B. Prigge. 1997. Flora and vegetation of a primary sucesional community along an altitudinal gradient in Nicaragua. *Brenesia*, 47-48:73-82.
- Haberland, W. 1992. The Culture History of Ometepe Island: Preliminary Sketch (Survey and Excavations, 1962-1963). Pp. 63-117, en: *The Archaeology of Pacific Nicaragua*. (Lange, F.W., ed.) Albuquerque: University of New Mexico Press.
- Harvey, C.A., A. Medina, D. Sánchez, S. Vílchez y B. Hernández. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecologica Applications*, 16:1986-1999.
- Healy, P. 1980. *Arqueología de la Región de Rivas, Nicaragua*. Waterloo, Ontario: Wilfred Laurier University Press.
- Horne, G.S. 1994. A mid-Cretaceous ornithopod from central Honduras. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14:147-150.
- Houwald, G. 1975. Científicos y viajeros alemanes en Nicaragua. Pp. 1-9, en: *Los alemanes en Nicaragua. Colección cultural Banco de América, Serie histórica N° 2*. Editorial San José, Managua Nicaragua.
- INETER. 1994. *Diagnóstico. Estudio de Ordenamiento Territorial. Isla de Ometepe, Managua*. Documento técnico.
- IUCN. 2019. *IUCN Red List of Threatened Species* [Internet]. Versión 2011.1. Disponible 2019. <<http://www.iucnredlist.org/>>. [Consultado el 10 de marzo de 2019].
- Jones, J.K., Jr., y M.D. Engstrom. 1986. Synopsis of the Rice Rats (Genus *Oryzomys*) of Nicaragua. *Occasional Paper Museum Texas Tech University*, 103:1-23.
- Jones, J.K. Jr., y C.J. Phillips. 1969. Zoological explorations in Nicaragua, Central America. *Museum of Natural History, University of Kansas*, 12-17.

- Jones, J.K. Jr., J.D. Smith y R. Turner. 1971. Noteworthy records of bats from Nicaragua. *Occasional Papers Museum Natural History, University of Kansas*, 2:1-35.
- Jones J.K. Jr., y T. Yates. 1983. Review of the white-footed mice, genus *Peromyscus*, of Nicaragua. *Occasional Papers the Museum Texas Tech University*, 1-15.
- Kirby, M. y B. MacFadden. 2005. Was southern Central America an archipelago or a peninsula in the middle Miocene? A test using land-mammal body size. *Paleogeography, Paleoclimate and Paleoecology*, 228:193-202.
- La Gaceta. 2013. Ley No. 833. Ley que declara y define los límites de la Reserva de Biosfera de la Isla de Ometepe. *La Gaceta-Diario Oficial* 45, del 19 de febrero de 2013.
- Levy, P. 1873. *Notas geográficas y económicas sobre la República de Nicaragua*. Paris, Librería española de E.D. Schmitz.
- Loiselle, B.A., y J.G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72:180-193.
- López, M., S. Mandujano y G. Yánes. 2007. Evaluación poblacional del venado cola blanca en un bosque de la Mixteca poblana. *Acta Zoológica Mexicana*, 23:1-16.
- Lothrop, S. 1998. Las culturas indígenas prehispanas de Nicaragua y Costa Rica. Pp.16-19, en: *Culturas Indígenas de Nicaragua*. (Arellano J. et al., eds.) Tomo I. Managua: Hispamer.
- Lucas, S.G. 2014. Vertebrate paleontology in Central America: 30 years of progress. *Revista Geológica América Central, número especial*, 2014: 139-155.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- MARENA. 2016. *Actualización del Sistema de Veda 2016-2017*. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales. La Gaceta diario oficial, resolución N° 07.01.2016.
- McCann, C., K. Williams-Guillén, F. Koontz, A. Roque y J.C. Martínez-Sánchez. 2003. Shade coffee plantations as wildlife refuge for mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) in Nicaragua. Pp. 321-341, en: *Primates in fragments: ecology and conservation* (Marsh, L., ed.). Kluwer Academic Publishers.
- McPherson, A. 1985. A biogeographical analysis of factors influencing the distribution of Costa Rica rodents. *Brenesia*, 23:97-273.
- Medellín, R., M. Equihua y M. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicator of disturbance in Neotropical rainforest. *Conservation Biology*, 14:1666-1675.
- Medina, A. 2010. *Mamíferos de la Isla de Ometepe, Rivas Nicaragua. Flora y Fauna Internacional (FFI)*. Documento técnico insumo para la propuesta de Reserva de Biosfera de la Isla de Ometepe.
- Medina-Fitoria, A. 2014. *Murciélagos de Nicaragua, guía de campo*. 1ª ed. PCMN/MARENA. Editora Dirección de Biodiversidad; Managua, Nicaragua.
- Medina-Fitoria A. y O. Saldaña. 2012. *Lista Patrón de los Mamíferos de Nicaragua*. 1ª ed. Managua, FUNDAR N 599 M491.
- Medina, A., C. Harvey, D. Sánchez, S. Vílchez y B. Hernández. 2007. Bat diversity and movement in a Neotropical agricultural landscape. *Biotropica*, 39:120-128.
- Medina-Fitoria, A., O. Saldaña, Y. Aguirre, W. Silva, F. Díaz, S. Hernández, C. Jordan, C. Cappello, M. Salazar, M. Chávez, J.G. Martínez y A. Gutiérrez. 2017. Libro rojo de los mamíferos de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Biodiversidad*, 30:1-85.
- Medina-Fitoria, A., J. Martínez-Fonseca, A. Gutiérrez, E. van den Berghe, O. Jarquín, Y. Aguirre, M. Salazar, S. Robleto, N. Toval, M. Tórrez y F. Díaz. 2018. Las ardillas de Nicaragua (Rodentia, Sciuridae). *Revista Mexicana de Mastozoología (nueva época)*, 8:48-80.
- Morales, S., D. Osorno, W. Arendt y S. Hernández. 2007. *Bird Checklist Ometepe Island Nicaragua*. 1a ed., Managua. N 598.29 B618.

- Newmark, W. 1995. Insularization of Tanzanian Parks and the Local Extinction of large Mammals. *Conservation Biology*, 10:1549-1556.
- Pelegrin, J.S., S. Gamboa, I. Menéndez y M. Hernández-Fernández. 2018. El gran intercambio biótico Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. *Ecosistemas*, 27:5-17.
- Rabinowitz, A. y B. Nottingham. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthers onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology*, 210:149-159.
- Redford, K. y J. Robinson. 1991. Park size and the conservation of forest mammals in Latin America. Pp. 227-234, en: *Latin American mammalogy: history, biodiversity and conservation* (Mares, M. y D.J. Schmidly, eds.) Norman: University of Oklahoma Press.
- Rodríguez, K. 2009. *Densidad poblacional del venado cola blanca (Odocoileus virginianus) en la Reserva Natural Volcán Maderas, Isla de Ometepe, Nicaragua*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Costa Rica. Sistema de Estudios de Posgrado. Programa Regional Manejo de Vida Silvestre.
- Serra-Vázquez, L. 2015. *El Desarrollo histórico de la isla de Ometepe*. 1a edición, Managua UCA Publicaciones.
- Squier, E. 1989. *Nicaragua, sus gentes y sus paisajes*. Trad. L. Cuadra, Managua Editorial Nueva Nicaragua.
- Sunyer, J., S. Lotzkat, A. Hertz, D. Wake, B. Alemán, S. Robleto y G. Köhler. 2008. Two new species of salamanders (genus *Bolitoglossa*) from southern Nicaragua (Amphibia, Caudata, Pletodontidae). *Senckenbergiana biologica*, 88:319-328.
- Vammen, K., P. Tercero, J. Montenegro y S. Guillén. 2006 Evaluación del Proceso de Eutrofización del Lago Cocibolca, Nicaragua y sus causas. Pp. 35-58, en: *Eutrofización en Sudamérica: Causas, Consecuencias y Tecnologías para Manejo y Control*. (José Galizia, ed.) Tundisi, Instituto Internacional de Ecología de Sao Carlos.
- Van Valen, L. 1973. Pattern and the balance of nature. *Evolution Theory*, 1:31-49.
- Vílchez, S. 2005. *Mamíferos del Volcán Madera*. Plan de Manejo de la Reserva Volcán Maderas. Amigos de la Tierra-Fundación entre Volcanes. Informe técnico.
- Weyl, R. 1980. *Geology of Central America, translated from German*. Gebrüder Borntraeger, Berlin y Stuttgart, Germany.
- Williams-Guillén, K., C. McCann, J.C. Martínez-Sánchez y F. Koontz. 2006. Resource availability and habitat use by mantled howling monkeys in a Nicaragua coffee plantation. *Animal Conservation*, 9:331-338.
- Wilson, D. y D. Reeder. 2005. *Mammal species of the world. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.). Baltimore: John Hopkins University Press.
- Winkler, L. 1999. Monitoring health, genetic diversity, movement, and fission-fusion patterns in a New World monkey (*Alouatta palliata*). Pp. 79-84, en: *Investigation of animal movement: workshop proceedings* (Huettmann, F. y J. Bowman, eds.) Sir James Dunn Wildlife Research Centre, University of New Brunswick, Fredericton.
- Woodburne, M. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Mammalian Evolution*, 17:245-264.
- Woodman, N. 1998. *Listado de mamíferos registrados durante mayo y junio de 1998 en San Ramón, Isla de Ometepe*. Departament of Biological of Biological Sciences, Pennsylvania USA.: <http://vmaderas.tripod.com/inventarios/inventarios.html>
- Woodman, N. 2002. A New southern distributional limit for the Central American Rodent, *Peromyscus stirtoni*. *Caribbean Journal of Science*, 38:281-284.
- Yates, T., H. Genoways y J. Jones Jr. 1979. Rabbits (Genus *Sylvilagus*) of Nicaragua. *Mammalia*, 43:113-124.