

ISSN 1315-642X (impresa)  
ISSN 2665-0347 (digital)

# ANARTIA

Publicación del Museo de Biología de la Universidad del Zulia

APUNTAMIENTOS  
PARA LA HISTORIA NATURAL  
DE LOS QUADRÚPEDOS  
DEL PARAGÜAY  
Y RIO DE LA PLATA,

ESCRITOS  
POR DON FELIX DE AZARA.

TOMO PRIMERO.



MADRID MDCCCII.  
EN LA IMPRENTA DE LA VIUDA DE IBARRA.  
CON LICENCIA.



Facultad Experimental de Ciencias  
Universidad del Zulia

Junio  
2025

40

*ANARTIA* es una revista científica que publica artículos originales, en el área de las Ciencias Naturales, editada por el Museo de Biología de la Universidad del Zulia (MBLUZ), Facultad Experimental de Ciencias, Maracaibo, Venezuela.

Serán considerados para su publicación, artículos inéditos redactados en español o inglés. La revista puede ser adquirida mediante canje con publicaciones similares y/o por compra. La tarifa es individual y varía según el costo de cada edición.

El comité editorial de *Anartia* agradece a los investigadores y especialistas nacionales y extranjeros que han sido revisores y evaluadores de los trabajos científicos publicados en este número. Las revisiones críticas de nuestros manuscritos son fundamentales para el mantenimiento de la calidad académica de la revista.

*ANARTIA* is a scientific journal that publishes original articles in the fields of the natural sciences, edited by the Museum of Biology of the University of Zulia (MBLUZ), Experimental Faculty of Sciences, Maracaibo, Venezuela.

Unpublished articles written in Spanish or English will be considered for publication. This journal can be acquired by exchanging similar publications and/or by purchase. Prices are individual and vary according to the cost of each edition.

The editorial board of *Anartia* thanks to all those foreign and national researchers and specialists who collaborated as manuscript reviewers for this issue. The critical reviews of our manuscripts are fundamental for keeping the high standards of academic quality of this journal.

## Editor

Tito R. Barros

## Co-Editores

Gilson A. Rivas  
Jim L. Hernández R.

## Comité Editorial

Miguel A. Campos Torres  
Universidad del Zulia, Venezuela

Jorge Carrillo Briceño  
Universität Zürich, Suiza

Ángel Fernández  
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela

Robert C. Jadin  
University of Wisconsin, EEUU

Michael Jowers  
Universidade do Porto, Portugal

Oscar M. Lasso-Alcalá  
Museo de Historia Natural La Salle, Venezuela

Aurélien Miralles  
Muséum National d'Histoire Naturelle, Francia

Hiram Moreno  
Museo de Ciencias Naturales, Fundación Museos Nacionales, Venezuela

Jorge Luiz Silva Nunes  
Universidade Federal do Maranhão, Brasil

Walter E. Schargel  
The University of Texas at Arlington, EEUU

Los trabajos publicados en  
*Anartia*, aparecen referidos en:  
**Biological Abstracts**  
**Zoological Record**  
**Revenicyt**



## Universidad del Zulia

Judith Aular de Durán  
*Rectora*

Clotilde Navarro  
*Vicerrector académico*

Marlene Primera  
*Vicerrectora administrativa (E)*

Ixora Gómez  
*Secretaria (E)*

## Facultad Experimental de Ciencias



José G. Ortega Fernández  
*Decano*

Ana B. Cáceres  
*Directora de Investigación*

Esta revista fue impresa en papel  
alcalino

*This publication was printed on acid-free paper that meets the minimum requirements of the American National Standard for Information Sciences-Permanence for Paper for Printed Library Materials, ANSI Z39.48-1984*

Esta publicación contó con auspicios del  
Paleontological Institute and Museum,  
University of Zurich (Suiza).



Paleontological Institute and Museum  
University of Zurich

### Portada:

**Izquierda**, página de los «*Apuntamientos*», publicados en 1802 por el ingeniero militar, explorador y naturalista aragonés Félix de Azara (1742–1821). La nomenclatura científica del «*Gato Pajero*», una de las especies descritas en esta obra, se revisa en uno de los artículos del presente número de *Anartia*. **Derecha**, retrato de Félix de Azara con uniforme militar, sombrero bicornio sobre la mesa. En el fondo se representan animales estudiados por él. En el papel que sujeta con una mano se lee «*Don Félix de Azara por Goya 1805*».

**Left**, page from the '*Apuntamientos*', published in 1802 by the Aragonese military engineer, explorer, and naturalist Félix de Azara (1742–1821). The scientific nomenclature of the '*Pajero Cat*' — one of the species described in this work— is reviewed in one of the articles in this issue of *Anartia*. **Right**, portrait of Félix de Azara in military uniform, bicorne hat on the table. In the background, animals he studied are depicted. The paper he holds in one hand reads '*Don Félix de Azara by Goya 1805*'.

SE ACEPTAN CANJES

*Diseño de portada:*  
Juan Bravo (bravjuan@gmail.com)

Los manuscritos deben enviarse como datos adjuntos por correo electrónico a:  
**Tito R. Barros** (tbarros@fec.luz.edu.ve) o **Gilson A. Rivas** (grivas@fec.luz.edu.ve).

Cualquier correspondencia en físico que esté relacionada con *Anartia*  
también podrá dirigirse a:  
*ANARTIA*. Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias,  
Museo de Biología de LUZ (MBLUZ). Apartado 526. Maracaibo 4011, Estado Zulia,  
Venezuela. Tel. Fax ++58 261 4127755.

*Diagramación e impresión:*  
Ediciones Astro Data, S.A.  
edicionesastrodata@gmail.com  
Maracaibo - Venezuela.

## Contenido

5 Editorial

### ARTÍCULOS

7 The correct name of the Uruguayan Colocolo is *Leopardus munoai* (Ximénez, 1961) (Mammalia, Carnivora, Felidae), not *L. fasciatus* (Larrañaga, 1923), and the designation of a neotype for the latter is invalid

Jesús Molinari

12 *Hyalinobatrachium vireovittatum* Starrett & Savage, 1973 en Costa Rica (Anura: Centrolenidae)

Josué Alberto Vargas, Juan David Jiménez-Bolaño, Diego Avilés,  
Mathieu Ouellette, Erick Arias & César Barrio-Amorós

28 Mortality in three species of bats of the genus *Pteronotus* Gray, 1838 (Mammalia, Chiroptera, Mormoopidae) due to overpopulation, and harassment by blaberid cockroaches, in a Venezuelan cave

Jesús Molinari & Eliécer E. Gutiérrez

### SELECCIÓN DEL EDITOR

39 Las abejas de Karl von Frisch en la obra de Humberto Fernández-Morán

Gloria G. Carvalho Kassar

### RECENSIONES

43 *Seijas Yanes, Andrés Eloy*: Crocodilios de Venezuela. Fundamentos para su conservación

Hiram A. Moreno

45 *Pedro Trebbau Millowitsch, Israel Cañizales, Eduardo Sánchez Rugeles, Leonardo Rodríguez*: Delfin del Amazonas. Ocelote. Nutria gigante

Gilson A. Rivas



## Editorial

Este primer número de 2025 ofrece varios artículos de zoología, que es precisamente como queremos que se consolide el objeto principal de esta revista, un órgano de difusión de la zoología no solo de Venezuela, sino también de otros países, principalmente del ámbito americano. Por ello, confirmamos aquí nuestro deseo de orientar la revista a la publicación de artículos de todas las disciplinas de la zoología en su sentido más amplio que contribuyan al estudio de los animales silvestres de la región Neotropical y, en especial, de Venezuela. En este sentido, se aceptarán trabajos de historia de las ciencias, biografías de personas vinculadas con el desarrollo de la zoología en Venezuela (naturalistas, investigadores e ilustradores, entre otros), biogeografía, ecología, reseñas de libros, paleontología, taxonomía y sistemática.

En cuanto a la zoología académica, queremos rendir homenaje al profesor Juhani Ojasti (Finlandia: Viipuri, [hoy Vyborg, Rusia] 12 de abril de 1934; Helsinki, 30 de mayo

de 2025), investigador científico y profesor universitario de origen escandinavo que hizo de Venezuela su segunda patria. Ojasti fue un precursor de la zoología y la ecología animal profesional y moderna en el país, y en especial, del estudio de los mamíferos. No obstante, incursionó en el estudio de los reptiles, especialmente la tortuga del Orinoco y también las comunidades de serpientes del norte de Venezuela. Los resultados de esta última investigación fueron publicados en coautoría con dos de sus estudiantes (José L. Silva y Julio Valdez) y siguen siendo los primeros y únicos trabajos científicos de su tipo en Venezuela.

Juhani Ojasti llegó a este país siendo muy joven (1959) y permaneció aquí algunos años después de jubilarse como Profesor Titular en la Universidad Central de Venezuela (UCV). Se graduó en ciencias naturales en la Universidad de Helsinki, Finlandia, y una vez residenciado en Caracas entró a trabajar como asistente en la recién creada Escuela de Biología de la UCV en 1959, donde fue cofundador del



**Figura 1.** Gilson Rivas, Carlos Rivero Blanco y Juhani Ojasti durante el bautizo del libro *Una mano por la naturaleza*, en el Jardín Botánico de Caracas, en 2009.

Instituto de Zoología Tropical (IZT). Posteriormente, en 1978, culminó estudios doctorales en la Universidad de Georgia (Estados Unidos), los cuales financió él mismo, según propio testimonio, gracias a los justos salarios que entonces ofrecía el sector universitario en Venezuela. A Juhani Ojasti se le debe el estudio pionero de la biología del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*), por el cual se sabe cuántos ejemplares podrían ser cosechados de los hatos o fincas en los llanos venezolanos, para mantener sus poblaciones estables. Ojasti impartió durante años la asignatura de manejo de fauna en la UCV, desde donde se hizo autoridad mundial en la materia.

Algunos miembros del equipo editorial de la revista *Anartia* tuvimos el privilegio de acompañar o compartir vivencias de aprendizaje con el profesor Ojasti. José Moscó (1932-2006), quien participó en el establecimiento del Museo de Biología de la UCV, fundó el Museo de Biología de la Universidad del Zulia y su revista *Anartia*, fue estudiante y compañero de labores de Ojasti en la década de

1960. Tito Barros, editor de esta revista, fue su alumno en uno de los célebres cursos para Guardafauna del pasado Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales Renovables, y también en el postgrado de Manejo de Fauna Silvestre de la Universidad Nacional Experimental de los Llanos “Ezequiel Zamora” (UNELLEZ). Ojasti fue además el coordinador de fauna del proyecto Biosfera Delta del Orinoco, donde Gilson Rivas se encargaba de estudiar los anfibios y reptiles.

Su legado permanece en la instauración de la biología de la conservación en Venezuela. La vigencia de los resultados rendidos por los muchos estudios de biología y ecología animal que realizó, en la asistencia que brindó a sus colegas, y en las enseñanzas indelebles heredadas a los muchos alumnos que formó, quienes lo recuerdan con respeto y admiración, y más que como mentor extranjero, definitivamente como un venezolano ejemplar.

Los Editores

## The correct name of the Uruguayan Colocolo is *Leopardus munoai* (Ximénez, 1961) (Mammalia, Carnivora, Felidae), not *L. fasciatus* (Larrañaga, 1923), and the designation of a neotype for the latter is invalid

El nombre correcto del Colocolo Uruguayo es *Leopardus munoai* (Ximénez, 1961) (Mammalia, Carnivora, Felidae), no *L. fasciatus* (Larrañaga, 1923), y la designación de un neotipo para este último es inválida

Jesús Molinari

*Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.*  
*orcid.org/0000-0002-9393-5483*

*Correspondence: [jmvault@gmail.com](mailto:jmvault@gmail.com)*

(Received: 01-03-2025 / Accepted: 15-04-2025 / On line: 31-07-2025)

### ABSTRACT

Members of the Pampas Cat species group are small felids specialized for life in open habitats. Their taxonomic history is complex, and they were divided into five species recently. In the case of one of the species, the Uruguayan Colocolo, there is a recent controversy between authors who either argue that its valid name is *Leopardus munoai* (Ximénez, 1961), or that it is *L. fasciatus* (Larrañaga, 1923). A revision and reinterpretation of the original sources for these names, namely Azara (1801, 1802), Desmarest (1816), and Larrañaga (1923) confirms the correct name of the Uruguayan Colocolo to be *L. munoai*. The neotype of *L. fasciatus* is invalid because: 1) as a nominal species, *L. fasciatus* is not a senior synonym of *L. munoai*, as it was assumed by those who designated the neotype, but instead it is a junior synonym of the Southern Pampas Cat, *L. pajeros* (Desmarest, 1816); and 2) the designation of the neotype involved errors typified as causes of invalidity in Article 75 of the International Code of Zoological Nomenclature.

**Key words:** Argentina, Brazil, Félix de Azara, Pajero Cat, pampas, taxonomy, Uruguay, zoological nomenclature.

### RESUMEN

Los miembros del grupo de especies Gato de las Pampas son pequeños félidos especializados para la vida en ambientes abiertos. Su historia taxonómica es compleja y recientemente fueron divididos en cinco especies. En el caso de una de las especies, el Colocolo Uruguayo, hay una controversia reciente entre autores que sostienen que su nombre válido es *Leopardus munoai* (Ximénez, 1961), o que es *L. fasciatus* (Larrañaga, 1923). Una revisión y reinterpretación de las fuentes originales de estos nombres, a saber, Azara (1801, 1802), Desmarest (1816) y Larrañaga (1923), confirma que el nombre correcto del Colocolo Uruguayo es *L. munoai*. El neotipo de *L. fasciatus* es inválido porque: 1) como especie nominal, *L. fasciatus* no es un sinónimo más antiguo de *L. munoai*, como supusieron quienes designaron el neotipo, sino un sinónimo más reciente del Gato de las Pampas del Sur, *L. pajeros* (Desmarest, 1816); y 2) la designación del neotipo involucró errores tipificados como causales de no validez en el Artículo 75 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

**Palabras clave:** Argentina, Brasil, Félix de Azara, Gato Pajero, nomenclatura zoológica, pampas, taxonomía, Uruguay.

## INTRODUCTION

Within the genus *Leopardus* Gray, 1842 (Mammalia, Carnivora, Felidae), the members of the Pampas Cat species group are the most specialized for life in open habitats (García-Perea 1994, Nascimento *et al.* 2021). Before the mid 1990's, they were deemed to represent a single species (Kitchener *et al.* 2017). They were divided into three species by García-Perea (1994), and into five by Nascimento *et al.* (2021). Based on the latter authors, the current classification of the species group divides them into: 1) the Central Chilean Colocolo, *Leopardus colocola* (Molina, 1782), endemic to Chile; 2) the Southern Pampas Cat, or Southern Colocolo, *L. pajeros* (Desmarest, 1816), occurring in Argentina (the northern limit is the Catamarca Province), and southern Chile; 3) the Uruguayan Colocolo, *L. munoai* (Ximénez, 1961), occurring in Uruguay, Argentina (Corrientes Province), and Brazil (Rio Grande do Sul); 4) the Pantanal Cat, *L. braccatus* (Cope, 1889), occurring in northern Argentina (Formosa Province), Paraguay, Bolivia (Beni Department), and Brazil (Mato Grosso and Piauí States); and 5) the Northern Colocolo, *L. garleppi* (Matschie, 1912), occurring in northern Argentina (Catamarca and Córdoba Provinces), northern Chile (Tarapacá Region), Bolivia, Peru, Ecuador, and southwestern Colombia (Nascimento *et al.* 2021, Astorquiza *et al.* 2023, Distel *et al.* 2023, ASM 2024, Cabrera-Ojeda & Meléndez 2024). The species group is divided into two clades that diverged 0.54 Myr ago: one of them includes *L. colocola*, *L. pajeros* and *L. garleppi*; the other includes *L. munoai* and *L. braccatus* (Nascimento *et al.* 2021).

The oldest binomial, *Felis pajeros*, applied to the Southern Pampas Cat (Desmarest 1816) was based on the earlier morphological description under the vernacular names 'Chat pampa' (Azara 1801: 179–184) and 'Gato pajero' (Number XVIII; Azara 1802: 160–167). In the last decades, the species has been referred to as *Lynchailurus pajeros* (García-Perea 1994) and as *Leopardus colocola pajeros* (Kitchener *et al.* 2017); though it is currently known as *Leopardus pajeros* (for a detailed synonymy, see Nascimento *et al.* 2021). Desmarest's (1816) description was as follows: 'Twenty-third Species.— The PAJEROS of d'Azara; *Felis pajeros*, Nob., is also an animal from Paraguay (not yet figured), the size of the wild cat, whose hair is long, soft and gray-brown above, with reddish transverse bands under the throat and belly, and dark rings on the legs. The Pampa cat,

by the same author, does not seem to differ from it'<sup>1</sup>. Because no holotype was ever designated for the species, and because a name-bearing type was deemed necessary to define the nominal taxon objectively, Nascimento *et al.* (2021) selected a neotype for *L. pajeros*.

The Uruguayan Colocolo, *Leopardus munoai*, originally deemed identical to the 'Gato pajero' (Azara 1801, 1802), was described as *Felis colocola munoai*. Its subspecific name was emended to *F. c. munoai* by Ximénez (1970). It was transferred to the genus *Leopardus* by Wozencraft (2005), and elevated to species by Nascimento *et al.* (2021).

RECOGNITION AND NEOTYPIFICATION OF  
*LEOPARDUS FASCIATUS*

Dámaso Antonio Larrañaga (Montevideo, 1771–1848) was contemporaneous with Félix de Azara (Barbuñales, 1742–1821) and Anselme Gaëtan Desmarest (Paris, 1784–1838). Some of his most important writings (Larrañaga 1922, 1923, 1924) were first published by the Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay (IHGU). Larrañaga summarily described hundreds of new species of plants and animals. In 1818, Larrañaga (1922: 85) was aware of Desmarest's description of *Felis pajeros*, to which he referred to as '*Felis Pajeros (fasciatus) Dicc.*' [Dicc. = Dictionnaire, a misspelling of Dictionnaire]. Nevertheless, also based on Azara's (1802) Number XVIII cat, he devised his own binomial, which through the agency of the IHGU was promulgated as *Felis fasciatus* Larrañaga, 1923. Ximénez *et al.* (1972) deemed *F. fasciatus* a junior synonym of *F. colocola pajeros*. However, the Uruguayan form was referred to as *Felis colocola fasciatus* by Klappenbach (1997), as *Lynchailurus braccatus fasciatus* by González (2001), and as *Leopardus braccatus fasciatus* by González & Martínez-Lanfranco (2010). Nascimento *et al.* (2021) treated *Felis fasciatus* as a junior synonym of *Leopardus pajeros*, while noting that González & Martínez-Lanfranco (2010) used *fasciatus* in place of *munoai* without justification and ignoring the discussion of Ximénez *et al.* (1970).

Based on their interpretation of Azara's (1801, 1802) and Larrañaga's (1923) writings (the relevant passages are quoted below), Martínez-Lanfranco & González (2022) doubled down on their argument that the correct name for the Uruguayan Colocolo is *Leopardus fasciatus* instead of *L. munoai*. They even designated a neotype for *L. fas-*

<sup>1</sup> 'Vingt-troisième Espèce.— Le PAJEROS de d'Azara; *Felis pajeros*, Nob., est aussi un animal du Paraguay (non encore figuré), de la taille du chat sauvage, dont le poil est long, doux et gris-brun en dessus, avec des bandes transverses roussâtres sous la gorge et le ventre, et des anneaux obscurs sur les pattes. Le chat Pampa, du même auteur, ne paroît pas en différer' (Desmarest 1816).

*ciatus*, with a type locality near the Río Negro of Uruguay, ~100 km to the northeast of that of *L. munoai*. Following Martínez-Lanfranco & González (2022), the latest version of the Mammal Diversity Database of the American Society of Mammalogists (ASM 2024) accepts *L. fasciatus* as the valid name of the Uruguayan Colocolo.

Azara (1801: 179) stated that: *'I do not know, and I have not heard that it lives in Paraguay. It is found in the Pampas, south of Buenos Aires, in the grasslands between the 55th and 36th degrees of latitude'*<sup>2</sup>. Azara (1802: 160) expanded these remarks as follows: *'NÚM. XVIII. ON THE PAJERO. They call it Pajero cat because it lives in the fields, hiding in the grasslands without entering the forests and bushes, where the previous ones live. I do not know, nor have I heard that it exists in Paraguay; and it could be, because having a sufficient population and fewer fields, they might have been able to exterminate it. I caught four in the Pampas of Buenos Aires between the 35 and 36 degrees, and another three where the Black [donde al Negro]'*<sup>3</sup> [bold mine]. Azara (1802: 161) also stated that the species was found *'on both sides of the La Plata River with identity of shapes, colors and habits'*<sup>4</sup>, hence he clearly was collectively referring to populations at present classified (Nascimento *et al.* 2021) as *Leopardus pajeros* (Argentina) and *L. munoai* (Uruguay).

Larrañaga (1923: 345) described *L. fasciatus* as follows: *'Sp. 5. F(elis). fasciatus—tail elongate immaculate, woolly, body above dilutely brown, below white with cinnamon-banded feet. Sp. n. HABITAT more common than the previous one, does not enter forests: length 34½, tail 11¾. Azara Number XVIII Pajero'*<sup>5</sup>. Larrañaga (2023) made no other mention or comment about *L. fasciatus* other than listing the name in the indexes of the book, and in two tables (inserted between pages 340 and 341) entitled *'Classification of the mammals of the La Plata River, particularly its Eastern Bank according to the system of Cuvier, with their characters adapted to the country'*<sup>6</sup> and *'Classification of the mammals of this country according to the system of Cuvier'*<sup>7</sup>.

#### MISINTERPRETATION OF AZARA (1801, 1802) AND LARRAÑAGA (1923)

Martínez-Lanfranco & González (2022) did two things. First, they argued *Leopardus fasciatus* (Larrañaga, 1923), and not *L. munoai* (Ximénez, 1961), to be the oldest name available for the Uruguayan Colocolo. In support of this claim, they stated that Larrañaga (1923) *'clearly distinguished'* between Uruguayan and Argentinian specimens (Premise 1), and that he *'was explicit'* in that his description of *F. fasciatus* was based solely on Uruguayan specimens (Premise 2). Second, *'to anchor Larrañaga's fasciatus to Uruguayan pampas cats'*, they designated a neotype for this taxon; to justify this action, they inferred that, because Azara (1802) mentioned the Pajero cat to inhabit both sides of the La Plata River, his *'donde al Negro'* [*'where the Black'*] was intended to mean that this felid occurs in the vicinity of the Río Negro of Uruguay (Premise 3); accordingly, for the neotype, they chose a type locality just to the south of this river. Unfortunately, Martínez-Lanfranco & González (2022) went beyond the meaning and scope of the statements (transcribed in full in the preceding section) of Azara (1801, 1802) and Larrañaga (1923) on the Pajero cat, as the examination that follows of what I am referring to as their premises reveal.

Premise 1) Larrañaga (1923) *'clearly distinguished'* between Uruguayan and Argentinian specimens.—It is hard to see how by means of a description containing only 14 words<sup>5</sup>, and without a diagnosis or comparisons, two closely related, variable and similar felids could be *'clearly distinguished'*; and there is no reason to assume that the use of such words<sup>5</sup> indicates that Larrañaga knew and intended to say that the two felids represent different species or subspecies. Martínez-Lanfranco & González (2022) claimed that *'in the context of Larrañaga's diagnosis of the new species, fasciatus refers to the specimens as having cinnamon-colored banded feet. Azara (1802:162), in contrast, mentioned that the "Pajero" had lightly cinnamon-colored*

2 *'JE ne sache point, et je n'ai pas ouï dire qu'il habite le Paraguay. On le rencontre dans les Pampas, au Sud de Buenos-Ayres, lieu où, entre les pajonals du 55.º et du 36.º degré de latitude'* (Azara 1801).

3 *'NÚM. XVIII. DEL PAJERO. Le llaman Gato pajero, porque habita los campos, escondiéndose en los pajonales sin entrar en los bosques y matorrales, donde habitan los precedentes. No sé, ni he oído que exista en el Paragüay; y podrá ser, porque teniendo bastante poblacion y ménos campos, le habrán podido exterminar. Yo pillé quatro en las Pampas de Buenos Ayres entre los 35 y 36 grados, y otros tres donde al Negro'* (Azara 1802).

4 *'en ambas bandas del Rio de la Plata con identidad de formas, colores y costumbres'* (Azara 1802).

5 *'Sp. 5.º. F. fasciatus—cauda elongata immaculata, lanosa, corpore supra dilute fusco, infra albido cum pedibus cinnamomo-fasciato. Sp. n. HABITAT communior precedenti, nemora non ingreditur: longitudine 34½, cauda 11¾. Azara N.º XVIII Pajero'* (Larrañaga 1923).

6 *'Clasificación de los mamíferos del Río de la Plata, particularmente de su Banda Oriental según el sistema de Cuvier, con sus caracteres acomodados al país'* (Larrañaga 1923).

7 *'Clasificación de los mamíferos de este país según el sistema de Cuvier'* (Larrañaga 1923).

*limbs without bands*. However, this contraposition is not supported by the authors' words: Larrañaga (1923) wrote '*with cinnamon-banded feet*'<sup>5</sup>; whereas Azara (1802: 162) wrote '*The forelimbs and hindlimbs are whitish on the inside, and cinnamon-white on the outside; but they also have dark transverse stripes or rings across them that are dark and very evident*'<sup>8</sup>.

Premise 2) Larrañaga (1923) '*was explicit*' in that his description of *F. fasciatus* was based solely on Uruguayan specimens.—The argument of Martínez-Lanfranco & González (2022) is as follows: '*Larrañaga (1923), in turn, was explicit in that the taxa he was enumerating and describing, e. g., Felis fasciatus, were from Uruguay and not generically from the Río de la Plata (which could have also included Argentina; Larrañaga 1923:341–342)*'. At least in my copy of Larrañaga's (1923) book, there is nothing between pages 340 and 342, other than two tables<sup>6,7</sup> listing mammals occurring in Uruguay, including native, introduced and domestic species. Therefore, not only it is not explicit, but it is not even implicit that any of these mammals occurs in Uruguay and not in Argentina. Most importantly, both Desmarest (1816) and Larrañaga (1923) described their species based on Azara's Number XVIII cat (said to inhabit both sides of the La Plata River) as a whole and not divided into parts, thus their binomials originally were applied to both Argentinian and Uruguayan populations.

Premise 3) Through the expression '*donde al Negro*', Azara (1802: 160) intended to mean that his '*Gato pajero*' occurs in the vicinity of the Río Negro of Uruguay.—In his works, when referring to rivers, Azara typically used the word 'Río' before de name of rivers, e.g., Río de la Plata, río Negro, río Paragüay, río Paraná, río Uruguay. In Spanish, the expression '*donde el*' (of which Azara's '*donde al*' is a rare variant, or perhaps a typographical error) followed by the name of a living being (usually a person, but also an animal or a plant) is often used to refer to a place belonging to such being, or where such being is. For these reasons, it is likely that when Azara wrote '*donde al Negro*' what he intended to say is that he saw his Pajero cat in the same place where he also saw his '*Gato Negro*' (almost certainly melanistic individuals of another species of *Leopardus*), to which he also referred as '*(d)el Negro*' ('*NÚM XV. DEL NEGRO*'; Azara 1802: 154). Based on Azara's account, he saw his '*el Negro*' in Rio Grande do Sul, 450–500 km to the east of the type locality that Martínez-Lanfranco & González's (2022) chose for their neotype.

## CONCLUSIONS

Martínez-Lanfranco & González (2022) incorrectly assumed that, when describing *L. fasciatus*, Larrañaga (1923) distinguished between Uruguayan and Argentinian specimens, and that he based this taxon solely on Uruguayan specimens. In fact, like Desmarest's (1816) description of *L. pajeros*, that of *L. fasciatus* was based on Azara's (1801, 1802) account of the '*Chat pampa*' or '*Gato pajero*', which the latter author conceptualized as occurring on both sides of the La Plata River. Therefore, contrary to the claims of Martínez-Lanfranco & González (2022), and as previously concluded by Ximénez *et al.* (1972) and Nascimento *et al.* (2021), *L. fasciatus* (Larrañaga, 1923) should be considered a junior synonym of *L. pajeros* (Desmarest, 1816), and not a senior synonym of *L. munoai* (Ximénez, 1961).

Whereas synonymizing and reviving synonyms in the manner regulated by the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999) (herein Code) are commonplace in taxonomy, neotypification is not (ICZN 1999: Article 75, Yanega *et al.* 2018). This is so because the designation of a neotype can create redundancies with other type material, mismatches between the nominal taxa and the natural populations represented by the neotype, and erroneous type localities. This is exemplified by the neotype of *L. fasciatus*: it is redundant with the holotype of *L. munoai*; it stands for a nominal species occurring in Argentina and for natural populations occurring in Uruguay; and it has a type locality based on a misinterpretation of Azara's (1802) and Larrañaga's (1923) writings.

The designation of a neotype by Martínez-Lanfranco & González (2022) is invalid and problematic because *L. fasciatus* is invalid. In addition, the Code defines certain precise conditions under which a neotype shall not be designated. Those that applied to the neotype of *L. fasciatus* are: 1) '*A neotype is not to be designated as an end in itself, or as a matter of curatorial routine, and any such neotype designation is invalid*' (Article 75.2); 2) '*A neotype is validly designated when there is an exceptional need and only when that need is stated expressly and when the designation is published with the following particulars: 75.3.1. a statement that it is designated with the express purpose of clarifying the taxonomic status or the type locality of a nominal taxon; 75.3.6. evidence that the neotype came as nearly as practicable from the original type locality [Art. 76.1]*' (Article 75.3). Quite clearly, Martínez-Lanfranco & González (2022) designated a neotype for *L. fasciatus* in the absence

<sup>8</sup> '*Los brazos y piernas por dentro blanquecinos, y por fuera blancos acanelados ; pero ademas tienen zunchos ó anillos al través oscuros muy reparables*' (Azara 1802).

of an exceptional need, and without proper support for their choice of a type locality.

## ACKNOWLEDGMENTS

I am grateful to Aaron M. Bauer and Ángel L. Vilorio for their comments on the manuscript.

## REFERENCES

- ASM [American Society of Mammalogists]. 2024. Mammal diversity database, version v1.13. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10595931>
- Astorquiza, J. M., E. A. Noguera-Urbano, C. Cabrera-Ojeda, B. Cepeda-Quilindo, J. F. González-Maya, E. Eizirik, A. Bonilla-Sánchez, D. L. Buitrago, P. Pulido-Santacruz & H. E. Ramírez-Chaves. 2023. Distribution of the northern pampas cat, *Leopardus garleppi*, in northern South America, confirmation of its presence in Colombia and genetic analysis of a controversial record from the country. *Mammalia* 87: 606–614. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2022-01>
- Azara, F. de. 1801. *Essais sur l'Histoire naturelle des quadrupèdes de la Province du Paraguay. Tome Premier*. Paris: Charles Pougens, lxxx + 366 pp.
- Azara, F. de. 1802. *Apuntamientos para la historia natural de los cuadrúpedos del Paraguay y Rio de la Plata. Tomo Primero*. Madrid: Imprenta de la Viuda de Ibarra, xix + 318 pp.
- Cabrera-Ojeda, C. & J. Meléndez. 2024. Nuevo registro del gato de las pampas de Garlepp (*Leopardus garleppi*, Matschie, 1912) en el valle del Patía, Colombia. *Mammalogy Notes* 10: 452. <https://doi.org/10.47603/mano.v10n2.452>
- Desmarest, A. G. 1816. CHAT, Felis, Linn., Briss., Schreb., Cuv. pp. 73–123. In: *Nouveau dictionnaire d'Histoire naturelle. Tome VI*. Paris: Deterville.
- Distel, A., M. S. Di Bitetti, S. Cirignoli, Y. E. Di Blanco & J. A. Pereira. 2023. The last stronghold of Muñoa's Pampas cat (*Leopardus munoai*) in Argentina? *Journal for Nature Conservation* 74: 126449. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2023.126449>
- García-Perea, R. 1994. The Pampas cat group (genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora, Felidae), a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates* 3096: 1–36.
- González, E. M. 2001. *Guía de campo de los mamíferos de Uruguay: introducción al estudio de los mamíferos*. Montevideo: Vida Silvestre Uruguay, 340 pp.
- González, E. M. & J. A. Martínez-Lanfranco. 2010. *Mamíferos de Uruguay: guía de campo e introducción a su estudio y conservación*. Montevideo: Ediciones de la Banda Oriental, 464 pp.
- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature]. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition*. London, UK: International Trust for Zoological Nomenclature, xxix + 126 pp.
- Kitchener, A. C., Ch. Breitenmoser-Würsten, E. Eizirik, A. Gentry, L. Werdelin, A. Wilting, N. Yamaguchi, A. V. Abramov, P. Christiansen, C. Driscoll, J. W. Duckworth, W. E. Johnson, S.-J. Luo, E. Meijaard, P. O'Donoghue, J. Sanderson, K. Seymour, M. Bruford, C. Groves, M. Hoffmann, K. Nowell, Z. Timmons & S. Tobe. 2017. A revised taxonomy of the Felidae. The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN/SSC Cat Specialist Group. *Cat News Special Issue* 11: 1–80.
- Klappenbach, M. A. 1997. Larrañaga naturalista. Algunos aspectos poco conocidos de su obra. *Revista del Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay* 27: 287–304.
- Larrañaga, D. A. 1922. *Escritos de Don Dámaso Antonio Larrañaga. Tomo I*. Montevideo: Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay, xxiii + 439 pp.
- Larrañaga, D. A. 1923. *Escritos de Don Dámaso Antonio Larrañaga. Tomo II*. Montevideo: Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay, 512 pp.
- Larrañaga, D. A. 1924. *Escritos de Don Dámaso Antonio Larrañaga. Tomo III*. Montevideo: Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay, xix + 306 pp.
- Martínez-Lanfranco, J. A. & E. M. González. 2022. The oldest available name for the pampas cat of the Uruguayan Savannah ecoregion is *Leopardus fasciatus* (Larrañaga 1923). *Therya* 13: 259–264. <https://doi.org/10.12933/therya-22-1187>
- Nascimento, F. O., J. Cheng & A. Feijó. 2021. Taxonomic revision of the Pampas Cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): An integrative approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* 191: 575–611. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa043>
- Wozencraft, W. C. 2005. Order Carnivora. pp. 532–628. In: Wilson, D. E. & D. M., Reeder (eds). *Mammal species of the world, 3rd Edition*. Baltimore, USA: Johns Hopkins University Press.
- Ximénez, A. 1970. Notas sobre félidos neotropicales I: *Felis colocola braccata* y sus relaciones con *Felis colocola munoai* y *Felis colocola pajeros*. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 10: 1–6.
- Ximénez, A., A. Langguth & R. Praderi. 1972. Lista sistemática de los mamíferos del Uruguay. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 7: 1–49.
- Yanega, D., T. Pape, F. Welter-Schultes, J.-I. Kojima, N. L. Evenhuis, F.-T. Krell, M. J. Grygier, S. T. Ahyong, A. Ballerio, P. Bouchard, F. E. Rheindt, D. A. Dmitriev, M. S. Harvey, G. Lamas, R. L. Pyle, B. Halliday & Z.-Q. Zhang. 2018. When zoological type specimens are lost: ICZN-compliant guidelines for when and when not to designate neotypes Version 12-ix-2018. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.17568.51201>

# *Hyalinobatrachium vireovittatum* Starrett & Savage, 1973 en Costa Rica (Anura: Centrolenidae)

## *Hyalinobatrachium vireovittatum* Starrett & Savage, 1973 in Costa Rica (Anura: Centrolenidae)

Josué Alberto Vargas<sup>1</sup>, Juan David Jiménez-Bolaño<sup>2,3</sup>, Diego Avilés<sup>1</sup>, Mathieu Ouellette<sup>4</sup>,  
Erick Arias<sup>5,6</sup> & César Barrio-Amorós<sup>7</sup>

<sup>1</sup>CRWild, Programa de Iniciativa Herpetológica. Costa Rica.

<sup>2</sup>Grupo de Investigación en Manejo y Conservación de Fauna, Flora y Ecosistemas Estratégicos Neotropicales (MIKU),  
Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia. [orcid.org/0000-0003-0562-4958](https://orcid.org/0000-0003-0562-4958)

<sup>3</sup>Fundación Gecos, Santa Marta, Colombia.

<sup>4</sup>Université Laval. Département des sciences du bois et de la forêt, 2405 rue de la Terrasse, Québec,  
Québec G1V 0A6, Canada.

<sup>5</sup>Museo de Zoología, Centro de Investigaciones en Biodiversidad y Ecología Tropical, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

<sup>6</sup>Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, 11501-2060 San José, Costa Rica. [orcid.org/0000-0002-4449-1070](https://orcid.org/0000-0002-4449-1070)

<sup>7</sup>CRWild, Dirección científica. Costa Rica. [orcid.org/0000-0001-5837-9381](https://orcid.org/0000-0001-5837-9381)

Correspondencia: [cbarrioamoros@crwild.com](mailto:cbarrioamoros@crwild.com)

(Recibido: 15-01-2025 / Aceptado: 19-04-2025 / En línea: 31-07-2025)

### RESUMEN

En Costa Rica se reconocen 15 especies de ranas de cristal de la familia Centrolenidae, de las cuales hay ocho en el género *Hyalinobatrachium* Ruiz-Carranza & Lynch, 1991. Entre ellas, la especie que posee menos información es *Hyalinobatrachium vireovittatum* (Starrett & Savage, 1973), que se conocía sólo de tres localidades en el Pacífico central y sur. Aumentamos a nueve el número de localidades de la especie en el país, comentando sobre su distribución en Costa Rica y la confusión que se ha generado con otra especie similar del género, *H. talamancae* (Taylor, 1952). Describimos el canto de anuncio de *H. vireovittatum*, cercano a localidad tipo, que tiene una duración de 0,266–0,348 s y una frecuencia dominante de 5042,62–5299,59 Hz, y lo comparamos con el de *H. talamancae*, que posee una duración de 0,254–0,351 s y una frecuencia dominante de 4494,10–4933,34 Hz. Generamos un árbol filogenético comparando las dos especies con congéneres cercanos utilizando secuencias parciales de los genes mitocondriales 16S y COI. La filogenia incluye, por primera vez, especímenes provenientes de muy cerca de la localidad tipo de *H. vireovittatum*, lo cual genera un mejor y más confiable entendimiento de la taxonomía de estas poblaciones. También apuntamos datos sobre su historia natural y conservación.

**Palabras clave:** Anura, bioacústica, biogeografía, canto nupcial, Centroamérica, genética.

### ABSTRACT

Fifteen species of glass frogs from the family Centrolenidae are recognized in Costa Rica, of which eight belong to the genus *Hyalinobatrachium* Ruiz-Carranza & Lynch, 1991. Among them, the species with the fewest reports is *Hyalinobatrachium vireovittatum* (Starrett & Savage, 1973), which was known only from three localities in the central and southern Pacific. We increased the number of localities of the species to nine in Costa Rica, commenting on its distribution in the

country and the confusion that has been generated with a similar species, *H. talamancae* (Taylor, 1952). We describe the announcement call of *H. vireovittatum*, from close to the type locality, which has a duration of 0.266–0.348 s and a dominant frequency of 5042.62–5299.59 Hz, and we compare it with that of *H. talamancae*, which has a duration of 0.254–0.351 s and a dominant frequency of 4494.10–4933.34 Hz. We performed a phylogenetic tree comparing the two species with close congeners using partial sequences of the 16S and COI mitochondrial genes. This phylogeny includes for the first time, individuals from very close to the type locality of *H. vireovittatum*, permitting a better and more reliable understanding of the taxonomic status of those populations. We also record data about its natural history and conservation.

**Keywords:** Anura, bioacoustics, biogeography, Central America, nuptial call, genetics.

## INTRODUCCIÓN

Muchas ranas de la familia Centrolenidae Taylor, 1951, destacan por la apariencia translúcida del área abdominal; de ahí su nombre común de ranas de cristal o vidrio. Esta familia cuenta con más de 150 especies, entre las cuales la mayor diversidad se encuentra en el sector andino de Colombia y Ecuador (Guayasamín *et al.* 2009a, 2020, Frost 2025). En Costa Rica se conocen hasta la fecha 15 especies, de las cuales ocho se agrupan en el género *Hyalinobatrachium* Ruíz-Carranza & Lynch, 1991 (Kubicki 2007, Leenders 2016, Mendoza-Henao *et al.* 2020).

*Hyalinobatrachium* se caracteriza por carecer de espina humeral; tienen tracto digestivo e hígado bulboso, recubierto por peritoneo blanco; peritoneo parietal ventral transparente; huesos blancos en vida (excepto en *H. mesai* e *H. taylori*, que los presentan verdes); coloración dorsal en líquido preservante blanca o crema; los machos carecen de espículas dorsales conspicuas durante la época de reproducción; cuando están presentes, los callos nupciales son pequeños y restringidos al borde interior del dedo I en machos; procesos dentígeros vomerianos y dientes vomerianos ausentes; tibia y fibula fusionados. Los machos usualmente cantan bajo las hojas, y las hembras depositan una capa de huevos bajo las hojas (Guayasamín *et al.* 2009a).

Descrita originalmente como *Centrolenella vireovittata* Starrett & Savage, 1973, la especie en cuestión fue posteriormente transferida al género *Hyalinobatrachium* (Ruíz-Carranza & Lynch 1991). Su localidad tipo es a 0,5 km al NE de Alfombra, Pérez Zeledón, en la vertiente del Pacífico de la Fila Brunqueña o Cordillera Brunca, no obstante, nadie ha vuelto a registrarla en esa localidad. Kubicki (2007) menciona haber intentado sin éxito reencontrarla en este sitio, sugiriendo que ya no se encuentra allí. Existen pocos registros adicionales a la localidad tipo (ver comentarios bajo Distribución Geográfica).

*Hyalinobatrachium vireovittatum* es la especie hermana de *H. talamancae* (Taylor, 1952), ambas son morfológicamente tan similares, que se ha cuestionado la validez de la primera (Kubicki 2007, Kubicki *et al.* 2015). La característica más obvia para diferenciar estas dos especies se basa en

su patrón de coloración. *H. vireovittatum* presenta dos líneas paravertebrales muy conspicuas, de color verde lima o amarillento (aunque este carácter es algo variable: ver más adelante) bordeando la línea vertebral verde oscura, con el resto de manchas amarillentas del cuerpo muy pequeñas (Figs. 1A, B, F); mientras que *H. talamancae* tiene una línea verde oscura vertebral bordeada por manchas paralelas amarillentas de tamaño variable (Figs. 2A, B). Las restantes manchas del cuerpo pueden ser de tamaño mediano a grande, siempre mayores que en *H. vireovittatum*, pero a la vez nunca tan grandes como las de *H. valerioi* (Dunn, 1931). Tanto en *H. vireovittatum* como en *H. talamancae* el pericardio es transparente, y su canto es extremadamente similar, por lo que algunos autores mantienen dudas sobre la validez de la primera. Hasta el momento, no existe ninguna comparación genética de ambas especies que incluya material topotípico (o de registros cercanos a sus localidades tipo). Kubicki *et al.* (2015) incluyeron en su filogenia ejemplares de *H. vireovittatum* del Darién, Panamá, muy lejos de la localidad tipo de la especie.

En este artículo se revisa la distribución geográfica de *H. vireovittatum* en Costa Rica, basándonos en reportes antiguos y recientes (propios), rectificando identificaciones ciertamente erróneas y proponiendo que posiblemente se trate de un taxón endémico de Costa Rica. Adicionalmente, se evalúan el estatus taxonómico de *H. talamancae* e *H. vireovittatum*, comparando secuencias de ADN y cantos de aviso provenientes de las cercanías de las localidades tipo de *H. vireovittatum* y de *H. talamancae*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Distribución

Para la recopilación de registros de *Hyalinobatrachium vireovittatum*, hemos revisado la literatura pertinente, hemos revisado los registros existentes en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (UCR) para corroborar si la identificación de los especímenes allí alojados es correcta. Se realizó una búsqueda online en plataformas de ciencia ciudadana iNaturalist así como en la de la GBIF (2024), descartando a nuestro criterio las identificaciones



Figura 1. *Hyalinobatrachium vireovittatum*. A. Macho adulto, Sendero los Gigantes (Loc. 8). B. Amplexo, Las Tumbas (Loc. 2). C. Vista ventral de macho de la especie. D. Vista ventral de hembra de la especie. E. Metamorfo de la especie; Las Tumbas (loc. 2). F. Amplexo con dos puestas, Las Tumbas (Loc 2). Fotos: Diego Avilés, excepto C (César Barrio-Amorós).

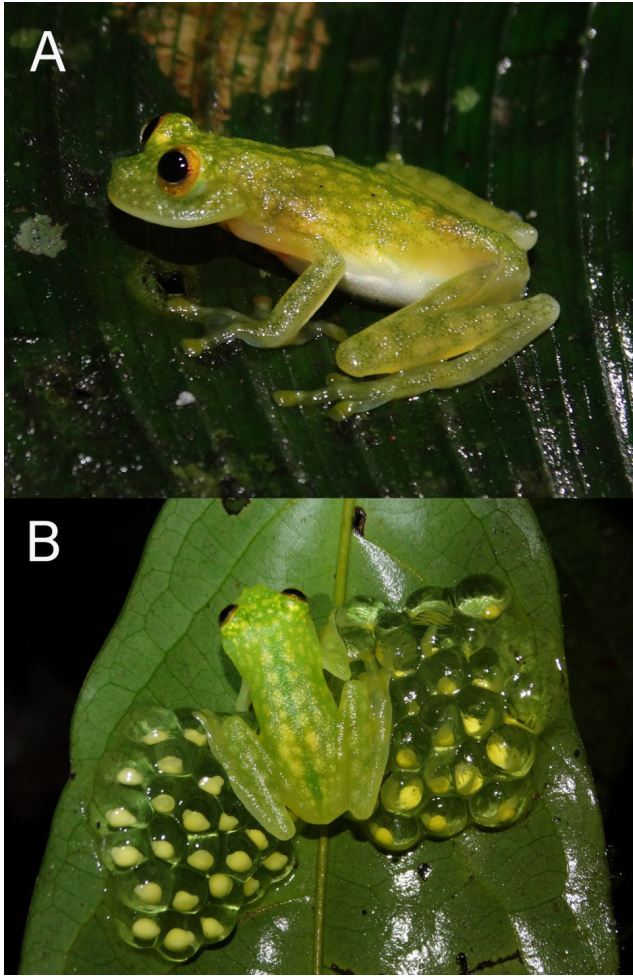


Figura 2. *Hyalinobatrachium talamancae*, Veragua Rainforest, Limón, Costa Rica. A. Vista lateral de un macho. B. Macho en vista dorsal cuidando dos puestas. Fotos: César Barrio-Amorós.

que no correspondían con los caracteres únicos de la especie. Igualmente, sólo hemos considerado los datos de ejemplares de Costa Rica. Para la elaboración del mapa de distribución potencial según elevación se ha usado QGIS 3.22 (<http://www.qgis.org>). Con este propósito, utilizamos el modelo de elevación digital (DEM) Global 30 Arc-Second Elevation (GTOPO30) ([https://www.usgs.gov/centers/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-global-30-arc-second-elevation-gtopo30?qt-science\\_center\\_objects=0#qt-science\\_center\\_objects](https://www.usgs.gov/centers/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-global-30-arc-second-elevation-gtopo30?qt-science_center_objects=0#qt-science_center_objects)) y extrajimos las celdas con valores que oscilan entre 308 y 1.957 metros, lo que corresponde al rango de elevación conocido de la especie en resolución de 1x1 km. También creamos un polígono convexo mínimo basado en las localidades conocidas de *H. vireovittatum* para estimar el área de su distribución conocida. Convertimos el ráster de la distribución potencial en un polígono que nos permitió calcular el área de distribución potencial de la especie en Costa Rica.

#### Bioacústica

Dos machos adultos de *Hyalinobatrachium vireovittatum* fueron grabados (21 cantos) entre las 21:00 y las 23:00 h del 9 de mayo de 2020, en Las Tumbas de Barú, San José, Costa Rica y dos machos de *H. talamancae* fueron grabados (11 cantos) el 5 de junio del 2021 en las faldas del volcán Cacho Negro, Heredia, Costa Rica, con una grabadora digital Tascam DR-05, con micrófonos estéreo omnidireccionales incorporados. Las grabaciones se tomaron a una distancia de 1 a 2 m aproximadamente de los machos activos. Las temperaturas del aire en el momento de la grabación fueron entre 24.0 y 25.2 °C. Todos los llamados fueron analizados usando el software Praat (v. 6.0.13) para Windows (Boersma & Weenink 2007: Praat: Doing phonetics by computer; disponible en <http://www.fon.hum.uva.nl/praat/>; consultado en abril de 2021) a una frecuencia de muestreo de 44,1 kHz y una resolución de 16 bits. Todos los llamados fueron analizados de manera consecutiva en la misma grabación. Para cada uno, se midieron los siguientes parámetros: número de notas, duración del llamado (en segundos: s), tiempo entre llamados (en segundos: s), frecuencia inferior (Hz), superior (Hz) y dominante (Hz). También fueron calculadas las medias, la desviación estándar (DE) y el coeficiente de variación (CV) para cada rasgo de los llamados. Las figuras fueron generadas utilizando el paquete Seewave v.1.6 (Sueur *et al.* 2008) en la plataforma R (v.2.13.0) (R Development Core Team, 2011). También describimos los llamados de *Hyalinobatrachium* cf. *vireovittatum* de Carmen de Atrato, Chocó, Colombia, tomados por Ángela Mendoza, y depositados en la Colección de Sonidos Ambientales del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt en Colombia (Borja-Acosta & Pantoja 2024) para poder compararlos con los de *H. vireovittatum* y los de *H. talamancae* de Costa Rica. Lamentablemente no tenemos información acerca de la temperatura en que fueron grabados los llamados de la región del Chocó.

#### Amplificación y secuenciación

Se obtuvieron secuencias parciales de los genes mitocondriales citocromo oxidasa 1 (COI) y la subunidad ribosomal grande (16S), para cinco especímenes del género *Hyalinobatrachium*. El ADN fue extraído usando el protocolo de fenol-cloroformo (Sambrook & Russell 2006). Los iniciadores dgLCO y dgHCO (Meyer 2003) fueron usados para amplificar el COI. Los iniciadores 16Sar y 16Sbr (Palumbi *et al.* 1991) sirvieron para amplificar el gen 16S. Los protocolos detallados de extracción de ADN, amplificación, secuenciación y edición de secuencias pueden ser consultados en Kubicki *et al.* (2022). Se incluye la

lista de vouchers referidos en este trabajo y sus números de acceso en el GenBank (Apéndice 1).

#### *Análisis filogenético*

Las secuencias obtenidas en este estudio fueron comparadas con aquellas disponibles en GenBank para las especies del género *Hyalinobatrachium*, incluyendo *Hyalinobatrachium talamancae* e *H. vireovittatum*. Comparamos las secuencias obtenidas con aquellas para los genes 16S y COI, adicionalmente, dada la alta disponibilidad de secuencias para el gen mitocondrial NADH deshidrogenasa subunidad 1 (ND1) decidimos incluirlo en el análisis. Se usaron secuencias de *Celsiella revocata* (Rivero, 1985) como grupo externo y de *Teratohyla pulverata* (Peters, 1873) para enraizar el árbol. El alineamiento de secuencias se realizó con el software MUSCLE 3.7 (Edgar 2004), usando los parámetros preestablecidos y recortando en el punto donde la mayoría de taxones tienen secuencia. El software PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear *et al.* 2017) y el criterio de información Bayesiana (BIC) fueron usados para seleccionar el mejor esquema de partición y los mejores modelos de evolución para cada partición. Usamos un único set de longitudes de ramas a través de todas las particiones (*branchlengths=linked*) y la búsqueda del mejor esquema de partición se hizo utilizando una búsqueda heurística (*scheme=greedy* Lanfear *et al.* 2012); usamos siete subsets *a priori*: uno para el 16S, tres para COI (uno por cada posición de codón), y tres para ND1 (uno por cada posición de codón).

El análisis filogenético se realizó siguiendo tanto métodos de máxima verosimilitud (ML) como de inferencia Bayesiana (BI). El análisis de máxima verosimilitud se hizo usando el software Garli 2.01 (Zwickl 2006). El análisis Bayesiano se realizó con MrBayes 3.2.6 (Ronquist *et al.* 2012); el esquema de partición y los modelos de evolución para cada partición como seleccionados previamente. El análisis de Garli fue corrido usando el portal CIPRES (Miller *et al.* 2010). Las distancias genéticas (distancias *p* no corregidas) fueron calculadas usando MEGA11 (Tamura *et al.* 2021).

## RESULTADOS

#### *Historia natural*

*Hyalinobatrachium vireovittatum* podría ser considerado un indicador de nacientes de aguas puras y limpias en las cadenas montañosas de la vertiente Pacífica de las Cordilleras de Talamanca y Brunqueña (obs. pers.). La actividad de esta especie comienza con las primeras lluvias del año (entre abril y mayo), cuando comienzan a escucharse cantos provenientes del dosel (10–20 m). Se necesitan varias semanas de actividad para que estas ranas

desciendan a aposentos más bajos, y, aun así, dependiendo del microhábitat, pueden seguir cantando a alturas entre 3 y 6 m. En pocos lugares (especialmente Localidad 2, aunque también eventualmente en la 5) se hallan a poca altura en vegetación riparia (entre 1 y 2 m). Los machos cantan generalmente desde el envés de las hojas, aunque los hemos observado también en el haz, tanto cantando como estacionados. Se determinó que el auge de la actividad reproductiva es desde agosto hasta finales de noviembre. El microhábitat preferido parece estar constituido por nacientes, arroyos pequeños y muy empinados, quebradas con saltos de agua considerables y cascadas, a veces cañones y paredes húmedas; también se hallan en ríos de corriente rápida entre 2 y 8 m de ancho, aunque en estos lugares suelen cantar más arriba del estrato arbóreo; no se les ha visto ni escuchado en ríos más amplios. La distribución altitudinal conocida es entre 320 y 1.957 m s.n.m.

Hemos observado machos cuidando hasta cuatro puestas, albergando éstas entre 19 y 38 huevos (25–40 según Kubicki 2007), siempre en el envés de hojas, medianas a grandes. Sus metamorfos se han encontrado entre abril y agosto (Fig. 1E).

#### *Descripción del llamado de H. vireovittatum,*

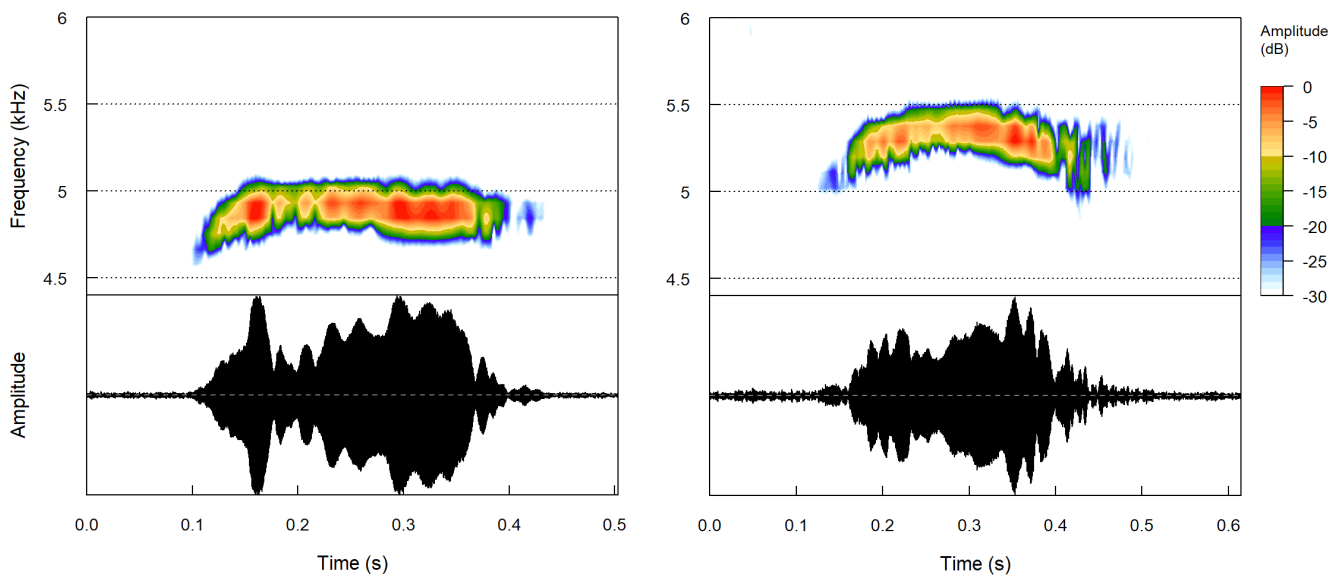
#### *H. cf. vireovittatum e H. talamancae*

Los cantos de anuncio de *Hyalinobatrachium talamancae* y de *H. vireovittatum* son muy similares, debido a que en ambos casos está constituido por una sola nota total o parcialmente pulsada y metálica, similar a un silbido, emitido esporádicamente o en temporada alta con cierta continuidad. En ninguno de los dos casos los llamados presentan armónicos claramente visibles. Los llamados de *H. vireovittatum* presentan una duración de 0,266–0,348 s y son emitidos a una tasa de 8,169–8,438 llamado/minuto. La frecuencia dominante fue de 5042,62–5299,59 Hz (5245,84±51,96 Hz). La frecuencia fundamental tuvo un punto más bajo de 4421,72–4817,75 Hz (4661,95±150,69) y uno superior de 4609,69–5048,94 Hz (4912,33±143,80). El tiempo entre llamadas varió de 0,998–12,957 s (7,638±3,883) (Tabla 1, Fig. 3). En el caso de *H. talamancae*, los llamados duran 0,254–0,351 s y tienen una tasa promedio de 3,5 llamados/minuto. La frecuencia dominante fue de 4494,10–4933,34 Hz (4805,49±143,49 Hz). La frecuencia fundamental tuvo un punto más bajo de 4646,85–5218,39 Hz (5028,17±134,64) y uno superior de 5259,33–5401,57 Hz (5333,54±27,87). El tiempo entre llamadas varió de 10,16–31,38 s (19,273±034) (Tabla 1, Fig. 3).

En el caso de *Hyalinobatrachium cf. vireovittatum* los llamados son bastante similares a los de *H. talamancae* y *H. vireovittatum*, porque también consisten en una sola

**Tabla 1.** Comparación de parámetros principales del canto de llamada de *Hyalinobatrachium talamancae* Braulio Carrillo, Costa Rica), *H. vireovittatum* (Las Tumbas, Costa Rica) e *H. cf. vireovittatum* (Carmen de Atrato, Chocó).

	<i>H. talamancae</i>	<i>H. vireovittatum</i>	<i>H. cf. vireovittatum</i>
N (individuos/cantos)	2/11	2/21	2/27
Número de notas	1	1	1
Duración del canto [s]	0,302±0,028 (0,254–0,351)	0,316±0,072 (0,266–0,348)	0,407±0,090 (0,243– 0,566)
Tiempo entre cantos [s]	7,638±3,883 (0,998–12,957)	19,273±6,541 (10,16–31,38)	14,901±3,010 (10,40– 21,57)
Baja frecuencia [Hz]	4661,95±150,69 (4421,72–4817,75)	5028,17±134,64 (4646,85–5218,39)	4589,12±89,90 (4432,32–4806,78)
Alta frecuencia [Hz]	4912,32±143,80 (4609,69–5048,94)	5332,84±27,87 (5259,33–5259,57)	4873,79±111,17 (4638,23–5131,16)
Frecuencia dominante [Hz]	4805,49±143,49 (4494,10–4933,34)	5245,84±51,96 (5042,62–5299,59)	4750,48±88,84 (4521,61–4886,45)



**Figura 3.** Oscilograma y espectrograma del canto de anuncio para *Hyalinobatrachium vireovittatum* de Costa Rica (izquierda) de Las Tumbas de Barú, provincia de San José y de *H. talamancae* de las faldas del volcán Cacho Negro, Braulio Carrillo, provincia de Heredia, Costa Rica (derecha).

nota total o parcialmente pulsada y metálica, similar a un silbido, emitida con cierta continuidad. Pero, los llamados de *H. cf. vireovittatum* presentan una duración de 0,243–0,566 s y son emitidos a una tasa de 1,540–6,624 llamado/minuto. La frecuencia dominante es de 4521,61–4886,45 Hz (4750,48±88,84 Hz), una frecuencia fundamental de 4432,32–4806,78 Hz (4589,12±89,90), y una frecuencia superior de 4638,23–5131,16 Hz (4873,79±111,17). El tiempo entre llamadas varió de 10,401 a 21,571 s

(14,901±3,010). Aunque la duración de los llamados puede superponerse hasta cierto punto en los tres casos, parece ser que los llamados de *H. cf. vireovittatum* pueden ser un poco más largos que los llamados de *H. vireovittatum* y *H. talamancae*, pero en este caso la frecuencia es más similar a la de los llamados de *H. talamancae* que a la de los llamados de *H. vireovittatum*.

Es posible que las similitudes en los llamados como una frecuencia alta sea una adaptación convergente que busque

umentar la eficiencia de la transmisión de señales acústicas en entornos ruidosos.

#### Datos moleculares

La matriz mitocondrial incluye muestras de 30 especies nombradas de *Hyalinobatrachium* (Fig. 4). La matriz resultante tiene una longitud total de 2.493 pb, incluyendo las inserciones: 874 pb de 16S, 658 pb de COI y 961 pb de ND1. Dos particiones fueron encontradas con los siguientes modelos de evolución: 1) GTR+I+G para 16S, codón 1 y 2 de COI y codón 1 y 3 de ND1. 2) HKY+I para codón 3 de COI y codón 2 de ND1. Las filogenias obtenidas con Garli y MrBayes son altamente concordantes en topología (Fig. 4). En la filogenia se observa un clado hermano a todas las demás especies dentro del género, este clado está formado por las siguientes cuatro especies *Hyalinobatrachium cappellei* Van Lidth de Jeude, 1904, *H. iaspidiense* (Ayarzagüena, 1992), *H. taylori* (Goin, 1968) y *H. tricolor* Castroviejo-Fisher, Vilà, Ayarzagüena, Blanc & Ernst, 2011. Posteriormente se observa la separación de clado conteniendo 14 especies, en su gran mayoría exclusivas de América del Sur, excepto por el subclado formado por *H. fleischmanni* (Boettger, 1893), *H. tatayoi* Castroviejo-Fisher, Ayarzagüena & Vilà, 2007 y *H. viridissimum* (Taylor, 1942), distribuidas en América Central. Se observa un clado formado por dos especies exclusivas de América Central Ístmica+Chocó, *H. aureoguttatum* (Barrera-Rodríguez & Ruiz-Carranza, 1989) y *H. valerioi* (Dunn, 1931), el cual es hermano al clado que contiene los dos subclados más recientes dentro del género. Uno de estos subclados incluye ocho especies distribuidas tanto en América Central como América del Sur, incluyendo a *H. chirripoi* (Taylor, 1958), *H. colymbiphyllum* (Taylor, 1949). El segundo subclado, también contiene especies distribuidas en ambos subcontinentes, incluyendo *H. talamancae*, *H. vireovittatum*, y *H. cf. vireovittatum* de Panamá; además de una especie de Colombia, aún no descrita. El individuo CRARC1033 de cerca de Turrialba puede ser asignado tentativamente a *H. talamancae*, dada su similitud morfológica y proximidad geográfica a la localidad tipo. Por lo tanto, se puede afirmar con alta probabilidad que *H. talamancae* se distribuye, al menos, desde el Caribe de Costa Rica hasta El Copé en Panamá. Los dos individuos provenientes de Tinamastes (Las Tumbas, Loc 2), cerca de la localidad tipo de *H. vireovittatum*, forman un subclado hermano a *H. talamancae*. Sin embargo, el estatus taxonómico de dos individuos provenientes de Panamá es incierto, uno (CH5330) presenta un patrón de coloración coincidente con *H. talamancae* y el segundo (CH6443) es concordante con el de *H. vireovittatum*. Es prioritario establecer el estatus taxonómico de estas poblaciones para poder delimitar adecuadamente las

especies de este complejo. Las distancias genéticas entre *H. talamancae*, *H. vireovittatum* y la especie nueva de Colombia son de 1.93% a 4.52% para el 16S y de 2.63% a 4.4% para el COI, respectivamente.

#### Distribución geográfica

Posterior a su descripción, en 2005 se localizó una población de *H. vireovittatum* en Rainmaker, entre Quepos y Parrita, en Fila Chonta (T. Leenders, com. pers.). En este sentido, la distribución potencial de *H. vireovittatum* en Costa Rica se extiende a lo largo de la vertiente Pacífica de la Cordillera de Talamanca, desde el Parque Nacional Carara en dirección al sureste hasta la frontera con Panamá. Kubicki (2007) desestima los registros previos de Jaramillo *et al.* (1988) para el Parque Nacional Altos de Campana, Panamá, ya que pudieron tratarse de *H. talamancae*, una apreciación en que también concuerda el mismo César Jaramillo (com. pers. a CBA). Kubicki (2007) también descubre una población de *H. cf. vireovittatum* en El Valle de Antón, mientras que Díaz-Ricourte & Guevara Molina (2020) señalan al menos dos individuos identificados como *H. vireovittatum* de Darién, ambas localidades en Panamá, lo cual demuestra que la presencia de *H. vireovittatum* en este país es poco clara, aunque por los registros fotográficos de Kubicki (2007: 267) y Díaz-Ricourte & Guevara-Molina (2020: 8) bien podrían ser asignables a *H. vireovittatum* debido a algunas características morfológicas (ver más abajo).

En el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica (UCR) se encuentran cinco especímenes identificados como *Hyalinobatrachium vireovittatum*. Dos son claros ejemplos de la localidad tipo o sus inmediatos alrededores (recolectados por Floyd Downs y Arnold Kluge en 1976, UCR 6495–96). Pero los otros ejemplares merecen una mayor atención. El ejemplar UCR11896 proviene de la estación biológica Alberto Manuel Brenes en Los Ángeles de San Ramón y el ejemplar UCR13650 es de la Estación Biológica San Gerardo en el Bosque Eterno de los Niños, Monteverde. Ambas localidades se hallan en la vertiente Caribe del país, donde no existe *H. vireovittatum*, pero sí su especie hermana *H. talamancae*.

A pesar del estado deteriorado del patrón dorsal de los ejemplares UCR11896 y UCR13650 (Fig. 5) en ambos las líneas paravertebrales son formadas por manchas y no por líneas completas, delatando su pertenencia a *H. talamancae*. También se menciona a *H. vireovittatum* de San Carlos de Alajuela, en la cuenca del Río Peñas Blancas, identificada por Savage (Hayes & Krampels 1985). Savage (2002) muestra una imagen de un ejemplar de "*Hyalinobatrachium vireovittatum*" al parecer de esta misma localidad de "Peñas Blancas" donde se puede apreciar un patrón dor-

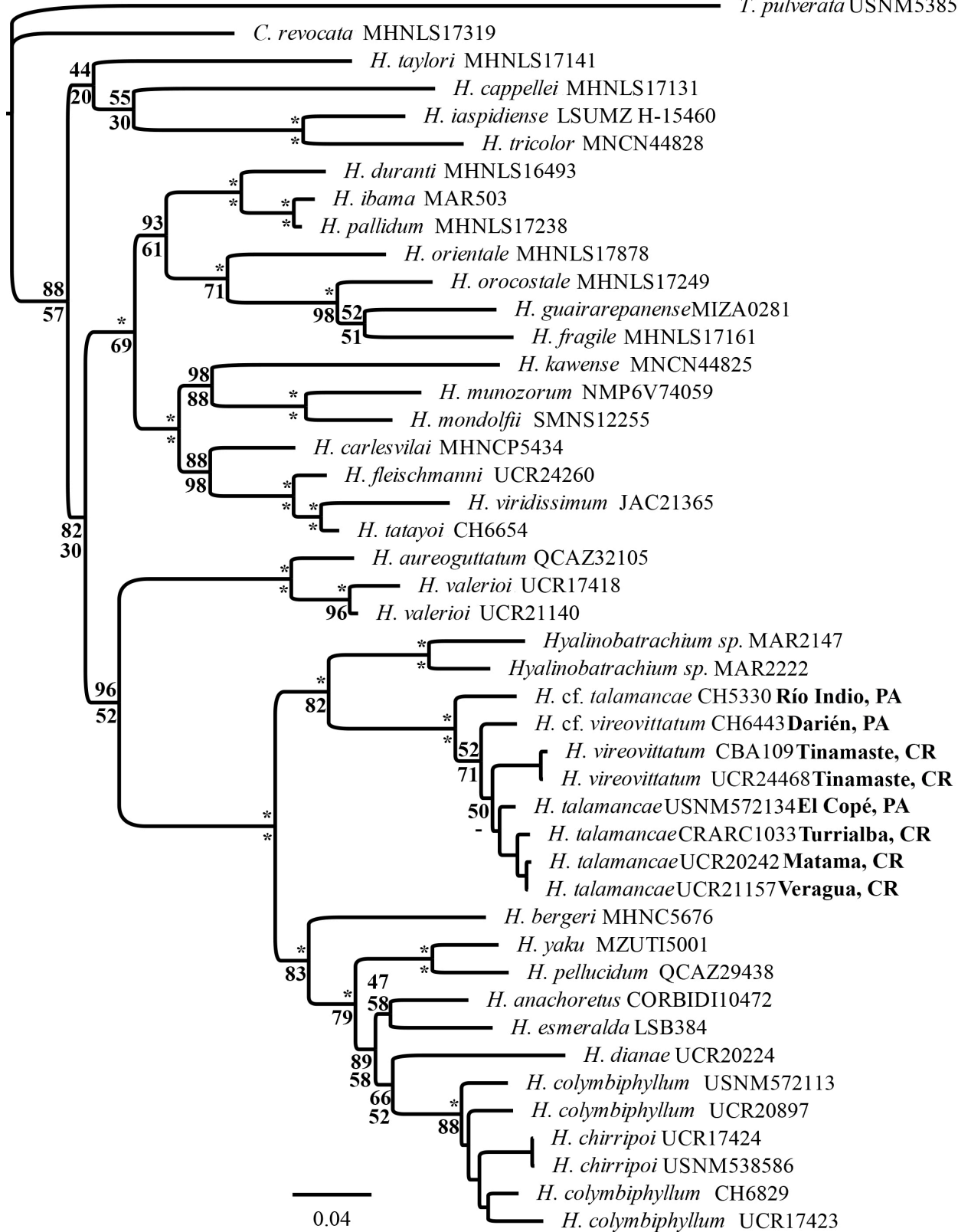
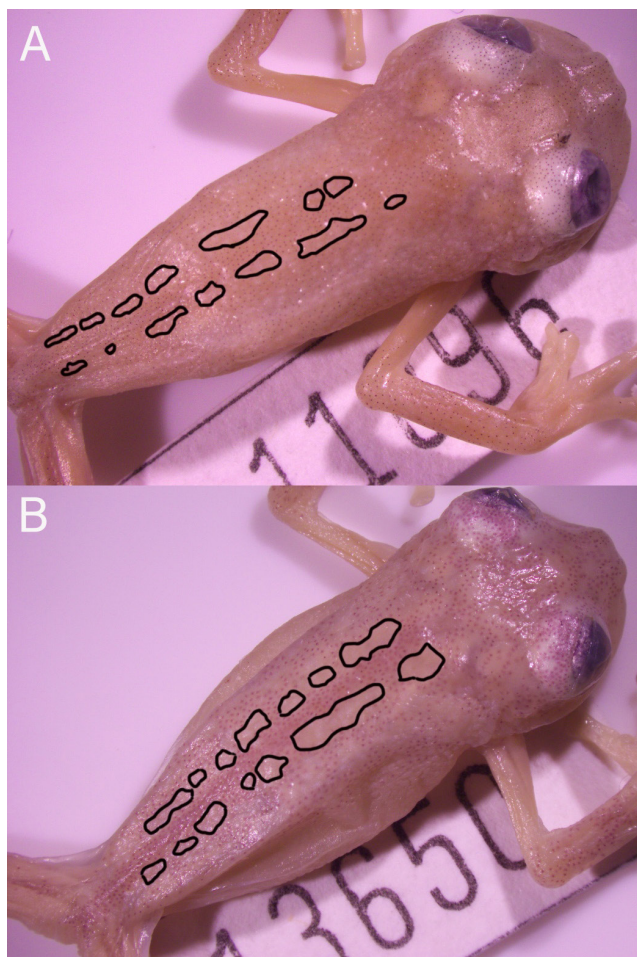


Figura 4. Filogenia Bayesiana mostrando las relaciones dentro del género *Hyalinobatrachium* basado en los genes mitocondriales 16S, COI y ND1. Las probabilidades posteriores (multiplicadas por 100) se muestran sobre las ramas, debajo de las ramas se muestran las proporciones (bootstraps) obtenidas del análisis de máxima verosimilitud. La barra de escala se refiere a sustituciones estimadas por sitio. Los valores de soporte dentro de los nodos de especie no se muestran. El asterisco representa valores de apoyo >99.



**Figura 5.** Patrón típico de *Hyalinobatrachium talamancae*: dos especímenes de las colecciones de la Universidad de Costa Rica, confundidos con *H. vireovittatum*: UCR11896 y UCR13650. Fotos: Gerardo Chaves.

sal que concuerda más con *H. talamancae* (lámina 210). No hemos podido revisar el ejemplar CRE-1466 (*Costa Rica Expedition* depositado en la Universidad de Miami) y mencionado por Hayes & Krampels; lo más probable es que, por la procedencia se trate también de *H. talamancae*. En el mapa de la especie los puntos que aparecen en la parte norte del país (Tilarán y Volcán Tenorio) deben ser asumidos como *H. talamancae* (Leenders 2016, Savage 2002: 376).

El espécimen UCR9397 (de Palmira, Cañas, Guanacaste) desafortunadamente, no conserva ningún patrón apreciable, por lo que es imposible determinar su identificación de manera definitiva, pero sí posee el pericardio blanco, lo que confirma que no pertenece ni a *H. vireovittatum* ni a *H. talamancae*, ya que ambos lo poseen transparente. La situación geográfica hace posible que pueda corresponder a *H. fleischmanni*, que sí se conoce en la región.

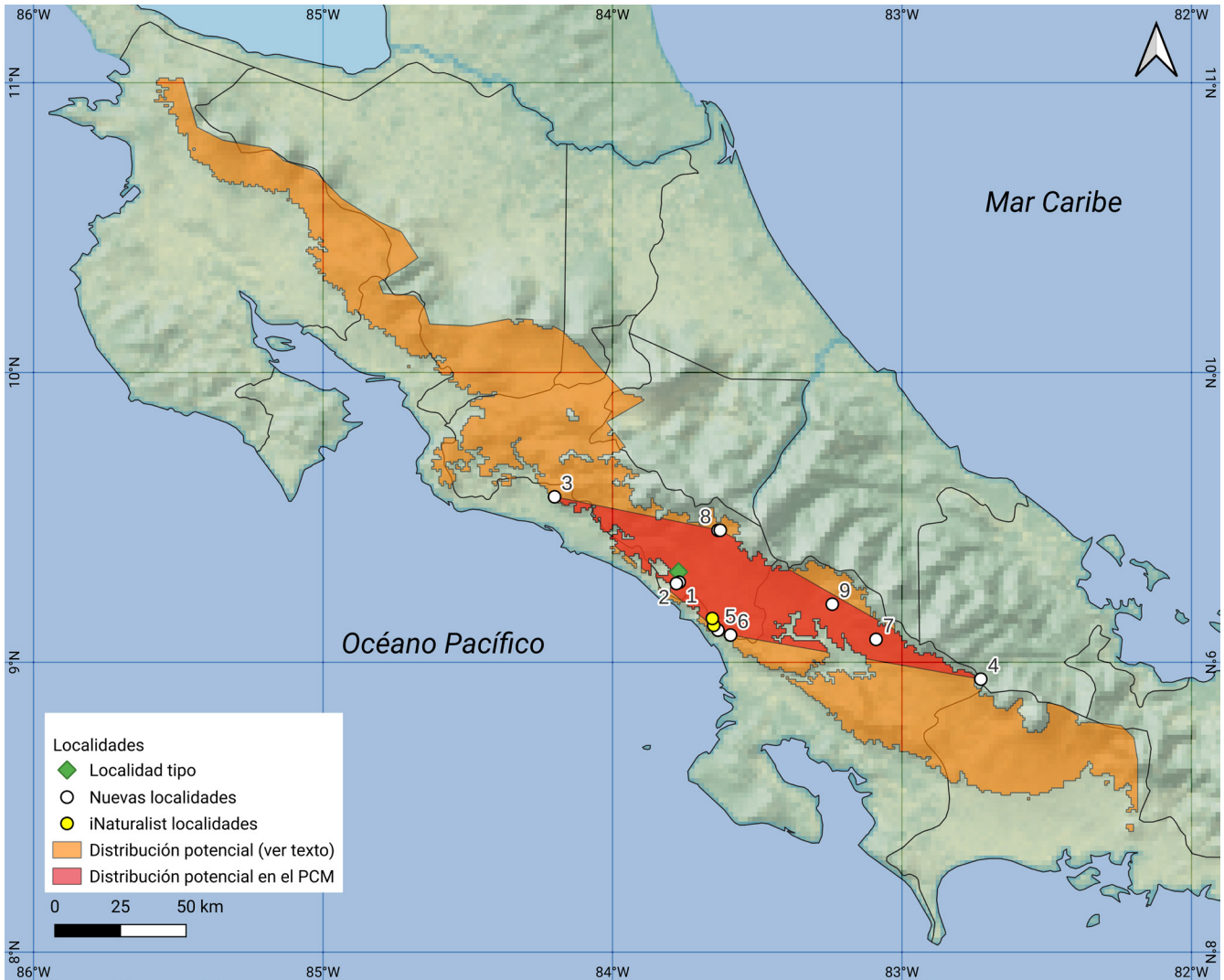
Según iNaturalist, se pueden observar registros de *Hyalinobatrachium vireovittatum* de cinco localidades, dos de ellas del área cercana a Buenos Aires de Puntarenas, una en Ceibón de Pilas, y otra cerca de la Finca La Lucha, Puntarenas. El autor de los reportes escogió oscurecer las coordenadas de ambas localidades por lo que no podemos estar seguros de su ubicación y no están reflejadas en nuestro mapa. Dos localidades más de R. Núñez sí poseen coordenadas: a) 1,3 km al SSW de Bajo Las Bonitas, Platanares de Pérez Zeledón, San José, a 982 m s.n.m. y b) a 4 km al norte de la localidad de Ojochal, a 972 m s.n.m. La última localidad es la ya mencionada, con el registro de altitud de *Hyalinobatrachium vireovittatum* a 1.957 m s.n.m. en la Zona Protectora Las Tablas (Campos-Villalobos *et al.* 2020). El ejemplar de la foto de la izquierda en la página 233 en Campos-Villalobos *et al.* (2020) tiene toda la apariencia de *H. talamancae*. No obstante, no se posee registro del canto ni comprobación molecular de individuos de esta población, por lo que es imposible saber si realmente corresponde a *H. vireovittatum*. A falta de pruebas, y sólo por razones biogeográficas, nos decantamos por el momento por ésta última.

La página web de GBIF (2024) provee dos localidades para Costa Rica. Una localidad no está especificada (10,3 N; 84,7 O) correspondiente a un ejemplar depositado en LACM (Los Angeles County Museum) pero sin número de referencia, y que fue recolectado el 20 de agosto de 1983. Lo más probable es que sea el mismo (CRE 4633) de Peñas Blancas, San Carlos de Alajuela (Hayes & Krampels 1985), que ya hemos visto, y corresponde a *H. talamancae*. Los otros ejemplares referenciados corresponden a la serie tipo (LACM 75141, 149516-21) (Starret & Savage 1973).

La distribución de la especie en Costa Rica nos provee, incluyendo los nuevos registros a continuación, un Polígono Convexo Mínimo (PCM) de 3.164 km<sup>2</sup>, y un área potencial de distribución por elevación de 13.075 km<sup>2</sup> (incluyendo el oeste de Panamá) (Fig. 6). Esto sin tomar en cuenta registros en Panamá o Colombia, que, de confirmarse, configurarían otra noción de esta área de distribución.

#### *Nuevos registros y comentarios sobre la localidad tipo*

*Localidad tipo (Localidad 1).* La Alfombra. La localidad que mencionan Starret & Savage (1973) cuando describen la especie es exactamente: “0.5 km NE Alfombra: a place 16 km SW San Isidro de El General on the road to Dominical, 880 m” literalmente: 0,5 km al noreste de la Alfombra, un lugar a 16 km al suroeste de San Isidro de El General en la carretera de San Isidro a Dominical, 880 m s.n.m.; provincia de San José, Costa Rica, y se ubica en la Fila Brunqueña.



**Figura 6.** Distribución de *H. vireovittatum* en Costa Rica. Diamante verde: Localidad tipo. Círculos blancos: localidades reportadas aquí. Círculos amarillos: otras localidades. Área en naranja: distribución potencial en la vertiente pacífica de Costa Rica, dentro del rango de altitud señalado para la especie. Área en carmesí: Polígono Convexo Mínimo (PCM). Números de las localidades: 1. La Alfombra (Localidad tipo); 2. Fila Tinamastes; 3. Rainmaker. 4; Las Tablas; 5. Ojochal de Osa; 6. El Vergel; 7. La Luchita; 8. Los Gigantes; 9. Salitre “Örkö Bata”.

Nosotros visitamos la misma localidad en numerosas ocasiones, pero nunca observamos la especie ni escuchamos su canto, por lo que consideramos que su ausencia se deba a fluctuaciones poblacionales o cambios en el hábitat, el cual no es ahora compatible con los requerimientos de esta especie debido a cambios antropogénicos en las inmediaciones del área. No obstante, se observa la frecuente presencia de otros anfibios como *Incilius coniferus* (Cope, 1862), *Espararana prosoblepon* (Boettger, 1892), *Pristimantis ridens* (Cope, 1866), *P. cruentus* (Peters, 1873), *P. pardalis* (Barbour, 1928), *Duellmanohyla legleri* (Taylor, 1958) y *D. rufofulvis* (Taylor, 1952).

*Fila Tinamastes* (localidad 2). Sin embargo, en la contigua Fila Tinamastes, se ha localizado una población en

una quebrada que cae de esta pared (860 m s.n.m.) y que llega al valle de las Tumbas (450 m s.n.m.). No se ha localizado en la parte más alta de la fila, donde nace la quebrada. Curiosamente sólo se ha conseguido en esta sola quebrada, de la miriada que hay en la zona, aunque deberían hacerse esfuerzos adicionales para determinar su distribución en el valle. Esta localidad se ubica en la Fila Brunqueña, donde se han localizado machos cantando, guardando puestas (hasta cuatro) e hidratándolas, hembras solitarias, amplexos y metamorfos, desde mayo hasta noviembre. El microhábitat consiste en una pequeñísima quebrada (2 m de ancho), a veces encañonada, en su zona superior, la cual cae en cascada hacia el valle de Las Tumbas, donde la rana en cuestión ha sido escuchada a 450 m s.n.m., ya en

una quebrada algo más ancha (2–5 m) con un dosel de una altura de unos 20 m. La herpetofauna acompañante observada incluye *Craugastor fitzingeri* (Schmidt, 1857), *Duellmanohyla rufiocularis*, *Pristimantis cruentus*, *P. pardalis*, *Bothriechis nigroadspersus* (Steindachner, 1870), *Sibon* sp., *Micrurus yatesi* Dunn, 1942 e *Imantodes cenchoa* (Linnaeus, 1758).

*Rainmaker* (localidad 3). Una de las pocas localidades reconocidas en años más recientes es la de Rainmaker (localizada por Twan Leenders en 2005). La población es saludable con muchos machos cantando, puestas de huevos y metamorfos vistos. Sin embargo, no se ha vuelto a observar desde entonces (T. Leenders, com. pers.). La herpetofauna acompañante es: *Atelopus varius* (Lichtenstein & Martens, 1856), *Rhaebo haematiticus* (Cope, 1862), *Silverstoneia flotator* (Dunn, 1931), *Hyalinobatrachium valerioi*, *Espadarana prosoblepon*, *Sachatamia albomaculata* (Taylor, 1949), *Cochranella granulosa* (Taylor, 1949), *Craugastor fitzingeri*, *Centrosaura apodema* (Uzzell, 1966), *Norops riparius* (Chaves *et al.*, 2023). Se ubica al noroeste de la Fila Brunqueña.

*Las Tablas* (localidad 4). Esta localidad fue publicada por Campos-Villalobos *et al.* (2020) y hasta la fecha constituye el récord de altitud para la especie, a 1.957 m s.n.m. Se ubica en la vertiente pacífica de la Cordillera de Talamanca.

*Ojochal de Osa* (localidad 5). El 28 de octubre de 2020 se halló una población de la especie en el Río Tortuga de Ojochal de Osa, Puntarenas. Se han observado machos cantando en el envés de las hojas (de aráceas y *Heliconia* principalmente) y hembras solitarias. El hábitat consta básicamente de una quebrada de 5-8 metros de ancho con fuerte corriente y saltos continuos bajo un dosel de altura considerable (20–40 m). En esta localidad, *H. vireovittatum* no se halla ampliamente distribuido, como sus congéneres *H. colymbiphyllum* y *H. valerioi*, sino que se concentra en microhábitats cercanos a paredones húmedos aledaños a la quebrada principal con corriente débil y sedimento compuesto principalmente por arena fina o rocas y piedras erosionadas, donde suelen cantar los machos a una altura de unos 3–5 m. Herpetofauna acompañante *Teratohyla pulverata* (Peters, 1873), *Sachatamia albomaculata*, *Cochranella granulosa*, *H. valerioi*, *H. colymbiphyllum*, *Ecnomiophyla* sp., *Norops marsupialis* (Taylor, 1956), *Dermophis occidentalis* Taylor, 1955.

*El Vergel* (localidad 6). Esta localidad es relativamente nueva, descubierta en 2020 por R. Núñez, y visitada en varias ocasiones por nosotros; se halla a 830 m s.n.m. Se trata de dos pequeños riachuelos con corriente rápida a suave, en pendiente, con caídas importantes de agua, substrato de arena fina y rocas pequeñas que crean pequeños remansos.

El dosel se encuentra sobre los 15 m. Hemos avistado machos cantando y guardando puestas, a veces muy altos (más de 6 m) y metamorfos, en agosto. En las quebradas habita herpetofauna como *Duellmanohyla rufiocularis*, *D. legleri*, *Pristimantis cruentus*, *Oophaga granulifera* (Taylor, 1958), *Norops capito* (Peters, 1863) y *Sibon* sp. Este lugar se halla en la vertiente SO de la Fila Brunqueña.

*La Luchita* (localidad 7). Durante los conteos de *Atelopus varius* en la zona, en una de las quebradas se escuchó el canto distintivo de *H. vireovittatum*, observándose también metamorfos tanto en junio como en abril. En ulteriores salidas se observaron machos adultos cantando. El río es de corriente rápida, de unos 4-8 m de ancho, con pozos profundos y saltos de agua continuos. Esta localidad pertenece a la vertiente Pacífica de la Cordillera de Talamanca. Como herpetofauna acompañante se ha detectado, además de *A. varius*, *Duellmanohyla legleri*, *Siphlophis compressus* (Daudin, 1803), *Micrurus clarki* Schmidt, 1936, *Bothriechis supraciliaris* (Taylor, 1954), *Bothrops asper* (Garman, 1883) y *Norops riparius*.

*Los Gigantes* (localidad 8). Esta localidad se encuentra en San José de Rivas, Pérez Zeledón, San José. Se trata de la cuenca del río San José de Rivas, de corriente rápida y un desnivel considerable, con saltos de agua y pozas profundas; de unos 3-6 m de ancho. Se escucharon y observaron machos adultos y metamorfos. Sólo se observó como herpetofauna acompañante a *Norops riparius*.

*Salitre* (localidad 9) “Örkö Bata”. Durante el reciente conteo de *Atelopus varius* (en su población B3, ver Barrio-Amorós *et al.* 2024), se escucharon y observaron el 4 de diciembre de 2022 varios machos cantando, algunos a una altura de 4–6 m. El río es de corriente rápida, con pocos saltos, una anchura de 2–5 m. La herpetofauna acompañante, aparte de *A. varius*, incluyó *Siphlophis compressus*, *Norops riparius*, *Smilisca sordida* (Peters, 1863) y *Rhaebo haematiticus*.

Con lo sabido al respecto de la distribución de *Hyalinobatrachium vireovittatum* en Costa Rica, desde su descubrimiento hasta los últimos años, se puede concluir que esta especie ocurre sólo en la vertiente del Pacífico, desde el Pacífico central en áreas bajas montañosas (Fila Chonta, 340 m s.n.m.) por el Pacífico sur como la Fila Brunqueña (incluyendo la Fila Tinamastes donde se ubica su localidad tipo), alcanzando hacia el suroeste la Cordillera de Talamanca, en su localidad más alta conocida hasta la fecha, las Tablas, Puntarenas, a 1.957 m s.n.m. (Campos *et al.* 2020, este trabajo). Su presunta distribución en Panamá se restringe a El Valle y Darién (Jaramillo *et al.* 1988, Kubicki 2007, Díaz-Ricaurte & Guevara-Molina 2020), aunque se necesita una identificación más precisa de los ejemplares de tal región, tanto morfológica como mole-

cularmente. Hasta el momento, no se tiene noticia de su presencia en Colombia.

#### *Confusión con Hyalinobatrachium talamancae*

Tras la descripción de *Centrolenella talamancae* (Taylor 1952), la especie no se volvió a reportar hasta que Kubicki (2006) la redescubrió, aunque sin hallarla en la localidad tipo, reportando otras cuatro nuevas localidades. No deja de ser curiosa esta aparente pérdida de una especie tan notable. En realidad, no es que no se encontrara, es que se confundía con *H. vireovittatum*. Ya hemos visto que los especímenes reportados como *H. vireovittatum* de Tilarán, Volcán Tenorio, y Los Ángeles de San Ramón durante esos años en que no se reportaba, corresponden en realidad a *H. talamancae*.

Recientemente se reportan nuevas poblaciones y una extensión del rango altitudinal de *Hyalinobatrachium talamancae* en Costa Rica, desde 450 a 1.600 m (Zamora-Roda *et al.* 2021). La primera población que describe, es la misma en la cual según los registros del museo de la UCR se recolectó un macho adulto el 24 de noviembre de 1997, considerado en aquel entonces como *H. vireovittatum* (UCR 13650). Tras examinar los ejemplares de la Universidad de Costa Rica, y analizar la situación con Jay Savage, se considerarían que esta y otras poblaciones de la Cordillera de Tilarán se tratan realmente de poblaciones de *H. talamancae* (Kubicki 2007).

Fuera de Costa Rica el estado de *Hyalinobatrachium talamancae* e *H. vireovittatum* se encuentra lejos de estar resuelto, existiendo dudas de si las poblaciones panameñas y colombianas son conespecíficas o se trata de especies crípticas. Podemos asumir que las poblaciones presentes en la vertiente Caribe de la Cordillera de Talamanca en Panamá deberían representar a *H. talamancae*, mientras que las de la vertiente del Pacífico deberían corresponder a *H. vireovittatum* o a alguna especie similar aún no descrita. En el Darién, aparentemente podrían cohabitar ambas especies (Díaz-Ricourte & Guevara-Molina 2020: 8). La presencia de *H. vireovittatum* en el Valle de Antón y en Darién debe ser examinada con más detalle (Kubicki 2007, Díaz Ricourte & Guevara-Molina 2020).

Ya en 2007, Kubicki se preguntaba si *H. vireovittatum* no sería más que un sinónimo de *H. talamancae*. En un filograma bayesiano que incluía las relaciones filogenéticas de especies centroamericanas de *Hyalinobatrachium* (Kubicki *et al.* 2015) se mostraba a *H. talamancae* y *H. vireovittatum* con una relación muy cercana. Sin embargo, el material usado para *H. talamancae* (USNM 572134) procedía de las poblaciones de la cordillera central de Panamá, de El Copé, Coclé; mientras que el de *H. vireovittatum* (CH 6443) procedía del Río Cana, Pinogana, Darién, lo

cual no ayuda a entender sus relaciones, dado que ninguno de ellos proviene de la localidad tipo o sus cercanías.

Nuestro filograma muestra soporte total al clado que contiene a *H. talamancae* e *H. vireovittatum*; sin embargo, no es claro si se trata de una, dos o múltiples especies. Una posibilidad es que estas poblaciones sean una única especie, *H. talamancae*, distribuida en ambas vertientes de Costa Rica y Panamá. Otra opción es que sí existan suficientes diferencias como para considerar dos especies en Costa Rica y tal vez dos especies más en Panamá. Adicionalmente, los especímenes provenientes de Colombia corresponderían a una especie nueva por describir y nombrar, siendo esta la especie hermana del complejo de *H. talamancae*. Por el momento, y basados en genética, bioacústica y biogeografía, mantenemos la existencia de los dos nombres.

Los cantos de aviso de ambos taxones tampoco dejan claro si se trata de una o dos especies. La duración y la frecuencia de los llamados se solapan hasta cierto punto entre ellos, pero los llamados de *Hyalinobatrachium vireovittatum* presentan una frecuencia más alta que los de *H. talamancae*. Las vocalizaciones del grupo *H. fleischmanni* suelen ser de una sola nota (excepto en *H. taylori* que puede ser de 5–8 notas) e ir desde moduladas en amplitud y/o frecuencia hasta pulsadas con o sin incrementos y descensos en la frecuencia (Urdaneta & Señaris 2012, Ríos-Soto *et al.* 2017). El canto de *H. vireovittatum* presenta una frecuencia más alta que los de *H. cappellei* (van Lidth de Jeude 1904) y *H. chirripoi*, pero es similar a la de *H. fleischmanni*, *H. viridissimum* y *H. tatayoi* (Castroviejo-Fisher *et al.* 2011, Mendoza-Henao *et al.* 2020).

Siguiendo la ubicación geográfica de las poblaciones de *H. vireovittatum* se puede notar que esta especie es propia de las cuencas de la vertiente pacífica. *Hyalinobatrachium talamancae*, su contraparte de la vertiente atlántico, es muy similar, y posee una gran variedad de patrones dorsales, que van desde manchas pequeñas a grandes, o incluso manchas alargadas, pero nunca dos líneas doradas paravertebrales. Como se ha mencionado, sólo un ejemplar fotografiado es exteriormente más similar a *H. talamancae*, pese a hallarse en la vertiente del Pacífico de la Cordillera de Talamanca (Campos-Villalobos *et al.* 2020). Esta característica cromática es diagnóstica, y ayudados por la ubicación geográfica, se debe poder identificar fácilmente las poblaciones de *H. vireovittatum* de las de *H. talamancae*.

#### *Abundancia y conservación*

Hemos visto cómo *H. vireovittatum* ha pasado de tres localidades a las nueve conocidas actualmente, entendiéndose ahora mucho mejor sus requerimientos y microhábitat. No dudamos que se seguirán descubriendo nuevas poblaciones por toda la vertiente pacífica de Costa Rica.

Igualmente, las poblaciones suelen ser saludables, tal vez no tan abundantes o conspicuas como las de otros congéneres, como *H. valerioi* o *H. colymbiphyllum*. Sin duda hacen falta estudios de ecología poblacional, como el que se ha publicado recientemente sobre *H. valerioi* (Garrido *et al.* 2024).

Actualmente, *H. vireovittatum* se considera como de preocupación menor (Least Concern) por parte de la UICN (IUCN 2020). No obstante, la información que reportamos aquí es especialmente relevante. Como hemos visto en este trabajo, reconocemos nueve localidades en una extensión aproximada de 3.164 km<sup>2</sup> (polígono convexo) y de 13.075 km<sup>2</sup> de distribución potencial basada en altitud en la vertiente Pacífica de Costa Rica y oeste de Panamá. Esto reafirma que la especie está mucho más extendida de lo que se conocía, y es muy posible que lo esté mucho más, determinando que razonablemente, puede quedar en la misma categoría que estaba, LC (preocupación menor), sin miedo a equivocarnos.

Otra calificación para organismos en peligro de extinción es el Puntaje de Vulnerabilidad Ambiental o EVS (por sus siglas en inglés; Wilson *et al.* 2013), utilizado recientemente como un método alternativo a los parámetros clásicos de la UICN (Johnson *et al.* 2015). Ya se realizó una evaluación EVS para todas las especies de la herpetofauna mesoamericana, evidenciando el siguiente resultado para la especie en cuestión (Johnson *et al.* 2015). En una escala de 0 a 20 en la que, cuanto mayor es el número, más amenazada está la especie, *Hyalinobatrachium vireovittatum* obtiene una calificación de 16, que es bastante alta e indica el desconocimiento y aparente rareza que se apreciaba en ese entonces. Siguiendo los mismos parámetros de EVS (Wilson *et al.* 2013) pero adecuándolos al presente, podemos determinar que la puntuación es de 5+6+3=14, que es algo menor de 16, y pasaría de la categoría de alta (16) a media prioridad (14). Sin embargo, este sistema debe ser revisado y mejorado.

#### AGRADECIMIENTOS

Muchos colegas y amigos nos han acompañado durante nuestras pequisas en pos de esta especie, como Brona Garbisova, Alberto Vargas, Gabriel Venegas, Cristian Porras, Norberto Solano, entre otros. Anthony Garita nos comentó sobre la presencia de esta rana en la localidad 8. Leyla, Melissa y Angelina Chapman han sido claves para el acceso a la localidad 2. Agradecemos a Iván Ortiz su guiatura en la localidad 9. Diego Ugalde nos compartió sus grabaciones de *H. talamancae* para ser analizadas. Twan Leenders compartió información exclusiva sobre la población de *H. vireovittatum* de la localidad 3. César Jaramillo discutió

críticamente los registros de *H. vireovittatum* en Panamá. Finalmente, a dos revisores anónimos y a los editores de ANARTIA, nuestro más sincero agradecimiento.

#### REFERENCIAS

- Arias, E., G. Chaves & G. Parra-Olea. 2023. A new species of salamander (Caudata: Plethodontidae: *Bolitoglossa*) from the subalpine rain páramo of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Amphibian and Reptile Conservation* 17: 143–160.
- Bang, D. L., B. S. Lisboa, B. F. Teixeira, A. A. Giarretta & T. R. De Carvalho. 2020. A comparative acoustic analysis of species of *Vitreorana* (Anura: Centrolenidae) from the Brazilian Atlantic Forest and Cerrado, with a description of the call of *V. baliomma* and insights into the taxonomic status of Cerrado populations. *Phyllomedusa* 19(1): 35–47.
- Barrio-Amorós, C. L., G. Chaves & R. Puschendorf. 2024. Estado de conservación e historia natural del sapito arlequín variable *Atelopus varius* en Costa Rica. *Explora* (edición especial) 2024: 88–111.
- Borja-Acosta, K. G. & H. Pantoja. 2024. Colección de sonidos ambientales del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-CSA). Version 10.6. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15472/scqpmf> accessed via GBIF.org on 2025-01-11. <https://www.gbif.org/occurrence/4979093273>
- Catenazzi, A., L. O. Rodríguez & M. A. Donnelly. 2009. The advertisement calls of four species of glassfrogs (Centrolenidae) from southeastern Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44(2): 83–91.
- Cisneros-Heredia, D. F. & R. W. McDiarmid. 2007. Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glass frogs. *Zootaxa* 1572: 1–82.
- Díaz-Ricaurte, J. C. & E. C. Guevara-Molina. 2022. Morphological and molecular data reveal new country records and distribution extensions of some glassfrogs (Anura: Centrolenidae) for Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 57: 51–65.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792–1797.
- Frost, D. R. 2024. Amphibian species of the World: an online reference. Version 6.2 Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Garrido-Priego, M., M. Tószeghi, F. N. Angiolani-Larrea, A. Valencia-Aguilar, L. Bégué, R. Núñez, J. Culebras, M. Ringler, J. L. Stynoski & E. Ringler. 2024. Clutch attendance and call parameters are linked to mating success in a glassfrog with paternal care. *Behavioral Ecology* 35(6): arae078.
- GBIF. 2023. *Hyalinobatrachium vireovittatum* (Starrett & Savage, 1973) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset.

- Guayasamín, J. M., S. Castroviejo-Fisher, L. Trueb, J. Ayarzagüena, M. Rada & C. Vilà. 2009a. Phylogenetic systematics of glass frogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Allophryne ruthveni*. *Zootaxa* 2100: 1–97.
- Guayasamín, J. M., S. Castroviejo-Fisher, J. Ayarzagüena, L. Trueb & C. Vilà. 2009b. Phylogenetic relationships of glass frogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 574–595.
- Guayasamin, J. M., D. F. Cisneros-Heredia, R. W. McDiarmid, P. Peña & C. R. Hutter. 2020. Glassfrogs of Ecuador: Diversity, evolution, and conservation. *Diversity* 12 (222): 1–285.
- Hayes, M. P. & D. M. Krempels. 1985. Geographic distribution. *Centrolenella vireovittata*. *Herpetological Review* 16: 31.
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. 2020. *Hyalinobatrachium vireovittatum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020, e.T55037A54359707. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T55037A54359707.en>. Accessed on 05 December 2024.
- Jaramillo, F. E., C. A. Jaramillo & R. Ibáñez. 1988. Geographic Distribution. *Centrolenella vireovittata*. *Herpetological Review* 19: 59.
- Johnson, J. D., V. Mata-Silva & L. D. Wilson. 2015. A conservation reassessment of the Central American herpetofauna based on the EVS measure. *Amphibian & Reptile Conservation* 9: 1–94.
- Kubicki, B. 2006. Rediscovery of the Green-striped glass frog *Hyalinobatrachium talamancae* (Anura: Centrolenidae) in Costa Rica. *Brenesia* 66: 25–30.
- Kubicki, B. 2007. *Ranas de vidrio de Costa Rica/Costa Rica Glass Frogs*. San José, Costa Rica: INBIO, 299 pp.
- Kubicki, B., S. Salazar & R. Puschendorf. 2015. A new species of glassfrog, genus *Hyalinobatrachium* (Anura: Centrolenidae), from the Caribbean foothills of Costa Rica. *Zootaxa* 3920: 69–84.
- Kubicki, B., A. Reyes & E. Arias. 2022. Revised taxonomy and distributions of Costa Rican moss salamanders (Caudata: Plethodontidae: *Nototriton*), with descriptions of new taxa. *Zootaxa* 5194: 451–496.
- Lanfear, R., B. Calcott, S. Y. Ho & S. Guindon. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1695–1701.
- Lanfear, R., P. B. Frandsen, A. M. Wright, T. Senfeld & B. Calcott. 2017. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 34: 772–773.
- Mendoza-Henao, A. M., E. Arias, J. H. Townsend & G. Parra-Olea. 2020. Phylogeny-based species delimitation and integrative taxonomic revision of the *Hyalinobatrachium fleischmanni* species complex, with resurrection of *H. viridissimum* (Taylor, 1942). *Systematics and Biodiversity* 18: 464–484.
- Meyer, C. P. 2003. Molecular systematics of cowries (Gastropoda: Cypraeidae) and diversification patterns in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* 79(3): 401–459.
- Miller, M. A., W. Pfeiffer & T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 November 2010, 1–8.
- Palumbi, S., A. Martin, S. Romano, W. O. McMillan, L. Stice & G. Grabowski. 1991. *The simple fool's guide to PCR. Version 2.0. Special Publication*. Honolulu, Hawaii: Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii, 45 pp.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. Suchard & J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61, 539–542.
- Ruiz-Carranza, P. M. & J. D. Lynch. 1991. Ranas Centrolenidae de Colombia I. Propuesta de una nueva clasificación genérica. *Lozania* 57: 1–30.
- Sambrook, J. & D. W. Russell. 2006. Purification of nucleic acids by extraction with phenol: chloroform. *Cold Spring Harbor Protocols* 2006: pdb-prot4455.
- Savage, J. M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 954 pp.
- Starrett, P. H. & J. M. Savage. 1973. The systematic status and distribution of Costa Rican glass-frogs, genus *Centrolenella* (Family Centrolenidae), with description of a new species. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 72: 57–78.
- Tamura, K., G. Stecher & S. Kumar. 2021. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7): 3022–3027.
- Zamora-Roda, A. A., C. G. Herrera-Martínez & F. Salazar. 2021. New localities and an elevational range extension of the Green-Striped Glass Frog, *Hyalinobatrachium talamancae* Taylor 1952 (Anura: Centrolenidae), in Costa Rica. *Reptiles & Amphibians* 28(3): 550–552.
- Zwickl, D. J. 2006. *Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion*. Austin, Texas: The University of Texas, 125 pp. [PhD Dissertation]

## APÉNDICE 1

Números institucionales, localidad y números de acceso GenBank para los especímenes usados en el análisis filogenético molecular. ND = números de acceso no disponibles, secuencias bajo la investigación en curso. Las secuencias marcadas como ND pueden ser solicitadas directamente al autor de correspondencia.

Especie	Número institucional	Localidad de colecta	COI	16S	ND1
<i>T. pulverata</i>	USNM538588	Honduras: Olancho, Matamoros	--	EU663053	EU663147
<i>C. revocata</i>	MHNLS17319	Venezuela: Aragua: Colonia Tovar	--	EU663019	EU663113
<i>H. anachoretus</i>	CORBIDI10472	Perú: San Martín, Puente Nieva	--	KM068268	--
<i>H. aureoguttatum</i>	QCAZ32105	Ecuador: Esmeraldas, San Francisco	--	EU663032	EU663124
<i>H. bergeri</i>	MHNC5676	Perú: Cusco, Ouispicanchis	--	EU663033	EU663125
<i>H. cappellei</i>	MHNLS17131	Venezuela: Bolivar, Salto Karuay	--	JN870859	--
<i>H. carlesvilai</i>	MHNCP5434	Perú: Puno, Sandia	--	GQ142056	--
<i>H. cf. talamancae</i>	CH5330	Panamá: Coclé, Río Indio	--	EU663054	EU663149
<i>H. cf. vireovittatum</i>	CH6443	Panamá: Darién, Cana	KF604298	--	--
<i>H. chirripoi</i>	UCR17424	Costa Rica: Limón, Aguas Zarcas	--	EU663037	EU663129
<i>H. chirripoi</i>	USNM538586	Honduras: Olancho, Quebrada El Guasimo	--	EU663038	EU663130
<i>H. colymbiphyllum</i>	CH6829	Panamá: Panamá, Chilibre	KR862999	KR863254	--
<i>H. colymbiphyllum</i>	UCR17423	Costa Rica: Puntarenas, Monteverde	--	EU663039	EU663131
<i>H. colymbiphyllum</i>	UCR20897	Costa Rica: Puntarenas, Quepos	ND	ND	--
<i>H. colymbiphyllum</i>	USNM572113	Panamá: Panamá, Coclé	FJ766714	FJ784402	--
<i>H. diana</i>	UCR20224	Costa Rica: Cartago, Chirripó	ND	ND	--
<i>H. durantii</i>	MHNLS16493	Venezuela: Mérida, El Chorotal Alto	--	EU663041	EU663133
<i>H. esmeralda</i>	LSB384	Colombia: Boyacá, Pajarito	KP149161	KP149361	--
<i>H. fleischmanni</i>	UCR24260	Costa Rica: San José, San Pedro	ND	ND	--
<i>H. fragile</i>	MHNLS17161	Venezuela: Cojedes, Manrique-La Sierra	--	EU447286	EU663138
<i>H. guairarepanense</i>	MIZA0281	Venezuela: Aragua, Choróní	--	KF534363	HG764788
<i>H. iaspidiense</i>	LSUMZ H-15460	Brazil: Amazonas, Rio Ituxi	--	JN870867	--
<i>H. ibama</i>	MAR503	Colombia: Santander, Vereda Piritama	--	EU663048	EU663140
<i>H. kawense</i>	MNCN44825	Guyana Francesa: Kaw	--	JN870868	--
<i>H. mondolfii</i>	SMNS12255	Guyana: Mabura	--	JN870870	--
<i>H. munozorum</i>	NMP6V74059	Bolivia: Cobija	--	JF266570	--
<i>H. orientale</i>	MHNLS17878	Venezuela: Sucre, Península de Paria	--	EU447289	EU663144
<i>H. orocostale</i>	MHNLS17249	Venezuela	--	EU447288	--

*HYALINOBATRACHIUM VIREOVITTATUM* EN COSTA RICA

APÉNDICE 1. (*Continuación*)

Especie	Número institucional	Localidad de colecta	COI	16S	ND1
<i>H. pallidum</i>	MHNLS17238	Venezuela: Táchira, Quebrada Guacharaquita	--	EU663052	EU663146
<i>H. pellucidum</i>	QCAZ29438	Ecuador: Morona Santiago, Limón–Macas	--	EU663036	EU663128
<i>H. talamancae</i>	CRARC1033	Costa Rica: Cartago, Turrialba	ND	--	--
<i>H. talamancae</i>	UCR20242	Costa Rica: Limón, Matama	ND	ND	--
<i>H. talamancae</i>	UCR21157	Costa Rica: Limón, Veragua	ND	ND	--
<i>H. talamancae</i>	USNM572134	Panamá: Coclé, El Copé	FJ766718	--	--
<i>H. tatayoi</i>	CH6654	Panamá: Panamá, Chilibre	KR863011	KR863266	--
<i>H. taylori</i>	MHNLS17141	Venezuela: Bolivar, Karuay	--	EU663056	EU663151
<i>H. tricolor</i>	MNCN44828	Guyana Francesa: Crique Wapou	--	HG764789	HG764789
<i>H. valerioi</i>	UCR17418	Costa Rica: Puntarenas, Rincón de Osa	--	EU663058	EU663152
<i>H. valerioi</i>	UCR21140	Costa Rica: Limón, Río Blanco	ND	ND	--
<i>H. vireovittatum</i>	CBA109	Costa Rica: San José, Tinamaste	ND	ND	--
<i>H. vireovittatum</i>	UCR24468	Costa Rica: San José, Tinamaste	ND	ND	--
<i>H. viridissimum</i>	JAC21365	México: Oaxaca, Candelaria Loxicha	--	DQ283453	--
<i>H. yaku</i>	MZUTI5001	Ecuador: Pastaza, Kallana	--	MF002065	MF002063
<i>Hyalinobatrachium</i> sp.	MAR2147	Colombia: Risaralda, Pueblo Rico	--	KM068298	--
<i>Hyalinobatrachium</i> sp.	MAR2222	Colombia: Valle del Cauca, Buenaventura	--	KM068299	--

## Mortality in three species of bats of the genus *Pteronotus* Gray, 1838 (Mammalia, Chiroptera, Mormoopidae) due to overpopulation, and harassment by blaberid cockroaches, in a Venezuelan cave

Mortalidad en tres especies de murciélagos del género *Pteronotus* Gray, 1838 (Mammalia, Chiroptera, Mormoopidae) debida a sobrepoblación, y hostigamiento por cucarachas blabéridas, en una cueva venezolana

Jesús Molinari<sup>1</sup> & Eliécer E. Gutiérrez<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela. [orcid.org/0000-0002-9393-5483](https://orcid.org/0000-0002-9393-5483)

<sup>2</sup>Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. [orcid.org/0000-0001-6790-8185](https://orcid.org/0000-0001-6790-8185)

Correspondence: [jmvault@gmail.com](mailto:jmvault@gmail.com)

(Received: 06-01-2025 / Accepted: 17-03-2025 / On line: 31-07-2025)

### ABSTRACT

Nearly half of the world's bat species roosts in caves. Despite the availability of caves being thought to limit their abundance, roost overpopulation has not been listed as a cause of mass mortality in cavernicolous bats, suggesting that predation and other factors will normally prevent them from surpassing the carrying capacity of caves. We report mortality likely due to roost overpopulation in three species of insectivorous bats inhabiting a small cave located in a non-karstic outcrop in the Venezuelan Llanos. Outside the cave, abundant bat remains were found washed away by rainwater. At the entrance of the cave, bats were roosting exposed to sunlight (a highly unusual behavior for the species involved), which thus risked dehydration, and detection by diurnal predators. Inside the cave, the ceiling, walls, and part of the floor were densely packed with bats. On the floor, bats were resting in quadrupedal position and interacted agonistically with large guanophilic cockroaches. Most of the bats had skin lesions apparently caused by cockroach bites. We attribute these findings to roost overpopulation, and suggest that, owing to the orography, lithology and high primary production in the region, caves used as roosts by insectivorous bats are in much shorter supply than insect prey.

**Keywords:** Blaberidae, Blattodea, Dictyoptera, guano invertebrates, interspecific aggression, predation, *Pteronotus davyi*, *Pteronotus gymnonotus*, *Pteronotus personatus*, Venezuelan Llanos.

### RESUMEN

Casi la mitad de las especies de murciélagos del mundo se refugia en cuevas. Pese a que se cree que la disponibilidad de cuevas limita su abundancia, la sobrepoblación de refugios no ha sido listada como una causa de mortalidad en masa de murciélagos cavernícolas, lo cual sugiere que la depredación y otros factores normalmente les impiden superar la capacidad de carga de las cuevas. Reportamos mortalidad probablemente debida a sobrepoblación del refugio en tres especies de murciélagos insectívoros que habitan una pequeña cueva ubicada en un afloramiento no kárstico en los Llanos venezolanos. Fuera de la cueva se encontraron abundantes restos de murciélagos arrastrados por el agua de lluvia. En la entrada de la cueva, los murciélagos dormían expuestos a la luz solar (un comportamiento altamente inusual para la especie involucrada), corriendo el riesgo de deshidratarse y ser detectados por depredadores diurnos. Dentro de la cueva, el techo, las paredes y

parte del suelo estaban densamente cubiertos por murciélagos. En el suelo, los murciélagos estaban descansando en posición cuadrúpeda e interactuaban de forma agonística con grandes cucarachas guanófilas. La mayoría de los murciélagos tenían lesiones en la piel aparentemente causadas por mordeduras de cucarachas. Atribuimos estos hallazgos a la sobrepoblación de refugios y sugerimos que, debido a la orografía, la litología y la elevada producción primaria en la región, las cuevas utilizadas como refugio por murciélagos insectívoros son escasas relativamente a la abundancia de insectos presa.

**Palabras clave:** agresión interespecífica, Blaberidae, Blattodea, depredación, Dictyoptera, invertebrados del guano, Llanos venezolanos, *Pteronotus davyi*, *Pteronotus gymnotus*, *Pteronotus personatus*.

## INTRODUCTION

With 1,475 currently recognized species, bats (Chiroptera) are the second most diverse order of living mammals (ASM 2024). Almost all bat species are exclusively nocturnal (Speakman 1995), and about 48.5% of them are dependent on caves as diurnal retreats (Tanalgo *et al.* 2022). Cavernicolous bats form the largest aggregations of vertebrates, ranging from tens of thousands to millions of individuals (Kunz 1982, Russell & McCracken 2006, Furey & Racey 2016). Some bat species are found only in few caves (*e.g.*, the Paraguana Common Mustached Bat, *Pteronotus paraguayensis* Linares & Ojasti, 1974 in Paraguana Peninsula, Venezuela; Gutiérrez & Molinari 2008), or even in just one (*e.g.*, the Cuban Greater Funnel-eared Bat, *Natalus primus* Anthony, 1919, in Guanahacabibes Peninsula, Cuba; Tejedor 2011).

While noting that bats are the only major vertebrate group that continuously and extensively uses caves as shelter, Jepsen (1970) suggested that ancestral bats took advantage of their capacity for echolocation to become cavernicolous, which in turn allowed them to evade avian predators, and to conserve energy and body water when not foraging. Humphrey (1975) proposed roosts, especially caves, to be more important than the growing season and insect diversity as determinants of the distribution and abundance of temperate bats. Caves and artificial cave-like structures such as tunnels and abandoned buildings are deemed fundamental for the conservation of bats worldwide (Arita 1993, Furey & Racey 2016, Medellín *et al.* 2017, Tanalgo *et al.* 2022, Guixé *et al.* 2024, Meierhofer *et al.* 2024), and the construction of artificial caves has been proposed to protect some bat species (Lavoie & Northup 2009, Gulickx *et al.* 2011, Slider & Kurta 2011, Molinari *et al.* 2012, Albayrak 2013, Gibbons 2013, Mering & Chambers 2014).

By bringing huge amounts of nutrients into caves in the form of guano and their own carcasses, bats have created the conditions for the evolution and survival of unique and highly diverse communities of cavernicolous organisms, ranging from bacteria and yeasts to arthropods and

vertebrates (Ferreira & Martins 1999, Gnaspi & Trajano 2000, Fenolio *et al.* 2006, Biswas & Shrotriya 2010, Cunha *et al.* 2020, Pimentel *et al.* 2022, Lundberg & McFarlane 2024). Cavernicolous bats provide major ecosystem services outside caves, including pollination, seed dispersal, and control of insect populations (Jones *et al.* 2009, Kunz *et al.* 2011, Ghanem & Voigt 2012, Medellín *et al.* 2017, Ramírez-Fráncel *et al.* 2021).

Bats congregating in caves are affected by higher levels of parasitism and are exposed to a greater risk of epidemics than solitary and foliage-roosting bats (Patterson *et al.* 2007, O'Shea *et al.* 2016, Hoyt *et al.* 2021). Within and around caves, bats serve as prey for cockroaches (Rice 1957, Wilson 1971, Braack 1989, Bell *et al.* 2007, López-Wilchis *et al.* 2023), mealworms (Hermanson & Wilkins 1986), spiders (Nyffeler & Knörnschild 2013, Dias *et al.* 2015, Leivers *et al.* 2021), and centipedes (Molinari *et al.* 2005); and for predatory vertebrates, including fish and amphibians (Yager & Williams 1988, Mikula 2015), lizards and snakes (Herreid 1962, Hammer & Arlettaz 1998, Esbérard & Vrcibradic 2007, Barti *et al.* 2019, Clarkson & Massyn 2020, Tanalgo *et al.* 2020), raptors and other birds (Twente 1954, Harden 1972, Looney 1972, Barclay *et al.* 1982, Fenton *et al.* 1994, Lenoble *et al.* 2014, Spitzenberger *et al.* 2014, Mikula *et al.* 2016, Sieradzki & Mikkola 2020), and mammals (Urbanczyk 1981, Kokurewicz 2004, Rodríguez-Durán *et al.* 2010, McAlpine *et al.* 2011, Mas *et al.* 2015, Haarsma & Kaal 2016, Cichocki *et al.* 2021). The latter include both specialized and opportunistically carnivorous bat species (Fischer *et al.* 1997, Bordignon 2005, Oprea *et al.* 2006, Rodríguez-Durán & Rosa 2020). Remarkably, there is a record of diurnal birds entering caves to catch and eat hibernating bats (Estók *et al.* 2010).

In caves, cockroaches are known to eat bat pups that have fallen on guano before the latter can climb to a safe place (Rice 1957, Wilson 1971, Bordon 1995, Bell *et al.* 2007). The bat genus *Pteronotus* Gray, 1838 is divided into three subgenera: *Pteronotus*; *Chilonycteris* Gray, 1839; and *Phyllodia* Gray, 1843 (Smith 1972). The subgenus *Pteronotus* includes three species of naked-backed bats,

whose wing membranes are attached to the midline of the dorsum and fully cover their backs, which thus appear to be hairless though they are not. There is a single report of possibly predatory behavior of cockroaches on adult bats (López-Wilchis *et al.* 2023). It involved a single individual of each species, namely the cockroach, *Nyctantonina azteca* (Saussure & Zehnter, 1893) (Dictyoptera, Blattodea, Nyctiboridae), and the Thomas's Naked-backed Bat, *Pteronotus fulvus* (Thomas, 1892) (Mammalia, Chiroptera, Mormoopidae) in a Mexican cave. A large *N. azteca* was found lodged in the interstice between the lower surface of the left-wing membrane and the back of the *P. fulvus*. Because both organisms had mutually caused injuries that were deemed not to be recent, the authors interpreted this interaction as a case of accidental ectoparasitism.

Venezuela is the country in which *Pteronotus* is most diverse. Seven species of this bat genus were included in the latest national list (Boher-Bentti *et al.* 2023): 1) the Davy's Naked-backed Bat, *Pteronotus (Pteronotus) davyi* Gray, 1838; 2) the Big Naked-backed Bat, *P. (Pt.) gymnonotus* (Wagner, 1843); 3) the Wagner's Lesser Mustached Bat, *P. (Chilonycteris) personatus* (Wagner, 1843); 4) the Allen's Common Mustached Bat, *P. (Phyllodia) fuscus* (J. A. Allen, 1911); 5) the Wagner's Common Mustached Bat, *P. (Ph.) rubiginosus* (Wagner, 1843); 6) *P. (Ph.) paraguayensis*; and 7) the Amazonian Common Mustached Bat, *P. (Ph.) alitonus* Pavan, Bobrowiec & Percequillo, 2018.

Species of the genus *Pteronotus* are dependent on caves and artificial cave-like structures as diurnal retreats (*e.g.*, Silva-Taboada 1979, Molinari *et al.* 2012, Soto-Centeno *et al.* 2015). Members of the subgenus *Phyllodia* show a tight dependence on forest (Gutiérrez & Molinari 2008, Oliveira *et al.* 2015, Martino *et al.* 2019), thus are largely absent from the savanna corridor (where caves are also scarce) of the Venezuelan Llanos region (Gutiérrez & Molinari 2008), which cover approximately 240,000 km<sup>2</sup> and are bounded to the west by the Andes, to the north by the Venezuelan Coast Range, and to the south by the Orinoco River (Huber *et al.* 2006).

Despite the availability of suitable caves being thought to limit their abundance (Humphrey 1975, Rodríguez-Durán 2009, Furey & Racey 2016, Vargas-Mena *et al.* 2020), roost overpopulation has not being listed as a cause of mass mortality in cavernicolous bats (O'Shea *et al.* 2016). This suggests other causes of mortality, the most important of which likely is predation by natural enemies (Mikula *et al.* 2024), to normally prevent the size of the colonies of cavernicolous bats from surpassing the carrying capacity of caves.

We report the first known case of multiple mortality in adult bats due to the carrying capacity of a cave being

surpassed, and to harassment by a dense population of cave-dwelling cockroaches. The observations involve three species of *Pteronotus* and were recorded in the Venezuelan Llanos.

## STUDY AREA AND METHODS

The observations reported here were carried out in a small cave (Fig. 1) locally known as Cueva del Viejo [= Old Man's Cave], or Cueva del Ermitaño [= Hermit's Cave], which despite these names is not suitable for human habitation owing to its harsh interior environment. This cave is located at 8.98° N and 68.27° W, 2.7 km ENE El Baúl, Estado Cojedes, Venezuela, in El Baúl Massif, a complex of scattered hills composed of igneous, metamorphic and metasedimentary rocks of late Cambrian to early Permian age that emerges from beneath the mainly Quaternary alluvial deposits of the Venezuelan Llanos (Bucher 1952, Huber *et al.* 2006, Viscarret *et al.* 2012). It is at an elevation of 235 m, 500 m to the east of the road (Carretera Regional El Baúl-Las Galeras) and flat lowlands with elevations of 60–70 m. The climate of the region is characterized by a single rainy season (April-May to October) alternating with a dry season (November to April-May) (Huber *et al.* 2006).

At dawn on 19 January 2001, we ascended from the road to the cave following a rocky path. We stayed at the cave for 6 hours, capturing bats with a hand net and performing observations. The cave consists of a single chamber approximately 12 m long, 5 m wide, and 3 m high. The entrance (Fig. 1, top left) is its highest point, and the opposite end is its lowest point. Thus, the posterior of the cave functions as a cul-de-sac in which the layer of bat guano becomes progressively thicker, wetter, and more decomposed while going deeper. At the bottom of the cave, the concentration of ammonia made the air unbreathable for humans; thus, to observe the interaction between bats and cockroaches, we visited this portion of the cave multiple times while holding our breath. We had planned a subsequent visit with better equipment, but this was not possible, thus we decided to prepare this report.

## RESULTS

As we ascended to the cave, at about 50 m from its entrance, we began to find on the ground disarticulated bones and whole skeletons belonging to the same bat species found in the cave, which were *Pteronotus davyi*, *P. gymnonotus*, and *P. personatus*. Of the three, the last species was the least abundant. No other bat species seemed to be present in the cave. The number of skeletons increased as



**Figure 1.** **Top left)** Entrance of the cave photographed from inside the cave. Note that the interior of the cave is lower than its entrance. The human silhouette is that of EEG. **Top right)** Bats roosting exposed to sunlight at the entrance of the cave, photographed from outside the cave. **Bottom)** Bats on the floor of the cave, which had started to escape when approached to obtain the photograph.

we were getting closer to the cave. We assumed that these remains were washed away by rainwater flowing along and around the path to the cave.

Upon reaching the cave, we discovered the likely source of the skeletons: numerous bats roosting at the entrance of the cave despite being exposed to sunlight (Fig. 1, top right). This was entirely unexpected, because species of *Pteronotus*, as other bats with small eyes, are normally

found only in the dark part of caves. Bats roosting at the entrance of caves can be exposed to diurnal predators and, if not adapted to roost outside caves, may lose body water. Bats dying inside the cave were unlikely to be the source of the skeletons because any water entering the cave would drain inwards together with the guano, since as mentioned above the cave decreases in height from entrance to bottom.

The ceiling and walls of the cave were densely packed with roosting bats. The guano on the floor of the cave and the low areas of the cave walls were covered by dense groups of cockroaches of an unidentified species (Dictyoptera, Blattodea, Blaberidae; Fig. 1, bottom), most of which were too large to be potential prey for these bats.

Another unexpected finding was an aggregation of bats resting in a quadrupedal position on the floor, deep in the cave (Fig. 1, bottom). They were tightly packed, and all had their heads pointing in the direction of the entrance of the cave, which is not evident in Fig. 1 because they started to fly whenever we approached them at a short distance (~1 m) to obtain photographs. We were able to observe the behavior of these bats by staying 2–3 m away. The aggregation covered a semicircular area of 5–6 m<sup>2</sup>. Its curved edge was composed of bats with their hindquarters in contact with the posterior walls of the cave. Its straight edge was composed of bats arranged to form a sharp line limiting with cockroach-covered guano. The bats, especially those in the front edge, were alert (heads continually moving, mouths open) and agonistic (pouncing and retreating) towards the cockroaches. After a short while, the bats in the front edge would take flight and land on the backs of bats in the rear of the aggregation, thus were replaced by the bats that previously were just behind them, which in turn repeated this behavior. Thus, the aggregation functioned as a continuous track in which the treads were the bats. As the bats took flight, it was evident that they had cockroaches below them.

We hand-netted ~120 bats within the cave. To complement material from this location already in museums, we selected 33 specimens as vouchers and released the rest. Most of the bats (>70%) that we handled had erosive wounds (1–5 mm wide) on their wing and tail membranes that may have been caused by cockroach gnawing.

## DISCUSSION

Numerous instances of three species of *Pteronotus* inhabiting the same diurnal roost have been reported throughout the Neotropics: 1) The Macleay's Mustached Bat, *P. (Ch.) macleayi* (Gray, 1839), the Sooty Mustached Bat, *P. (Ch.) quadridens* (Gundlach, 1840), and the Parnell's Common Mustached Bat, *P. (Ph.) parnellii* (Gray, 1843) in 15 Cuban and two Jamaican caves (Silva-Taboada 1979, Genoways *et al.* 2005, Tejedor *et al.* 2005); 2) *P. (Pt.) fulvus*, the Dobson's Lesser Mustached Bat, *P. (Ch.) psilotis*, and the Mexican Common Mustached Bat, *P. (Ph.) mexicanus* in five caves and one abandoned mine in Mexico (Bateman & Vaughan 1974, Torres-Flores *et al.* 2012, Ayala-Téllez *et al.* 2018); 3) *P. gymnonotus*, *P. per-*

*sonatus*, and the Mesoamerican Common Mustached Bat, *P. (Ph.) mesoamericanus* in a Costa Rican cave (Deleva & Chaverri 2018); and 4) *P. gymnonotus*, *P. personatus*, and *P. rubiginosus* in two Brazilian caves (Zortéa *et al.* 2015, Barros & Bernard 2023). In Venezuela, the only reports of roost co-occurrence between species of *Pteronotus* involve *P. davyi* and *P. paraguayensis* (the latter misidentified as '*P. personatus*': Bonaccorso *et al.* 1992, de La Torre & Medellín 2010) in the three main caves of Paraguaná Peninsula (Molinari *et al.* 2012). The Cueva del Viejo (Fig. 1, top left) is smaller than all those caves and mines, and differs from many of them in not being a hot cave (Silva-Taboada 1979, Rodríguez-Durán 2009). The non-karstic lithology of El Baúl Massif (Viscarret *et al.* 2012) may limit the number, size and suitability of caves available to bats of the genus *Pteronotus*.

Savannas represent ~17% of the area and contribute ~30% of the primary production of the Earth's terrestrial vegetation (Grace *et al.* 2006). As in other biomes (Borer *et al.* 2012, Cusens *et al.* 2012), in grasslands primary production determines the abundance of phytophagous insects (Prather & Kaspari 2019, Welti *et al.* 2020, Delabye *et al.* 2022). These arthropods are the dominant herbivores in terms of biomass in savannas worldwide (Andersen & Lonsdale 1990, Lewinsohn & Price 1996). Consequently, in savanna regions like those of the Venezuelan Llanos, owing to the combined effect of orography (in our case also the non-karstic lithology) and primary production, caves used as roosts by insectivorous bats can be in much shorter supply (relatively to the needs of the bats) than insect prey. We believe that this is the situation that applies to the species of *Pteronotus* at our study site, where three clear signs of overpopulation were evident: first, abundant remains of these species were found outside the cave; second, bats had to roost at the entrance of the cave, thus were exposed to death by dehydration and diurnal predators; and third, bats also had to roost on the floor of the cave, thus were suffering harassment by guanophilic cockroaches resulting in metabolic energy loss, and skin lesions apparently caused by the bites of these insects.

Bats of the genus *Pteronotus* have a highly manoeuvrable flight and forage in background-cluttered space: those of the subgenera *Pteronotus* and *Chilonycteris* hunt arthropod prey in proximity to but not within vegetation, whereas those of the subgenus *Phyllodia* do so within dense vegetation (Jennings *et al.* 2004, Mancina *et al.* 2012, Oliveira *et al.* 2015, Martino *et al.* 2019, personal observation). For this reason, species of the first two subgenera, such as *P. davyi*, *P. gymnonotus*, and *P. personatus*, have the potential to act as insect pest controllers at a low height above agricultural land, even gleaning flightless pests directly from

the vegetative organs of crop plants. Because in the Venezuelan Llanos the scarcity of caves likely limits their populations, it should be feasible to construct artificial caves to increase the local densities of these bats, thus boosting their effect as natural pest controllers. Such caves should be positioned near farms and be designed to contain hot chambers, thus making them ideal for mormoopids and unsuitable for vampire bats, and to facilitate the harvest of guano to be used as a fertilizer (Molinari *et al.* 2012).

Cockroaches are related to praying mantises, with which they form the superorder Dictyoptera (Evangelista *et al.* 2019, Ma *et al.* 2023). In the Mesozoic, the superorder included several lineages of cockroach-like predatory species, possessing mantis-like forelegs (Dittmann 2015, Vrsanský & Bechly 2015, Liang *et al.* 2018). The mandibular apparatus of cockroaches allows them to chew all sorts of materials (Weihmann *et al.* 2015). Accordingly, extant cockroach taxa are scavengers or detritivores, but there are reports of them preying on other insects, and they can be cannibalistic (Roth & Willis 1960, Bordon 1995, Persad & Hoy 2004, Bell *et al.* 2007, Pfannenstiel *et al.* 2008). Cockroaches are known to feed on corpses, and to bite sleeping persons, carving significant skin lesions (Roth & Willis 1957, Denic *et al.* 1997, Uieda & Haddad 2014, Viero *et al.* 2019). A dead mouse placed into a dense cockroach culture was skeletonized overnight, suggesting that cockroaches might be used to clean osteological material (Bell *et al.* 2007).

Cockroaches can be superabundant in caves, where they feed on guano, but also on dead and live invertebrates and vertebrates, including bats (Rice 1957, Roth & Willis 1960, Wilson 1971, Schal *et al.* 1984, Braack 1989, Bordon 1995, Bell *et al.* 2007, López-Wilchis *et al.* 2023). Cockroaches cause mortality in the cave swiftlets of tropical Asia by eating their nests, which are largely composed of the birds' salivary proteins (Cruz *et al.* 2008, Manchi & Sankaran 2009). In the caves of Paraguaná Peninsula, we have witnessed the American cockroach, *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758), quickly taking away (or tearing them apart when two or more cockroaches were competing for the victim) wounded conspecifics. Bordon (1995) provided an impressive account of the behavior of cockroaches feeding on dead bats in a Venezuelan cave. An abridged translation follows: '*Near the entrance some bats were collected (Artibeus and Phyllostomus), which were left on the ground in individual plastic bags to later obtain ectoparasites. Then we entered the area of complete darkness. After returning to the entrance, we noticed that the bags with the bats had disappeared. A little further away we saw something like large self-propelled balls that moved irregularly from one place to another. They were hundreds of giant*

*wingless cockroaches (probably Megaloblatta) which, after having broken the plastic bags, fiercely and frantically fought over what was left of the bats; there were manifestations of cannibalism*'. Therefore, under propitious circumstances, such as those that we witnessed (Fig. 1), cave-dwelling cockroaches can be expected to bite adult bats.

Similarly to López-Wilchis *et al.* (2023), we have difficulties to characterize the interaction between bats and cockroaches at our study site. Because according to their observations the cockroach had been living in symbiosis with the bat for some time, they concluded that it was an unusual case of accidental parasitism rather than predation. Based on our observations, we conclude that the cave was overcrowded with bats, which thus were forced to come into close contact with the cockroaches on the guano. The agonistic behavior of the bats towards the cockroaches suggests that their skin lesions were caused by these insects. Given that there was no symbiosis between both kinds of organisms, if the assumption is made that the cockroaches were biting the bats to opportunistically feed on them, their behavior could be classified as accidentally predatory. Although cockroaches cannot kill active adult bats, if present in huge numbers as observed in this cave, they could harass them, thus contributing to bat mortality.

#### ACKNOWLEDGMENTS

Thanks are due Dominic A. Evangelista, of the Department of Entomology of the University of Illinois-Urbana, for confirming (based on Fig. 1) the familial identity of the cockroaches; to Antonio J. González-Fernández, of the Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora", for his hospitality at the Hato Mataclara, Carretera Regional El Baúl-Las Galeras, Cojedes, Venezuela; and to Ángel L. Viloria, of the Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), for bringing to our attention a rare but important piece of information (Bordon 1995).

#### REFERENCES

- Albayrak, I. 2013. An artificial cave for bats in Turkey. *Mammalian Biology* 78: 5. <https://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2013.07.002>
- Andersen, A. N. & W. M. Lonsdale. 1990. Herbivory by insects in Australian tropical savannas: A review. *Journal of Biogeography* 17: 433–444. <https://doi.org/10.2307/2845374>
- Arita, H. T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy* 74: 693–702. <https://doi.org/10.2307/1382291>

- ASM [American Society of Mammalogists]. 2024. Mammal diversity database, version v1.13. <https://doi.org/10.5281/zenodo.4139722>
- Ayala-Téllez, H. L., L. I. Iñiguez-Dávalos, M. Olvera-Vargas, J. A. Vargas-Contreras & O. A. Herrera-Lizaola. 2018. Bats associated to caves in Jalisco, Mexico. *Therya* 9: 29–40. <https://doi.org/10.12933/therya-18-548>
- Barclay, R. M. R., C. E. Thomson & F. J. S. Phelan. 1982. Screech owl, *Otus asio*, attempting to capture little brown bats, *Myotis lucifugus*, at a colony. *Canadian Field-Naturalist* 96: 205–206. <https://doi.org/10.5962/p.354815>
- Barros, J. S. & E. Bernard. 2023. Big family, warm home, and lots of friends: *Pteronotus* large colonies affect species richness and occupation inside caves. *Biotropica* 55: 605–616. <https://doi.org/10.1111/btp.13211>
- Barti, L., Á. Péter, I. Csősz & A. D. Sándor. 2019. Snake predation on bats in Europe: New cases and a regional assessment. *Mammalia* 83: 581–585. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2018-0079>
- Bateman, G. C. & T. A. Vaughan. 1974. Night activities of moroopid bats. *Journal of Mammalogy* 55: 45–65. <https://doi.org/10.2307/1379256>
- Bell, W. J., L. M. Roth & C. A. Nalepa. 2007. *Cockroaches: Ecology, behavior, and natural history*. Baltimore, USA: Johns Hopkins University Press, xiii + 230.
- Biswas, J. & S. Shrotriya. 2010. Dandak: A mammalian dominated cave ecosystem of India. *Subterranean Biology* 8: 1–7. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.8.1224>
- Boher-Bentti, S., M. Salazar-Candelle & C. Ferreira-Marques. 2023. Mamíferos de Venezuela: lista actualizada 2023 y comentarios taxonómicos. *Anartia* 36: 7–35. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10433912>
- Bonaccorso, F. J., A. Arends, M. Genoud, D. Cantoni & T. Morton. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 73: 365–378. <https://doi.org/10.2307/1382071>
- Bordignon, M. O. 2005. Predação de morcegos por *Chrotopterus auritus* (Peters) (Mammalia, Chiroptera) no pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 1207–1208. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752005000400058>
- Bordon, C. 1995. Dal Venezuela, con amore. *Progressione, Attività e Riflessioni della Commissione Grotte "E. Boegan"* 32: 47–53.
- Borer, E. T., E. W. Seabloom & D. Tilman. 2012. Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology Letters* 15: 1457–1464. <https://doi.org/10.1111/ele.12006>
- Braack, L. E. O. 1989. Arthropod inhabitants of a tropical cave 'island' environment provisioned by bats. *Biological Conservation* 48: 77–84. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(89\)90027-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(89)90027-X)
- Bucher, W. H. 1952. Structure and orogenic history of Venezuela. *The Geological Society of America, Memoir* 49: 1–113. <https://doi.org/10.1130/MEM49-p1>
- Cichocki, J., A. Wążna, A. Bator-Kocoł, G. Lesiński, R. Grochowalska & J. Bojarski. 2021. Predation of invasive raccoon (*Procyon lotor*) on hibernating bats in the Nietoperek reserve in Poland. *Mammalian Biology* 101: 57–62. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00087-x>
- Clarkson, M. & D. Massyn. 2020. Nocturnal hunting activity of *Varanus salvator* in Goa Lalay Cave, Pelabuhan Ratu, Indonesia. *Biawak* 14: 79–91.
- Cruz, J. B., S. R. Kremer, G. Martin, L. L. Williams & V. A. Camacho. 2008. Relative abundance and distribution of Mariana Swiftlets (Aves: Apodidae) in the Northern Mariana Islands. *Pacific Science* 62: 233–246. [https://doi.org/10.2984/1534-6188\(2008\)62\[233:RAADOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2984/1534-6188(2008)62[233:RAADOM]2.0.CO;2)
- Cunha, A. O., J. D. Bezerra, T. G. Oliveira, E. Barbier, E. Bernard, A. R. Machado & C. M. Souza-Motta. 2020. Living in the dark: Bat caves as hotspots of fungal diversity. *PLoS One* 15: e0243494. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0243494>
- Cusens, J., S. D. Wright, P. D. McBride & L. N. Gillman. 2012. What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis. *Ecology* 93: 2241–2252. <https://doi.org/10.1890/11-1861.1>
- Delabye, S., D. Storch, O. Sedláček, T. Albrecht, D. Hořák, V. Maicher, A. Tószögyová & R. Tropek. 2022. Moth diversity increases along a continent-wide gradient of environmental productivity in South African savannahs. *Insects* 13: 778. <https://doi.org/10.3390/insects13090778>
- de La Torre, J. A. & R. A. Medellín. 2010. *Pteronotus personatus* (Chiroptera: Mormoopidae). *Mammalian Species* 869: 244–250. <https://doi.org/10.1644/869.1>
- Deleva, S. & G. Chaverri. 2018. Diversity and conservation of cave-dwelling bats in the Brunca Region of Costa Rica. *Diversity* 10: 43. <https://doi.org/10.3390/d10020043>
- Denic, N., D. W. Huyer, S. H. Sinal, P. E. Lantz, C. R. Smith & M. M. Silver. 1997. Cockroach: The omnivorous scavenger. Potential misinterpretation of postmortem injuries. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology* 18: 177–180. <https://doi.org/10.1097/00000433-199706000-00014>
- Dias, S. C., P. A. Rocha, L. S. Bomfim & S. F. Ferrari. 2015. Predation of the bat *Pteronotus personatus* (Mormoopidae), by a tarantula *Lasiadora* sp. (Theraphosidae, Araneae), in cave in northeastern Brazil. *Biotemas* 28: 173–175. <https://dx.doi.org/10.5007/2175-7925.2015v28n4p173>
- Dittmann, I. L., M. K. Hörnig, J. T. Haug & C. Haug. 2015. *Raptoblatta waddingtonae* n. gen. et n. sp. – an Early Cretaceous roach-like insect with a mantodean-type raptorial foreleg. *Palaeodiversity*, 8: 103–111.
- Esbérard, C. E. & D. Vrcibradic. 2007. Snakes preying on bats: New records from Brazil and a review of recorded cases in the Neotropical Region. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 848–853. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752007000300036>
- Estók, P., S. Zsebők & B. M. Siemers. 2010. Great tits search for, capture, kill and eat hibernating bats. *Biology Letters* 6: 59–62. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0611>

- Evangelista, D. A., B. Wipfler, O. Béthoux, A. Donath, M. Fujita, M. K. Kohli, F. Legendre, S. Liu, R. Machida, B. Misof, R. S. Peters, L. Podsiadlowski, J. Rust, K. Schuette, W. Tollenaar, J. L. Ware, T. Wappler, X. Zhou, K. Meusemann & S. Simon. 2019. An integrative phylogenomic approach illuminates the evolutionary history of cockroaches and termites (Blattodea). *Proceedings of the Royal Society B* 286: 20182076. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2076>
- Fenolio, D. B., G. O. Graening, B. A. Collier & J. F. Stout. 2006. Coprophagy in a cave-adapted salamander; the importance of bat guano examined through nutritional and stable isotope analyses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 439–443. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3341>
- Fenton, M. B., I. L. Rautenbach, S. E. Smith, C. M. Swanepoel, J. Grosell & J. Van Jaarsveld. 1994. Raptors and bats: Threats and opportunities. *Animal Behaviour* 48: 9–18. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1207>
- Ferreira R. L. & R. P. Martins. 1999. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. *Tropical Zoology* 12: 231–252. <https://doi.org/10.1080/03946975.1999.10539391>
- Fischer E., W. Fischer, S. Borges, M. R. Pinheiro & A. Vicentini. 1997. Predation of *Carollia perspicillata* by *Phyllostomus* cf. *elongatus* in Central Amazonia. *Chiroptera Neotropical* 3: 67–68.
- Furey, N. M. & P. A. Racey. 2016. Conservation ecology of cave bats. pp. 463–500. *In: Voigt C. C. & T. Kingston (eds.). Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world.* Cham, Switzerland: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_15)
- Genoways, H. H., R. J. Baker, J. W. Bickham & C. J. Phillips. 2005. Bats of Jamaica. *Museum of Texas Tech University, Special Publications* 48: 1–155. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.142604>
- Ghanem, S. J. & C. C. Voigt. 2012. Increasing awareness of ecosystem services provided by bats. pp. 279–302. *In: Brockmann, H. J., T. J. Roper, M. Naguib, J. C. Mitani & L. W. Simmons (eds.). Advances in the Study of Behavior, Volume 44.* Cambridge, USA: Academic Press.
- Gibbons N. 2013. Two Mile Bottom bat hibernaculum from folly to fantasy. *Transactions of the Suffolk Naturalists' Society* 49: 1–11.
- Gnaspini, P. & E. Trajano. 2000. Guano communities in tropical caves. pp. 251–268. *In: Wilkens, H., D. C. Culver & W. F. Humphreys (eds.). Ecosystems of the World: 30 subterranean ecosystems.* Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
- Grace, J., J. San José, P. Meir, H. S. Miranda & R. A. Montes. 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography* 33: 387–400. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x>
- Guixé, D., V. Sazatornil, M. J. Feldman, L. Torrent, E. Roca & J. Camprodon. 2024. Artificial tunnels of hydroelectric power plants as valuable habitat for European bats. *European Journal of Wildlife Research* 70: 70. <https://doi.org/10.1007/s10344-024-01828-w>
- Gulickx, M. M. C., R. C. Beecroft & A. C. Green. 2007. Creating a bat hibernaculum at Kingfishers Bridge, Cambridgeshire, England. *Conservation Evidence* 4: 41–42.
- Gutiérrez, E. E. & J. Molinari. 2008. Morphometrics and taxonomy of bats of the genus *Pteronotus* (subgenus *Phyllodia*) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 89: 292–305. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-452R.1>
- Haarsma, A. J. & R. Kaal. 2016. Predation of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) on hibernating bats. *Population Ecology* 58: 567–576. <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0557-y>
- Hammer, M. & R. Arlettaz 1998. A case of snake predation upon bats in northern Morocco: Some implications for designing bat grilles. *Journal of Zoology* 245: 211–212. <https://doi.org/10.1017/S0952836998226094>
- Harden, W. D. 1972. Predation by hawks on bats at Vickery Bat Cave. *Bulletin of the Oklahoma Ornithological Society* 5: 4–5.
- Hermanson, J. W. & K. T. Wilkins. 1986. Pre-weaning mortality in a Florida maternity roost of *Myotis austroriparius* and *Tadarida brasiliensis*. *Journal of Mammalogy* 67: 751–754. <https://doi.org/10.2307/1381140>
- Herreid, C. F. 1962. Snakes as predators of bats. *Herpetologica* 17: 271–272.
- Hoyt, J. R., A. M. Kilpatrick & K. E. Langwig. 2021. Ecology and impacts of white-nose syndrome on bats. *Nature Reviews Microbiology* 19: 196–210. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-00493-5>
- Huber, O., R. D. de Stefano, G. Aymard & R. Riina. 2006. Flora and vegetation of the Venezuelan Llanos: A review. pp. 95–120. *In: Pennington, T., G. P. Lewis & J. A. Ratter (eds.). Neotropical savannas and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography, and conservation.* Boca Raton, USA: Taylor & Francis.
- Humphrey, S. R. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy* 56: 321–346. <https://doi.org/10.2307/1379364>
- Jennings, N. V., S. Parsons, K. E. Barlow & M. R. Gannon. 2004. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica* 61: 75–90. <https://doi.org/10.3161/001.006.0106>
- Jepsen, G. L. 1970. Bat origins and evolution. pp. 1–64. *In: Wimsatt, W. A. (ed.). Biology of bats, Volume I.* New York, USA: Academic Press.
- Jones, G., D. S. Jacobs, T. H. Kunz, M. R. Willig & P. A. Racey. 2009. Carpe noctem: The importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8: 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>
- Kokurewicz, T. 2004. Sex and age related habitat selection and mass dynamics of Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) hibernating in natural conditions. *Acta Chiropterologica* 6: 121–144. <https://doi.org/10.3161/001.006.0110>
- Kunz, T. H. 1982. Roosting Ecology of Bats. pp. 1–55. *In: Kunz, T. H. (Ed.). Ecology of bats.* New York, USA: Plenum Publishing Corporation.
- Kunz, T. H., E. B. de Torrez, D. Bauer, T. Lobova & T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of*

- the New York Academy of Sciences* 1223: 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Lavoie, K. H. & D. E. Northup. 2009. Invertebrate colonization and deposition rates of guano in a man-made bat cave, the Chiroptorium, Texas USA. pp. 1297–1301. *In*: White, W. B. (ed.) *Proceedings of the 15th International Congress of Speleology, Volume 3*. Kerrville: USA: International Union of Speleology.
- Leivers, S. J., E. H. Lee & N. W. Fuller. 2021. Tri-colored Bat (*Perimyotis subflavus*) predation by a Dark Fishing Spider (*Dolomedes tenebrosus*) in East Texas. *Southeastern Naturalist* 20: 98. <https://doi.org/10.1656/058.020.0312>
- Lenoble, A., C. Bochaton, T. Bos, E. Discamps & A. Queffelec. 2014. Predation of Lesser Naked-backed Bats (*Pteronotus davyi*) by a pair of American Kestrels (*Falco sparverius*) on the island of Marie-Galante, French West Indies. *Journal of Raptor Research* 48: 78–81. <https://doi.org/10.3356/JRR-13-28.1>
- Lewinsohn, T. M. & P. W. Price. 1996. Diversity of herbivorous insects and ecosystem processes. *In*: pp. 143–157. Solbrig, O. T., E. Medina & P. Silva (Eds.). *Biodiversity and savanna ecosystem processes: A global perspective*. Berlin, Germany: Springer.
- Liang, J., C. Shih & D. Ren. 2018. New Jurassic predatory cockroaches (Blattaria: Raphidiomimidae) from Daohugou, China and Karatau, Kazakhstan. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 42: 101–109. <https://doi.org/10.1080/03115518.2017.1374460>
- Looney, M. W. 1972. Predation of bats by hawks and owls. *Bulletin of the Oklahoma Ornithological Society* 5: 1–4.
- López-Wilchis, R., J. C. Estrada-Álvarez, A. Méndez-Rodríguez, J. Juste, F. Salgado-Mejía, L. M. Guevara-Chumacero, M. Flores-Romero & C. G. Sormani. 2023. Interaction between *Pteronotus fulvus* (Chiroptera: Mormoopidae) and *Nyctantonina Azteca* (Blattodea: Nyctiboridae). A strange case of predation or parasitism? *Acta Chiropterologica* 25: 363–370. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2023.25.2.014>
- Lundberg, J. & D. A. McFarlane. 2024. Time-transgressive microbial diversity in a tropical bat guano accumulation, Deer Cave, Mulu, Borneo. *International Journal of Speleology* 53: ijs2508. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.53.3.2508>
- Ma, Y., L. P. Zhang, Y. J. Lin, D. N. Yu, K. B. Storey & J. Y. Zhang. 2023. Phylogenetic relationships and divergence dating of Mantodea using mitochondrial phylogenomics. *Systematic Entomology* 48: 644–657. <https://doi.org/10.1111/syen.12596>
- Manchi, S. & R. Sankaran. 2009. Predators of swiftlets and their nests in the Andaman & Nicobar Islands. *Indian Birds* 5: 118–120.
- Mancina, C. A., L. García-Rivera & B. W. Miller. 2012. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy* 93: 1308–1317. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-331.1>
- Martino, A. M., D. Borges & J. M. Nassar. 2019. Activity records of the endangered Paraguaná moustached bat, *Pteronotus paraguanensis*, in the main vegetation types of the Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Acta Chiropterologica* 21: 165–174. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2019.21.1.013>
- Mas, M., A. López-Baucells & A. Arrizabalaga. 2015. Predation on bats by genets *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758): A review. *Barbastella* 8: 5–11. <https://doi.org/10.14709/Barbj.8.1.2015.03>
- McAlpine, D. F., K. J. Vanderwolf, G. J. Forbes & D. Malloch. 2011. Consumption of bats (*Myotis* spp.) by raccoons (*Procyon lotor*) during an outbreak of white-nose syndrome in New Brunswick, Canada: Implications for estimates of bat mortality. *Canadian Field-Naturalist* 125: 257–260. <https://doi.org/10.22621/cfn.v125i3.1231>
- Medellín, R. A., R. Wiederholt & L. López-Hoffman. 2017. Conservation relevance of bat caves for biodiversity and ecosystem services. *Biological Conservation* 211, 45–50. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.01.012>
- Meierhofer, M. B., J. S. Johnson, J. Pérez-Jiménez, F. Ito, P. W. Webala, S. Wiantoro, E. Bernard, K. C. Tanalgo, A. Hughes, P. Cardoso, T. Lilley & S. Mammola. 2024. Effective conservation of subterranean-roosting bats. *Conservation Biology* 38: e14157. <https://doi.org/10.1111/cobi.14157>
- Mering, E. D. & C. L. Chambers. 2014. Thinking outside the box: A review of artificial roosts for bats. *Wildlife Society Bulletin* 38: 741–751. <https://doi.org/10.1002/wsb.461>
- Mikula, P. 2015. Fish and amphibians as bat predators. *European Journal of Ecology* 1: 71–80. <https://doi.org/10.1515/eje-2015-0010>
- Mikula, P., R. K. Lučan, J. J. Pellón, J. W. Valdez & M. B. Fenton. 2024. Bats as prey. pp. 157–171. *In*: Fenton, M. B. & D. Russo (eds.). *A natural history of bat foraging: Evolution, physiology, ecology, behavior, and conservation*. New York, USA: Academic Press.
- Mikula, P., F. Morelli, R. K. Lučan, D. N. Jones & P. Tryjanowski. 2016. Bats as prey of diurnal birds: A global perspective. *Mammal Review* 46: 160–174. <https://doi.org/10.1111/mam.12060>
- Molinari, J., E. E. Gutiérrez, A. A. Ascensão, J. M. Nassar, A. Arénds & R. J. Márquez. 2005. Predation by giant centipedes, *Scolopendra gigantea*, on three species of bats in a Venezuelan cave. *Caribbean Journal of Science* 41: 340–346.
- Molinari, J., J. M. Nassar, A. García-Rawlins & R. J. Márquez. 2012. Singularidad biológica e importancia socioeconómica de los murciélagos cavernícolas de la península de Paraguaná, Venezuela, con propuestas para su conservación. *Revista de Ecología Latino Americana* 17: 1–40.
- Nyffeler, M. & M. Knörnschild. 2013. Bat predation by spiders. *PLoS ONE* 8: e58120. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058120>
- Oliveira, L. Q., R. Marciente, W. E. Magnusson & P. E. D. Bobrowiec. 2015. Activity of the insectivorous bat *Pteronotus parnellii* relative to insect resources and vegetation structure. *Journal of Mammalogy* 96: 1036–1044. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv108>
- Oprea, M., T. B. Vieira, V. T. Pimenta, P. Mendes, D. Brito, A. D. Ditchfield, L. V. de Knecht & C. E. L. Esbérard. 2006. Bat

- predation by *Phyllostomus hastatus*. *Chiroptera Neotropical* 12: 255–258.
- O’Shea, T. J., P. M. Cryan, D. T. Hayman, R. K. Plowright & D. G. Streicker. 2016. Multiple mortality events in bats: A global review. *Mammal Review* 46: 175–190. <https://doi.org/10.1111/mam.12064>
- Patterson, B. D., C. W. Dick & K. Dittmar. 2007. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Tropical Ecology* 23: 177–189. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003816>
- Persad, A. B. & M. A. Hoy. 2004. Predation by *Solenopsis invicta* and *Blattella asahinai* on *Toxoptera citricida* parasitized by *Lysiphlebus testaceipes* and *Lipolexis oregonae* on citrus in Florida. *Biological Control* 30: 531–537. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.10.005>
- Pfannenstiel, R. S., W. Booth, E. L. Vargo & C. Schal. 2008. *Blattella asahinai* (Dipteroptera: Blattellidae): A new predator of lepidopteran eggs in South Texas soybean. *Annals of the Entomological Society of America* 101: 763–768. <https://doi.org/10.1093/aesa/101.4.763>
- Pimentel, N. T., P. A. Rocha, M. A. Pedroso & E. Bernard. 2022. Estimates of insect consumption and guano input in bat caves in Brazil. *Mammal Research* 67: 355–366. <https://doi.org/10.1007/s13364-022-00629-3>
- Prather, R. M. & M. Kaspari. 2019. Plants regulate grassland arthropod communities through biomass, quality, and habitat heterogeneity. *Ecosphere* 10: e02909. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2909>
- Ramírez-Francel, L. A., L. V. García-Herrera, S. Losada-Prado, G. Reinoso-Flórez, A. Sánchez-Hernández, S. Estrada-Villegas, B. K. Lim & G. Guevara. 2021. Bats and their vital ecosystem services: A global review. *Integrative Zoology* 17: 2–23. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12552>
- Rice, D. W. 1957. Life history and ecology of *Myotis austroriparius* in Florida. *Journal of Mammalogy* 38: 15–32. <https://doi.org/10.2307/1376471>
- Rodríguez-Durán, A. 2009. Bat assemblages in the West Indies: The role of caves. pp. 265–280. *In*: Fleming, T. H. & P. A. Racey (eds.). *Island bats: Ecology, evolution, and conservation*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Rodríguez-Durán, A., J. Pérez, M. A. Montalbán & J. M. Sandoval. 2010. Predation by free-roaming cats on an insular population of bats. *Acta Chiropterologica* 12: 359–362. <https://doi.org/10.3161/150811010X537945>
- Rodríguez-Durán, A. & J. Rosa. 2020. Remarkable variation in the diet of *Noctilio leporinus* in Puerto Rico: The fishing bat turns carnivorous. *Acta Chiropterologica* 22: 175–178. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2020.22.1.016>
- Roth, L. M. & E. R. Willis. 1957. The medical and veterinary importance of cockroaches. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 134: 1–147.
- Roth, L. M. & E. R. Willis. 1960. The biotic associations of cockroaches. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 141: 1–470.
- Russell, A. L. & G. F. McCracken. 2006. Population genetic structuring of very large populations: The Brazilian free-tailed bat *Tadarida brasiliensis*. pp. 227–247. *In*: Akbar, Z., G. F. McCracken & T. H. Kunz. (eds.). *Functional and evolutionary ecology of bats*. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.
- Schal, C., J. Y. Gautier & W. J. Bell. 1984. Behavioural ecology of cockroaches. *Biological Reviews* 59: 209–254. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1984.tb00408.x>
- Sieradzki, A. & H. Mikkola. 2020. A review of European owls as predators of bats. pp. 1–20. *In*: Mikkola, H. (ed.). *Owls*. London, UK: IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.90330>
- Silva-Taboada, G. 1979. *Los murciélagos de Cuba*. La Habana, Cuba: Editorial Academia, xiii + 424.
- Slider, R. M. & A. Kurta. 2011. Surge tunnels in quarries as potential hibernacula for bats. *Northeastern Naturalist*, 18: 378–381. <https://doi.org/10.1656/045.018.0310>
- Smith, J. D. 1972. Systematics of the chiropteran family Mormoopidae. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication* 56: 1–132.
- Soto-Centeno, J. A., M. O’Brien & N. B. Simmons. 2015. The importance of late Quaternary climate change and karst on distributions of Caribbean mormoopid bats. *American Museum Novitates* 3847: 1–32. <https://doi.org/10.1206/3847.1>
- Speakman, J. R. 1995. Chiropteran nocturnality. *Symposia of the Zoological Society of London* 67: 187–201. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198549451.003.0012>
- Spitzenberger, F., S. Engelberger & K. Kugelschafter. 2014 Real time observations of *Strix aluco* preying upon a maternity colony of *Myotis emarginatus*. *Vespertilio* 17: 185–196.
- Tanalgo, K. C., N. Monfort & A. C. Hughes. 2020. Attacked from above and below: New ethological evidence on the predation strategies of corvid and varanid on a cave-roosting bat. *Ethology Ecology & Evolution* 32: 596–610. <https://doi.org/10.1080/03949370.2020.1771773>
- Tanalgo, K. C., H. F. Oliveira & A. C. Hughes. 2022. Mapping global conservation priorities and habitat vulnerabilities for cave-dwelling bats in a changing world. *Science of The Total Environment* 843, 156909. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156909>
- Tejedor, A. 2011. Systematics of Funnel-eared Bats (Chiroptera: Natalidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 353: 1–140. <https://doi.org/10.1206/636.1>
- Tejedor, A., V. C. Tavares & D. Rodríguez-Hernández. 2005. New records of hot-cave bats from Cuba and the Dominican Republic. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 39: 10–15.
- Torres-Flores, J. W., R. López-Wilchis & A. Soto-Castruita. 2012. Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México. *Revista de Biología Tropical* 60: 1369–1389. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.1814>
- Twente, J. W. 1954. Predation on bats by hawks and owls. *The Wilson Bulletin* 66: 135–136.
- Uieda, W. & V. Haddad, Jr. 2014. Cockroach (*Blattella germanica*) bites in Amazonian indigenous peoples. *Inter-*

- national Journal of Dermatology* 53: e277-9. <https://doi.org/10.1111/ijd.12293>
- Urbanczyk, Z. 1981. Fledermäuse (Chiroptera) in der Nahrung des Marders (*Martes* sp.). *Säugetierkundliche Mitteilungen* 29: 77–79.
- Vargas-Mena, J. C., E. Cordero-Schmidt, B. Rodriguez-Herrera, R. A. Medellín, D. D. M. Bento & E. M. Venticinque. 2020. Inside or out? Cave size and landscape effects on cave-roosting bat assemblages in Brazilian Caatinga caves. *Journal of Mammalogy* 101: 464–475. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz206>
- Viero, A., M. Montisci, G. Pelletti & S. Vanin. 2019. Crime scene and body alterations caused by arthropods: implications in death investigation. *International Journal of Legal Medicine* 133: 307–316. <https://doi.org/10.1007/s00414-018-1883-8>
- Viscarret P., F. Urbani & J. Wright. 2012. Una nueva geocronología del Macizo El Baúl, Cojedes, Venezuela. *Geos* 42: 1–14.
- Vrsanský, P. & G. Bechly. 2015. New predatory cockroaches (Insecta: Blattaria: Manipulatoridae fam. n.) from the Upper Cretaceous Myanmar amber. *Geologica Carpathica* 66: 33–138. <https://doi.org/10.1515/geoca-2015-0015>
- Weihmann, T., L. Reinhardt, K. Weißing, T. Siebert & B. Wipfler. 2015. Fast and powerful: Biomechanics and bite forces of the mandibles in the American cockroach *Periplaneta americana*. *PLoS ONE* 10: e0141226. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141226>
- Welti, E. A., R. M. Prather, N. J. Sanders, K. M. de Beurs & M. Kaspari. 2020. Bottom-up when it is not top-down: Predators and plants control biomass of grassland arthropods. *Journal of Animal Ecology* 89: 1286–1294. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13191>
- Wilson, D. E. 1971. Ecology of *Myotis nigricans* (Mammalia: Chiroptera) on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Journal of Zoology* 163: 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb04521.x>
- Yager, J. & D. Williams. 1988. Predation by Gray Snapper on cave bats in the Bahamas. *Bulletin Marine Science* 43: 102–103.
- Zortéa, M., N. A. Bastos & T. C. Acioli. 2015. The bat fauna of the Kararaô and Kararaô Novo caves in the area under the influence of the Belo Monte hydroelectric dam, in Pará, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 75: 168–173. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.00414BM>

## Las abejas de Karl von Frisch en la obra de Humberto Fernández-Morán<sup>1</sup>

Karl von Frisch's bees in the work of Humberto Fernández-Morán

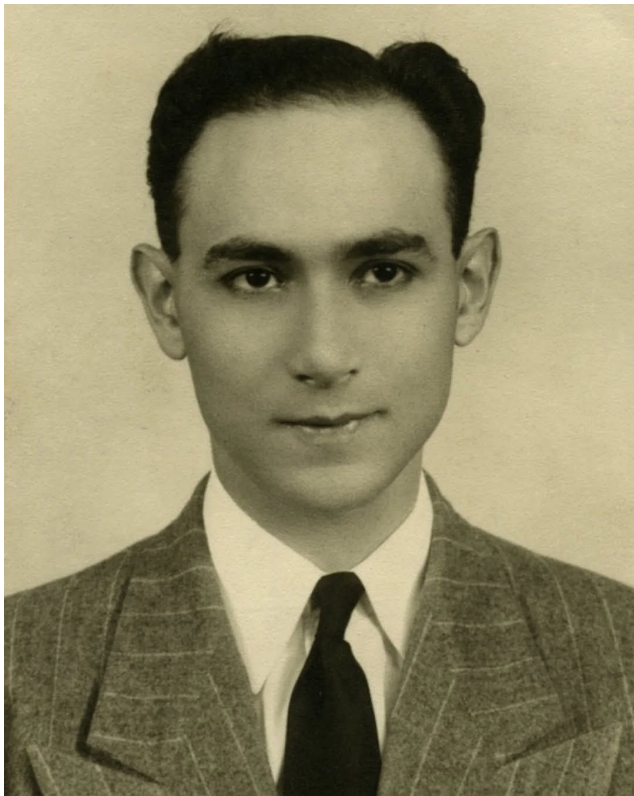
Gloria G. Carvalho Kassar

*Centro Nacional de Desarrollo e Investigación en Telecomunicaciones, CENDIT.*

*Base Aérea Generalísimo Francisco de Miranda, Complejo Tecnológico Simón Rodríguez. La Carlota, 1071, Caracas, Venezuela.  
orcid.org/0009-0006-7082-6600*

Correspondencia: [carvalbokassar@gmail.com](mailto:carvalbokassar@gmail.com)

(Recibido: 19-05-2025 / Aceptado: 20-05-2025 / En línea: 31-07-2025)



Humberto Fernández-Morán (1924-1999), científico y tecnólogo venezolano. Retrato hecho en New York, EEUU, 1940. Fuente: archivo familiar Fernández-Morán, Maracaibo.

*Medicina Tropical, al papel que desempeñan los virus y los insectos, y contribuyeron a modelar formas que habían comenzado en Europa con Karl von Frisch, que me había ayudado a desarrollar mi dirección con su estudio sobre la visión de las abejas y centralizó mi interés sobre el cerebro del insecto. Asimismo, mi regreso renovó mi amor por Latinoamérica y aumentó mi sentido de deuda para Venezuela.*

*H. Fernández-Morán*

Para entender el legado de Humberto Fernández-Morán (Maracaibo, 1924 - Estocolmo, 1999), hay que adentrarse en su entorno de inspiración, sus mentores, el contexto histórico-político y sus intereses. Se codeaba no sólo con pares venezolanos de Albert Einstein (1879-1955), como lo fueron el filósofo pacifista y naturista Carlos Brandt (1875-1964) y el prominente matemático y astrónomo Francisco José Duarte (1883-1972), sino también con los más notables físicos de la época, como Manne Siegbahn (1886-1978), Premio Nobel por la espectroscopia de rayos X, y Lise Meitner (1878-1968), descubridora de la fisión nuclear, ambos mentores de Fernández-Morán durante su prolongada estadía en Suecia. Serán muchos otros los premios Nobel con los que interactuará como pares durante

\* El presente ensayo, con modificaciones menores para ajustarlo al formato editorial de esta revista ha sido seleccionado por los editores de *Anartia* para su publicación en este número, con el debido consentimiento de su autora. Apareció por primera vez como parte de la obra: Carvalho Kassar, Gloria G. 2025. *Descubrir lo invisible. Humberto Fernández-Morán, el tecnólogo atómico*. Colección Venezuela Investiga. Caracas: Ministerio del Poder Popular para Ciencia y Tecnología / Fondo Editorial Mincyt / FONACIT / Instituto Municipal de Publicaciones, 320 pp. + [iv].

su vida, pero en esta oportunidad hablaremos de la pasión de Fernández-Morán por los insectos, la motivación y la relación con el resto de sus estudios. Allí aparece Karl von Frisch (1886-1982).

Este ensayo revierte especial importancia, ya que quienes han pretendido ocultar el legado de Fernández-Morán, han usado sus estudios sobre abejas para intentar ridiculizar los intereses del genio zuliano. Karl Ritter von Frisch era el encargado del Instituto de Zoología de la Universidad de Múnich cuando llegó el joven Humberto a estudiar Física en esa universidad, selección que luego cambiaría por Medicina. Karl había estudiado Zoología en la Universidad de Múnich y, luego de completar sus estudios superiores en otras universidades europeas, volvió para ser asistente de su profesor Richard Hertwig (1850-1937), uno de los botánicos y zoólogos más reconocidos de la época. Karl von Frisch sería profesor de nuestro Humberto en la cátedra Anatomía Comparada, como uno de los pioneros de la “etología”, es decir, el estudio del comportamiento de los animales. De más de cien especies que mantenía bajo observación, menos de diez eran mamíferos. Destacaba su especial interés por los insectos.

Aunque las ideas de von Frisch en esa época no eran comprendidas y muchos lo tildaban de “loco”, despertó con timidez la curiosidad de HFM, quien lo incluiría en su categoría personal de “locos geniales”. El profesor Karl le hablaba de la importancia de los insectos para la vida, estudiaba el lenguaje de las abejas, de cómo girar, inclinarse, zumbar y batir las alas constituían una forma de comunicación precisa e inequívoca, que les permitía informar a sus compañeras la ubicación del alimento. El profesor Karl aseguraba que existían pequeñas variaciones de este lenguaje, como “dialectos” entre colmena y colmena. Muchos de sus pares científicos aseguraban que eso era “imposible”, dado los “diminutos cerebros de estos insectos”, y estas críticas, precisamente en la cátedra de Anatomía Comparada, sembrarían el interés del joven Humberto por las similitudes o diferencias del cerebro y el ojo humano.

Y es que el profesor Karl inculcaba a sus estudiantes, sobre todo, el valor de la observación y la paciencia en la investigación científica: “Descubrí que los mundos milagrosos pueden revelarse a un observador paciente donde el transeúnte casual no ve nada en absoluto”.

Otras aseveraciones del “loco genial” tenían que ver con la visión de estos insectos:

“Las abejas pueden diferenciar no solo entre flores y paisajes, sino incluso rostros humanos, demostrando una notable capacidad para procesar información visual compleja”.

En pleno auge de las disertaciones sobre campos electromagnéticos y luz (mecánica cuántica), el profesor von



Karl von Frisch (1886-1982) recibió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1973 por sus estudios sobre el comportamiento de las abejas. Compartió el galardón con otros dos notables etólogos, Konrad Lorenz (1903-1989) y Nikolaas Tinbergen (1907-1988). Dominio público. Fuente: DIGIPORTA Digitales Porträtarchiv. <http://www.digiporta.net/index.php?id=763897247>

Frisch aseguraba que esos diminutos seres eran capaces de percibir los campos electromagnéticos de la Tierra y además usar la polarización de la luz del Sol como mecanismo de orientación. Por tanto, las abejas podían enseñarnos una parte de la física desconocida hasta ese momento. Nuestro joven Humberto creyó con admiración esas palabras y llegó a expresar que von Frisch “me había ayudado a desarrollar mi dirección con su estudio sobre la visión de las abejas y centralizó mi interés sobre el cerebro del insecto”, como citamos al inicio de esta sección.

Son varias las menciones al profesor Karl von Frisch y a sus textos dentro de los trabajos y en los discursos de Fernández-Morán, con particular importancia la del li-

ALBERT EINSTEIN  
312, MERGER STREET  
PRINCETON,  
NEW JERSEY, U.S.A.

October 18, 1949

Mr. Ghyn Davys  
60 A Lansdowne Rd,  
Bornemouth, Hampshire  
England

Dear Sir:

I am well acquainted with Mr. v. Frisch's admirable investigations. But I cannot see a possibility to utilize those results in the investigation concerning the basis of physics. Such could only be the case if a new kind of sensory perception, resp. of their stimuli, would be revealed through the behaviour of the bees. It is thinkable that the investigation of the behaviour of migratory birds and carrier pigeons may some day lead to the understanding of <sup>some</sup> ~~the~~ physical process which is not yet known.

Sincerely yours,

*A. Einstein*

Albert Einstein.

Comunicación de Albert Einstein en la cual expresa su opinión acerca de las investigaciones de von Frisch y su relación con las bases de la física. Fuente: Dyer, A. G., A. D. Greentree, J. E. Garcia, E. Dyer, S. R. Howard & F. G. Barth. 2021. Einstein, von Frisch and the honeybee: A historical letter comes to light. *Journal of Comparative Physiology A* 207: 449-446.

bro *Bees: Their vision, chemical senses and language* (1950. Ithaca, New York, Cornell University Press, 119 pp.)

La tecnología de la época no permitía la observación precisa de material biológico, ya que se requería, en primer lugar, cortes ultradelgados de muestras que no estaban disponibles para la época, pero también evitar que los haces de electrones de los microscopios electrónicos “cocinaran” las muestras. Entonces, con la paciencia que le inculcó el profesor von Frisch, a nuestro Humberto le tomarían cerca de 10 años (desde que fue estudiante de von Frisch) desarrollar el ultramicrotomo para hacer cortes hiperdelgados y la criomicroscopía electrónica, incorporando la congelación a las muestras para someterlas a microscopía electrónica. Es así como finalmente, entre los años 1954 y 1958, estando en Venezuela, el sabio venezolano logra imágenes de alta resolución del cerebro y los ojos de las abejas, que compartiría con su mentor para interpretarlas. Estos resultados serían publicados en la revista *Nature*, con referencia explícita a von Frisch en 1956, bajo el título: Fine structure of the insect retina as revealed by electronic microscopy (Fernández-Morán, H. 1956. *Nature* 177: 742-743).

Y es que hasta Albert Einstein se había pronunciado sobre la teoría de Karl von Frisch, tal y como se lee en la imagen de la carta firmada por él en 1949. Como buen sabio, indicaba que algún día la mayor comprensión del sistema de navegación de las aves podía explicar procesos físicos desconocidos hasta ese momento.

Finalmente, en 1973 Karl von Frisch recibe el Premio Nobel de Fisiología y Medicina por sus estudios de las “danzas de las abejas”. Más de cuarenta años debieron pasar para darle la razón. Hoy día se reconoce a las abejas como indicadores de la salud de los ecosistemas, además de seres extremadamente sensibles a la “contaminación electromagnética”.

Por su parte, los estudios de Fernández-Morán sobre las formas holográficas mediante las cuales el cerebro humano almacena la información, serían similares a los mecanismos de interpretación de las abejas de la luz polarizada, con directa relación a “los microcristales” del cerebro de ambas especies. Tal vez falten aún algunos años para comprender el alcance de la obra de Humberto Fernández-Morán. Por ahora, podemos decir que en 2017 se entregó el Premio Nobel por el desarrollo de la criomicroscopía electrónica. El veredicto reconoce que la técnica es originaria de Humberto Fernández-Morán en los años 1950.

Mientras se grababa un video documental por el centenario de Fernández-Morán, uno de sus cronistas mencionó que “de niño recogía insectos y los lanzaba a su hermano Tito para asustarlo”. Humberto conoció a Karl von Frisch entre los 16 y 17 años, no había pasado mucho tiempo desde esas travesuras...

Esta validación de los vínculos con Karol von Frisch y los insectos reveló otro personaje: Gunnar Svætichin, el compañero de investigación de Fernández-Morán, que en Venezuela desarrollaría los mecanismos de prueba para estudiar los ojos de los insectos.

## Crocodilios de Venezuela. Fundamentos para su conservación

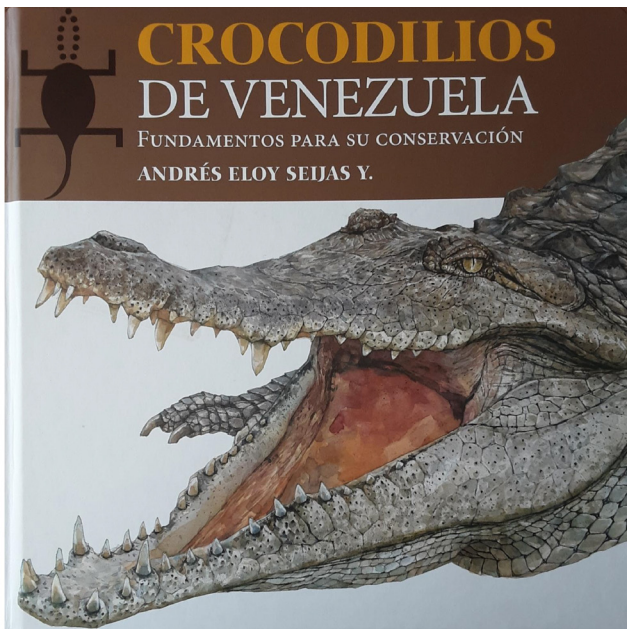
Seijas Yanes, Andrés Eloy

[con la colaboración de Andrés Solórzano y  
Ascanio Rincón + Leonardo Rodríguez,  
en calidad de ilustrador científico]

2019 [1ª ed.]. [Madrid]:

Ediciones La Fauna KPT S. L., 201 pp.

ISBN: 978-84-09-16344-1 (tapa dura)



**Contenido:** *Agradecimientos; Presentación; Prólogo; Clave artificial para la identificación de los Crocodilia de Venezuela; Uso de nombres comunes para los Crocodilia; Los Crocodilia; La investigación sobre los Crocodilia en Venezuela; Los Crocodilia de Venezuela; Especies de Crocodilia; Baba, Babo, Babilla; Babo Morichalero; Babo Negro; Caimán de la Costa; Caimán del Orinoco; Crecimiento; Reproducción; Poblaciones; Conservación; Crocodyliiformes fósiles en Venezuela [Andrés Solórzano y Ascanio D. Rincón]; El Registro fósil de Crocodyliiformes de Venezuela [Andrés Solórzano y Ascanio D. Rincón]; Bibliografía; Glosario; Lista de siglas y acrónimos; Acerca de los autores.*

Este volumen, la segunda entrega en la Colección Científica de la Editorial La Fauna KPT S. L., es un consistente y congruente corpus de conocimientos sobre las dos familias (Alligatoridae y Crocodylidae), tres géneros y cinco

especies de Crocodilia (*Caiman crocodilus*, *Paleosuchus palpebrosus*, *P. trigonatus*, *Crocodylus acutus* y *C. intermedius*) presentes en el territorio venezolano. Al parecer, la fracción remanente de la riqueza taxonómica existente en el pasado geológico regional. Asimismo, incorpora un recorrido por la historia geológica y evolutiva subcontinental y particularmente, en el registro fósil de los Crocodyliiformes durante parte del Cenozoico en Venezuela.

Los datos presentados son el oportuno resultado de un prolongado trabajo científico y pedagógico a lo largo de más de cuatro décadas, con la mitad dedicada por el autor a un zocriadero del caimán del Orinoco, perteneciente a la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales “Ezequiel Zamora”, UNELLEZ (Venezuela) y a la compilación de una extensa bibliohemerografía de más de trescientas entradas, que comprende desde aspectos historiográficos aportados por cronistas, misioneros y naturalistas o el origen de algunos nombres vernáculos, hasta el propio conocimiento biológico y ecológico de las cinco especies tratadas (crecimiento, reproducción, estatus poblacional, distribución geográfica, hábitat). También se refieren aspectos generales del orden Crocodilia (características físicas, comportamiento, desarrollo, diferencias entre sexos, alimentación, longevidad y relaciones filogenéticas y clasificación) y el presente estado de conservación de este grupo de reptiles en nuestro país.

Sustancialmente, en este último y relevante aspecto –ya esbozado como subtítulo–, Seijas entrega una síntesis de la

situación actual de cada una de las especies; refiriendo a las principales amenazas y presiones a las que están sometidas, junto a una revisión de los planes de manejo y conservación (en los casos que existan) y propuestas para ulteriores investigaciones o para la instrumentación de planes de manejo.

Un hallazgo significativo para la comunidad científica y el público interesado, dado por el conjunto de material bibliohemerográfico revisado, es el desequilibrio en cuanto a la cantidad de información generada por la investigación local de los Crocodylia. Partimos de una etapa inicial, en la segunda mitad del siglo XX, donde el centro de atención está dirigido a la baba o babo (*Caiman crocodilus*); declinando de manera gradual en el volumen de publicaciones y cediendo el protagonismo al caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*), siendo en la actualidad la especie más estudiada. En marcado contraste, las otras especies, como el caimán de la Costa (*Crocodylus acutus*) y los babos morichalero y negro (*Paleosuchus palpebrosus* y *P. trigonatus*

respectivamente) han recibido escasa o poca atención por parte de los especialistas.

Este es un libro esencial para los interesados en la fauna del norte de Suramérica, que fue precedido por un texto seminal editado por la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela en 2011 (*Los Crocodylia de Venezuela: ecología y conservación*. Caracas. 289 pp.). El nuevo libro de Ediciones La Fauna KPT contiene considerablemente más información y se encuentra actualizado. También es visualmente muy agradable, con la colorida y sobria diagramación, propia de esta casa editorial.

Percibimos que este libro, sin embargo, como las otras ediciones de La Fauna KPT tienen difusión limitada. Sería recomendable que los editores se aseguraran de donar u ofrecer precios especiales de esta importante obra a centros de investigación de Venezuela, principalmente universidades, zoológicos y museos.

Hiram A. Moreno\*

\* Museo de Ciencias Naturales. Fundación Museos Nacionales, Caracas. janokosebe@gmail.com

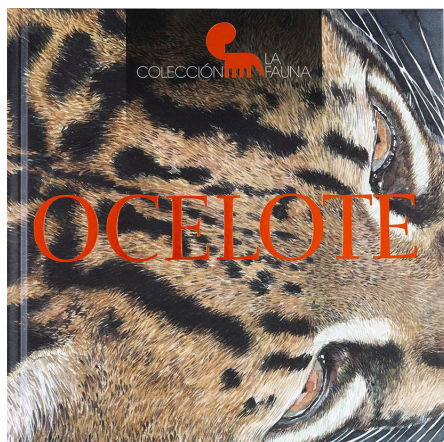
## Delfín del Amazonas



Pedro Trebbau Millowitsch (idea original), Israel Cañizales (investigación documental), Eduardo Sánchez Rugeles (adaptación de textos), Leonardo Rodríguez (ilustraciones)

2019. Colección La Fauna.  
[Madrid]: Ediciones La Fauna KPT, S. L. /Artes Gráficas Palermo, 24 pp.  
ISBN: 978-84-09-17410-2 (tapa dura)

## Ocelote



Pedro Trebbau Millowitsch (idea original), Israel Cañizales (investigación documental), Eduardo Sánchez Rugeles (adaptación de textos), Leonardo Rodríguez (ilustraciones)

2019. Colección La Fauna.  
[Madrid]: Ediciones La Fauna KPT, S. L. /Artes Gráficas Palermo, 24 pp.  
ISBN: 978-84-09-10689-9 (tapa dura)

## Nutria gigante



Pedro Trebbau Millowitsch (idea original), Israel Cañizales (investigación documental), Eduardo Sánchez Rugeles (adaptación de textos), Leonardo Rodríguez (ilustraciones)

2019. Colección La Fauna.  
[Madrid]: Ediciones La Fauna KPT, S. L. /Artes Gráficas Palermo, 24 pp.  
ISBN: 978-84-09-16742-5 (tapa dura)

Estos tres títulos recientes, de Ediciones La Fauna KPT, S. L., elevan a seis los volúmenes publicados en su Colección La Fauna. Como en las ediciones anteriores (*Cocodrilo americano*, *Águila arpía* y *Oso hormiguero*), cada uno tiene 24 páginas con texto e ilustraciones de gran calidad artística, y están ideados bajo el mismo esquema organizativo. Son libros vistosos y elegantes, cuyo contenido informativo básico está dirigido a un público joven, con la clara finalidad de despertar interés por la fauna silvestre. Curiosamente, las especies tratadas en esta serie son todas ampliamente distribuidas y conocidas en Suramérica, por lo que creemos que el zoólogo y naturalista Pedro Trebbau (1929-2021), quien concibió la idea primordial de esta serie, seleccionó intencionalmente algunos de los animales más emblemáticos del continente, y a su vez entre los menos conocidos. Coincidentemente, Trebbau llegó a publicar artículos científicos y divulgativos sobre estas tres especies, tanto en vida silvestre como en cautiverio.

Cada una de estas novedosas ediciones incluye entre sus apartados la singular relación de estas especies con el hombre a lo largo de la historia, sus características físicas, el tipo de hábitat que ocupan, los rasgos de sus compor-

tamientos específicos, curiosidades, las amenazas que se ciernen sobre ellas en el mundo de hoy, y los desafíos para su conservación. Los contenidos se desarrollan con base en información científica actualizada por el veterinario venezolano Israel Cañizales. Las magníficas ilustraciones, reproducciones de lujo de acuarelas realizadas por Leonardo Rodríguez, convierten estos libros en obras de arte.

En estos volúmenes, cada página está impresa a todo color sobre cartulina de alto gramaje. El cuadernillo completo se resguarda de manera segura y perdurable en una encuadernación lujosa de tapa dura. Son de los pocos libros dirigidos a jóvenes y sobre fauna venezolana que se hayan producido; comparables con aquellos publicados por editoriales nacionales como Rayuela Taller de editores y el CENAMEC. Aunque estén impresos en España, los consideramos libros venezolanos. El nombre de esta serie podría haberse tomado de la cadena homónima de programas documentales y educativos que Pedro Trebbau tuvo en la televisión venezolana en la década de 1970, mientras que el logo de la casa editorial, un oso palmero, era la imagen de su tarjeta de presentación.

Gilson A. Rivas\*

\* Museo de Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Maracaibo.

ISSN 1315-642X (impresa)  
ISSN 2665-0347 (digital)

# ANARTIA

Publicación del Museo de Biología de la Universidad del Zulia  
No. 40 (junio 2025)

5 Editorial

## ARTÍCULOS

7 The correct name of the Uruguayan Colocolo is *Leopardus munoai* (Ximénez, 1961) (Mammalia, Carnivora, Felidae), not *L. fasciatus* (Larrañaga, 1923), and the designation of a neotype for the latter is invalid

Jesús Molinari

12 *Hyalinobatrachium vireovittatum* Starrett & Savage, 1973 en Costa Rica (Anura: Centrolenidae)

Josué Alberto Vargas, Juan David Jiménez-Bolaño, Diego Avilés,  
Mathieu Ouellette, Erick Arias & César Barrio-Amorós

28 Mortality in three species of bats of the genus *Pteronotus* Gray, 1838 (Mammalia, Chiroptera, Mormoopidae) due to overpopulation, and harassment by blaberid cockroaches, in a Venezuelan cave

Jesús Molinari & Eliécer E. Gutiérrez

## SELECCIÓN DEL EDITOR

39 Las abejas de Karl von Frisch en la obra de Humberto Fernández-Morán

Gloria G. Carvalho Kassar

## RECENSIONES