

**UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**  
**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**  
**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Uso de espacio y desplazamiento de micromamíferos no voladores  
en la Reserva Ecológica El Ángel**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en  
Ciencias Biológicas**

**María Gabriela Carrera Reyes**

**Quito, 2023**

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. María Gabriela Carrera Reyes ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Santiago F. Burneo  
Director de la Disertación  
Quito, 21 de junio de 2023

*A mi padre,  
por su apoyo incondicional*

## **Agradecimientos**

A mis padres cuyo esfuerzo y dedicación han permitido concluir mi formación universitaria.

A Santiago Burneo, por su compromiso, guía y apoyo constante durante el desarrollo de este estudio.

A mis lectoras, Alejandra Camacho y Priscilla Muriel por el tiempo dedicado a la lectura de este documento.

A Nicolás Tinoco, Rubí García y Joseph Espín por su colaboración y tiempo empleado durante la fase experimental.

A Priscilla Muriel, por haber compartido sus conocimientos, que contribuyeron a la elaboración de este trabajo.

A los miembros de la Sección de Mastozoología del Museo de Zoología de la PUCE, Alejandra Camacho y Anita Pilatasig por su ayuda y asistencia.

A mis amigos, especialmente a Joseph Espín por su compañía y ayuda desinteresada a lo largo de estos años.

## Tabla de contenido

1. Resumen .....	1
2. Abstract .....	2
3. Introducción .....	3
4. Objetivos.....	8
Objetivo general.....	8
Objetivos específicos.....	8
5. Materiales y métodos.....	9
6. Resultados y discusión .....	16
7. Conclusiones y recomendaciones .....	32
8. Referencias Bibliográficas .....	33
9. Anexos.....	44

## Lista de figuras

Figura 1. Reserva Ecológica El Ángel, provincia del Carchi.....	9
Figura 2. Disposición de los transectos en el área de estudio.....	11
Figura 3. Mapa de recorridos de micromamíferos con la técnica de bobina e hilo... ..	24
Figura 4. Rarefacción y extrapolación de los muestreos realizados.....	27
Figura 5. Riqueza ( $q=0$ ) entre la REEA y el ACHA.....	28
Figura 6. Equidad ( $q=1$ ) entre la REEA y el ACHA.....	29
Figura 7. Dominancia ( $q=1$ ) entre la REEA y el ACHA.....	30

## Lista de tablas

Tabla 1. Individuos registrados y usados con la técnica de bobina e hilo.....	20
Tabla 2. Desplazamientos en metros de individuos bajo la técnica de bobina e hilo.....	25
Tabla 3. Comparación de pequeños mamíferos registrados durante los muestreos realizados en la REEA y ACHA.....	26
Tabla 4. Índices de diversidad y abundancia de especies en la REEA y ACHA estandarizados por la completitud de muestreo.....	29
Tabla 5. Diversidad beta entre la REEA y el ACHA.....	31

## Lista de anexos

Anexo 1. Registro de muestreo de plantas en los tres ecosistemas con su respectiva forma de crecimiento (P – Páramo, B – Bosque) .....	44
Anexo 2. Ubicación, morfometría, e identificación taxonómica de los individuos registrados .....	46
Anexo 3. Resultados de rarefacción y extrapolación de iNext.....	47

## 1. Resumen

La ecología de micromamíferos no voladores permanece sin ser aclarada en el Ecuador, más aún si se analizan aspectos relacionados a patrones de movimiento y uso de hábitat. Durante décadas, distintas investigaciones han resaltado la importancia de los roedores, al contribuir con el mantenimiento de ecosistemas. Tradicionalmente, en el estudio de desplazamientos y uso de espacio se han utilizado metodologías de marcaje y recaptura, no obstante, la técnica de bobina e hilo ha tomado relevancia, por ser un método, eficaz, económico y de registro continuo, que permite la identificación de aspectos comportamentales vinculados a prácticas de forrajeo, desplazamiento y protección. En aras de contribuir al conocimiento de los roedores en zonas parameras nacionales, en el presente estudio se empleó este procedimiento para describir y comparar el hábitat, uso de espacio y desplazamiento de micromamíferos en la Reserva Ecológica el Ángel (REEA), ubicada en la provincia del Carchi. La metodología usada incluyó la delimitación de tres transectos en zonas propias de la REEA: Páramo de Frailejones, Bosque de *Polylepis* y Pajonal. Los individuos fueron capturados con trampas vivas y luego sometidos a la técnica de bobina e hilo, que fue seguido 24 horas después, registrando el desplazamiento con receptores GPS. Además, se recolectaron muestras vegetales consideradas como alimento y medio de protección para los roedores, así como plantas dentro de cada transecto, que fueron examinadas e identificadas. Los resultados de este estudio fueron contrastados con investigaciones realizadas en el Área de Conservación Hídrica Antisana (ACHA), que consideraron la misma técnica. Como resultados, se identificaron cuatro especies de micromamíferos: *Thomasomys paramorum*, *Thomasomys aureus*, un individuo del género *Microryzomys* y otro del género *Cryptotis*, zonas de refugio, posibles fuentes de alimento y plantas típicas de la zona andina. En la REEA, existió mayor abundancia y dominancia que en el ACHA; sin embargo, los resultados de este estudio no pueden ser considerados como concluyentes, debido al poco tiempo empleado durante la fase experimental que limitó los individuos registrados.

**Palabras clave:** ecología de mamíferos, método de bobina e hilo, micromamíferos no voladores, Reserva Ecológica El Ángel.

## 2. Abstract

The ecology of non-flying micromammals remains uncertain in Ecuador, especially if aspects related to movement patterns and habitat use are analyzed. For decades, research has highlighted the importance of rodents in helping to maintain ecosystems. Traditionally, the study of movements and use of space, has used marking and recapture methodologies. However, the spool and line technique has become relevant as it is an effective, economical and continuous recording method, that allows the identification of behavioral aspects related to foraging, movement and protection. In order to contribute to the knowledge of rodents in highland areas, this study employed this procedure to describe and compare the habitat, use of space and movement of micromammals in El Angel Ecological Reserve (REEA), located in Carchi province of Ecuador. The methodology applied included the delimitation of three transects in areas within the REEA: the Frailejones Paramo, the *Polylepis* Forest and the Pajonal. Rodents were captured with live traps and then exposed to the spool and line technique, which string was followed the next day, recording its movements with GPS receivers. In addition, plant samples considered a source of food and protection for rodents were collected, as well as plants within each transect which were examined and identified. The results of this research were compared with studies conducted in the Antisana Water Conservation Area (ACHA), that followed the same technique. As a result of this research, four species of micromammals were identified: *Thomasomys paramorum*, *Thomasomys aureus*, an individual from the genus *Microryzomys* and another one from the genus *Cryptotis*, as well as refuge areas, possible food sources and typical plants of the Andean zone. In REEA, there is greater abundance and dominance than in ACHA; nevertheless, the results of this study cannot be considered decisive, because of the limited number of collected samples due to the minor given to the fieldwork.

**Keywords:** El Angel Ecological Reserve, mammal ecology, non-flying micromammals, spool-and-line technique.

### 3. Introducción

Extendidos a lo largo de Ecuador, Colombia, Venezuela y Perú, los páramos andinos son ecosistemas de alta montaña de los Andes tropicales, situados por encima del límite arbóreo hasta la vegetación remanente bajo la nieve perpetua (Monasterio, 1980; Beltrán et al., 2009). El páramo constituye un mosaico conformado por distintas asociaciones vegetales, usualmente de baja estatura, como pastizales arbustivos, desarbolados, humedales y bosques (Monasterio, 1980; Mena et al., 2001). Aunque estos ecosistemas cubren menos del 2 % de la superficie terrestre de los países donde se encuentran, albergan la mayor diversidad florística y número de especies endémicas entre los ecosistemas montañosos a nivel mundial (Luteyn et al., 1999; Sklenář et al., 2014). Por esto los Andes tropicales son considerados como la región biogeográfica con mayor diversidad en el planeta, ocupando apenas el 1 % de superficie global (Myers et al., 2000).

Los páramos de los Andes tropicales se localizan entre los 3200 m hasta 4200 m en el cinturón tropical de la Tierra (Mena-Vásconez et al. 2001; De la Cruz et al., 2009). Este entorno ha sido comparado con la tundra ártica debido a la dureza del clima y la ausencia de árboles. No obstante, la ubicación altitudinal no es la única característica que define a estos ecosistemas. Topográficamente, los páramos ocupan pequeñas zonas empinadas de las montañas tropicales donde existen. Aunque el clima determina las características de su ambiente, el hielo superficial se derrite a diario, produciendo un suelo húmedo afectado por soliflucción (Díaz et al., 1997). En los páramos la estación de crecimiento suele durar todo el año con una vegetación y fauna, que resaltan la presencia hierbas, rosetas y un menor número de vertebrados a los existentes en la tundra (Baruch, 1979; Díaz et al., 1997). A pesar de la irradiación solar y los cambios de temperatura durante el día, este ecosistema muestra una biodiversidad particular, con organismos adaptados a soportar condiciones, en ocasiones, extremas (Mena-Vásconez y Hofstede, 2006).

La ocurrencia aislada y fragmentada de páramos en la Cordillera de los Andes ha promovido los altos niveles de endemismo y especialización a nivel de especie, al existir plantas y animales con distintas adaptaciones, que posibilitan hacer frente a las condiciones adversas (Mena-Vásconez y Hofstede, 2006). Por un lado, la presencia de velloso, colores oscuros, pequeñez en tamaño, protección de

órganos, disminución del metabolismo y demás características han resaltado como mecanismos de defensa y protección (Mena-Vásconez y Hofstede, 2006). Por otro lado, otros organismos con adaptaciones, en ocasiones inconspicuas, han logrado sobrevivir mediante la protección que brinda la vegetación propia de la zona (Laegaard, 1992). Estudios enfocados en la fauna del páramo destacan su singularidad, a pesar de exhibir valores absolutos de riqueza menores a los registrados en ecosistemas boscosos (Díaz et al., 1997; Torres-Carvajal, 2007). No obstante, aun cuando la riqueza a nivel de especie no es elevada, el grado de especialización entre taxones acentúa la relevancia de estos entornos desde una perspectiva evolutiva y de radiación faunística (Cuesta et al., 2014).

En el Ecuador, los páramos se localizan a una altitud promedio de 3300 m, con excepciones al sur del país, donde inician a partir de los 2800 m (Smith y Cleef, 1988). Se estima que este ecosistema presenta una extensión de 1 515 273 hectáreas y ocupa el 6.1 % de superficie nacional (MAE, 2017). Mena-Vásconez y Hofstede (2006) consideran que su abundante biodiversidad está relacionada con factores como la situación ecuatorial del país, la presencia de la Cordillera de los Andes, la influencia de Amazonia y las corrientes marinas que bañan las costas. En términos relativos, dentro de Latinoamérica, Ecuador es el país con mayor cantidad de páramos respecto a su extensión total. A pesar de ello, estudios realizados por Terán y colaboradores (2019), señalan la pérdida aproximada de 51 000 ha entre los años 1990 y 2016, debido a la incidencia de factores antropogénicos vinculados al aumento de pastoreo, la quema de bosque y conversión a tierras agrícolas (Suárez y Medina, 2001; Terán et al. 2019).

La megadiversidad que posee el Ecuador ha procurado resguardarse mediante el Sistema Nacional De Áreas Protegidas (SNAP), establecido desde 1970 (Yáñez, 2016). Según el Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica (2022), en el país existen 73 áreas protegidas, que cubren alrededor del 20 % del territorio nacional, de las cuales siete son reservas ecológicas. Al norte del país, en la provincia del Carchi, se encuentra la Reserva Ecológica el Ángel (REEA), considerada el límite entre los páramos andinos del norte y del sur (Suárez y Medina, 2001). La REEA fue declarada área protegida por la importancia de su flora y fauna, su uso como fuente

hídrica y por albergar al frailejón (*Espeletia pycnophylla* subsp. *angelesis*), especie exclusiva de los páramos del norte del Ecuador y sur de Colombia (MAE, 2015).

El páramo es considerado un espacio de diversificación para distintos grupos taxonómicos, aunque aspectos relacionados con su estructura y funcionamiento son aún desconocidos (García et al., 2016). Las dinámicas de poblaciones silvestres, sus patrones temporales e interacciones con la vegetación no han sido aclaradas en su totalidad (Madriñán et al., 2013). Lacher y colaboradores (2019) han enfatizado el rol que los mamíferos cumplen en sus ecosistemas, al ayudar a estabilizar la proporción de plantas, controlar poblaciones de presas y apoyar a redes alimentarias. En el país, la información sobre mamíferos de páramo abarca estudios relacionados con la dieta, distribución e historia natural de especies grandes como el tapir de montaña (*Tapirus pinchaque*), el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) y el venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (Kattan et al., 2004; Albuja, 2007; Tirira et al., 2019). No obstante, Brito (2013) ha destacado como la sistemática, ecología y distribución de los micromamíferos andinos no ha sido esclarecida de manera concreta.

Aunque escasas, existen investigaciones mastozoológicas realizadas en la REEA, como estudios de composición y abundancia de micromamíferos en los hábitats del páramo de Frailejones y bosques de *Polylepis* (Brito, 2013). En estos bosques también se ha reportado información descriptiva sobre las vocalizaciones de los roedores *Reithrodontomys soderstromi* y *Thomasomys paramorum* y comparaciones entre comunidades de micromamíferos presentes en zonas prístinas y perturbadas (Ojala-Barbour et al., 2019). Adicionalmente, especímenes recolectados en esta reserva, han contribuido con la identificación de nuevas especies del género *Chilomys* (Rodentia: Cricetidae) y una nueva especie de musaraña del género *Cryptotis* (Moreno-Cárdenas y Albuja 2014; Brito et al., 2022).

En el Neotrópico, los roedores son considerados como uno de los grupos de mamíferos más relevante en términos de abundancia de especies (Wilson y Reeder, 2005; Mammal Diversity Database, 2023). Según estudios de Patterson (2000) y Rowe y colaboradores (2010), estos animales comprenden a más de la mitad de todos los mamíferos neotropicales, siendo América del Sur, el continente que acoge alrededor de la cuarta parte de especies en el mundo, principalmente caviomorfos y sigmodontinos. En la región neotropical, los micromamíferos no voladores sobresalen

no solo por su rol como recurso para niveles tróficos superiores, sino también porque contribuyen con el mantenimiento ecológico de su ecosistema, al cumplir funciones como polinizadores, dispersores de semillas y esporas, depredadores de artrópodos, entre otras (Wright et al., 1994; Brewer y Rejmánek, 1999; Mangan y Adler, 2000; Cárdenas et al., 2017; Palmeirim et al., 2018).

Los caviomorfos y los sigmodontinos engloban a dos linajes monofiléticos de roedores presentes en Sudamérica (Gardner et al., 2015). Originada en América del Norte, la subfamilia Sigmodontinae (Cricetidae) es uno de los grupos más diversos del Nuevo Mundo (Musser y Carleton, 2005; Schenk et al., 2013; Gardner et al., 2015). Se distribuyen especialmente en América del Sur y albergan una mayor riqueza de especies en las elevaciones de los Andes centrales y en las tierras altas de Brasil (Maestri y Patterson, 2016). En términos ecológicos, estos roedores exhiben una variedad de comportamientos locomotores, que les ha posibilitado ocupar una amplia gama de ambientes, entre estos los páramos (Weksler, 2006; Rivas-Rodríguez y Linares, 2006; Rivas-Rodríguez et al., 2010). En el Ecuador, el orden Rodentia se compone de 134 especies, 75 de estas habitan en los páramos y 20 se consideran endémicas (Tirira et al., 2022).

Los patrones ecológicos y comportamentales de los cricétidos de páramo no se han estudiado en profundidad. El estudio del uso de espacio y patrones de movimiento de mamíferos, en general, han empleado metodologías tradicionales con marcaje y recaptura, radiotelemetría, radio transistores con GPS y polvo de rastreo (Lemen y Freeman, 1985; Seamon y Adler, 1999; Jorgensen y Demarais, 1999; Young et al., 2017). En 1976, M.A. Miles desarrolló un método denominado bobina e hilo, el cual permite rastrear mamíferos desde su punto de captura hasta posibles refugios siguiendo su rastro. Al disponer de un registro continuo de la ruta seguida por el animal, esta técnica posibilita estudiar aspectos comportamentales relacionados con desplazamiento, hábitos de forrajeo y evasión de depredadores (Boonstra y Craine, 1986). Su empleo en investigaciones sobre roedores neotropicales ha permitido conocer características del uso de hábitat y lugares de desplazamiento de individuos, selección de microhábitats, patrones de construcción, selección y parasitismo de nidos, entre otros (Boonstra y Craine, 1986; Briani et al., 2001; Vieira et al., 2005; Almeida et al., 2013).

La técnica de bobina e hilo se ha visualizado como una alternativa para estimar las distancias de movimiento en especies vágiles, cuyo desplazamiento no puede deducirse a partir de capturas en una cuadrícula de trampeo (Mendel y Viera, 2003). Esta aplicación ha facilitado estimar zonas de refugio diarias o nocturnas, así como distancias recorridas en la noche (Mendel y Viera, 2003). No obstante, los resultados obtenidos suelen ser el reflejo de una limitada porción de uso de espacio y no muestran las preferencias de hábitat en un rango de distribución mayor (Loretto y Vieira, 2005; Prevedello et al., 2010). Además, es probable que tenga un menor éxito para especies que anidan bajo la tierra, debido a que las entradas de las madrigueras pueden hacer que el hilo se desprenda fácilmente (Boonstra y Craine, 1986).

En Ecuador continental, la metodología de bobina e hilo ha sido utilizada para describir los nidos de ratones *Thomasomys aureus* y *Thomasomys paramorum* en bosques alto andinos dentro de la Reserva Ecológica El Ángel, al norte del país (Brito et al., 2012). En esta misma zona, dentro de bosques de *Polylepis*, Ojala-Barbour y colaboradores (2019) han registrado el uso de espacio y hábitos alimenticios del ratón marsupial *Caenolestes fuliginosus*, mientras que dentro del Área de Conservación Hídrica Antisana (ACHA), se ha podido caracterizar movimientos y uso de hábitat de los ratones de páramo *Akodon mollis*, *Phyllotis haggard* y *Thomasomys paramorum* (Villareal et al., 2022). Por otro lado, investigaciones en la región insular, indican el uso de esta técnica para evaluar los hábitos alimenticios del roedor endémico *Nesoryzomys swarthi* y la especie invasora *Rattus rattus* en las costas norte central de Santiago, parte del archipiélago de Galápagos (Gregory y Macdonald, 2009).

La presente investigación tiene un valor teórico, ya que pretende contribuir con información sobre la situación dentro de la REEA de la familia más representativa de micromamíferos no voladores en los páramos del Ecuador, los cricétidos del orden Rodentia. Para tal efecto, se describe el uso de espacio y desplazamiento de estos mamíferos dentro del ecosistema Rosetal Caulescente y Herbazal del Páramo. Este entorno se localiza en la parte norte del país, dentro de la provincia del Carchi y se extiende por la cordillera oriental hasta la localidad Mariano Acosta, límite con la provincia de Imbabura. Se caracteriza por presentar un bioclima pluvial, con fisionomía arbustal, situado entre los pisos bioclimáticos montano alto y alto superior (Cuesta et al., 2013).

## **4. Objetivos**

### **Objetivo general**

Describir y comparar el hábitat, uso de espacio y desplazamiento de micromamíferos no voladores en la Reserva Ecológica El Ángel (REEA), con otras zonas de páramo en Ecuador.

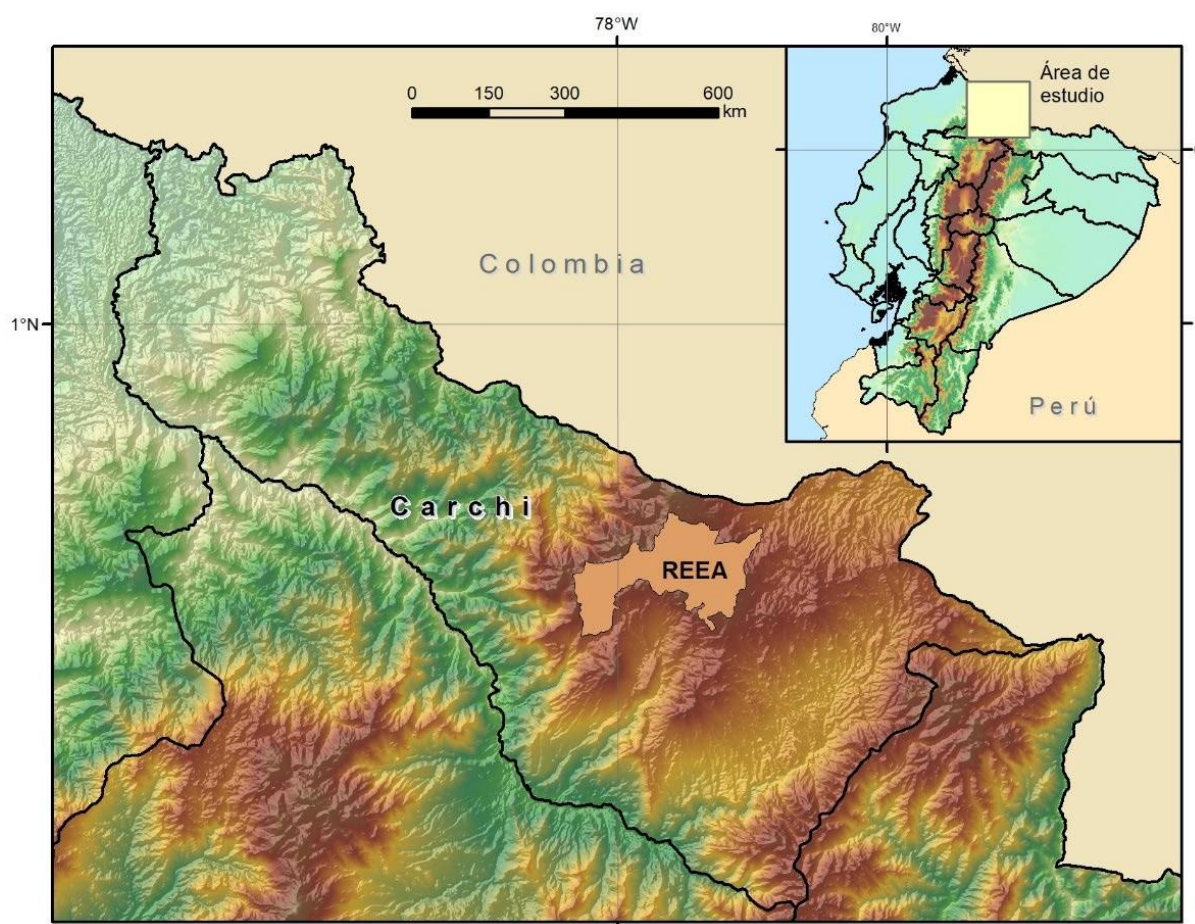
### **Objetivos específicos**

1. Caracterizar la estructura vegetal y su uso por parte de los roedores de la REEA.
2. Determinar patrones de desplazamiento de algunas especies de roedores en la REEA.
3. Contrastar los patrones de desplazamiento y uso del espacio entre las especies de roedores registradas en la REEA con estudios previos.

## 5. Materiales y métodos

La presente investigación se llevó a cabo en la Reserva Ecológica El Ángel (REEA, Figura 1), área protegida, propia de la sierra norte ecuatoriana, localizada en la provincia del Carchi; con una superficie compartida entre las parroquias La Libertad, El Ángel, Maldonado, Tufiño y la Concepción (MAE, 2015). La REEA es parte de los Andes Tropicales, región distribuida desde el oeste de Venezuela hasta la frontera entre Bolivia, Chile y Argentina; cuya extensión se estima, abarca una superficie aproximada de 1 543 000 km<sup>2</sup> (MAE, 2015).

*Figura 1. Reserva Ecológica El Ángel, provincia del Carchi.*



La REEA posee un tamaño estimado de 16 591.6 ha, alcanzando un rango altitudinal entre los 3200 – 4200 m (MAE, 2015). Esta reserva pertenece a la zona de clima ecuatorial frío de alta montaña, con temperaturas de 5 – 6 °C y precipitaciones anuales, que oscilan entre los 2000 – 3000 mm (MAE, 2015). De acuerdo con lo establecido por el Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador

Continental, esta área protegida alberga en especial la presencia de los ecosistemas Rosetal Caulescente y Herbazal de Páramo, Herbazal Ultrahúmedo Subnival de Páramo, Arbustal Siempreverde Montano del Norte de los Andes y Bosque Siempreverde de los Andes (MAE, 2013).

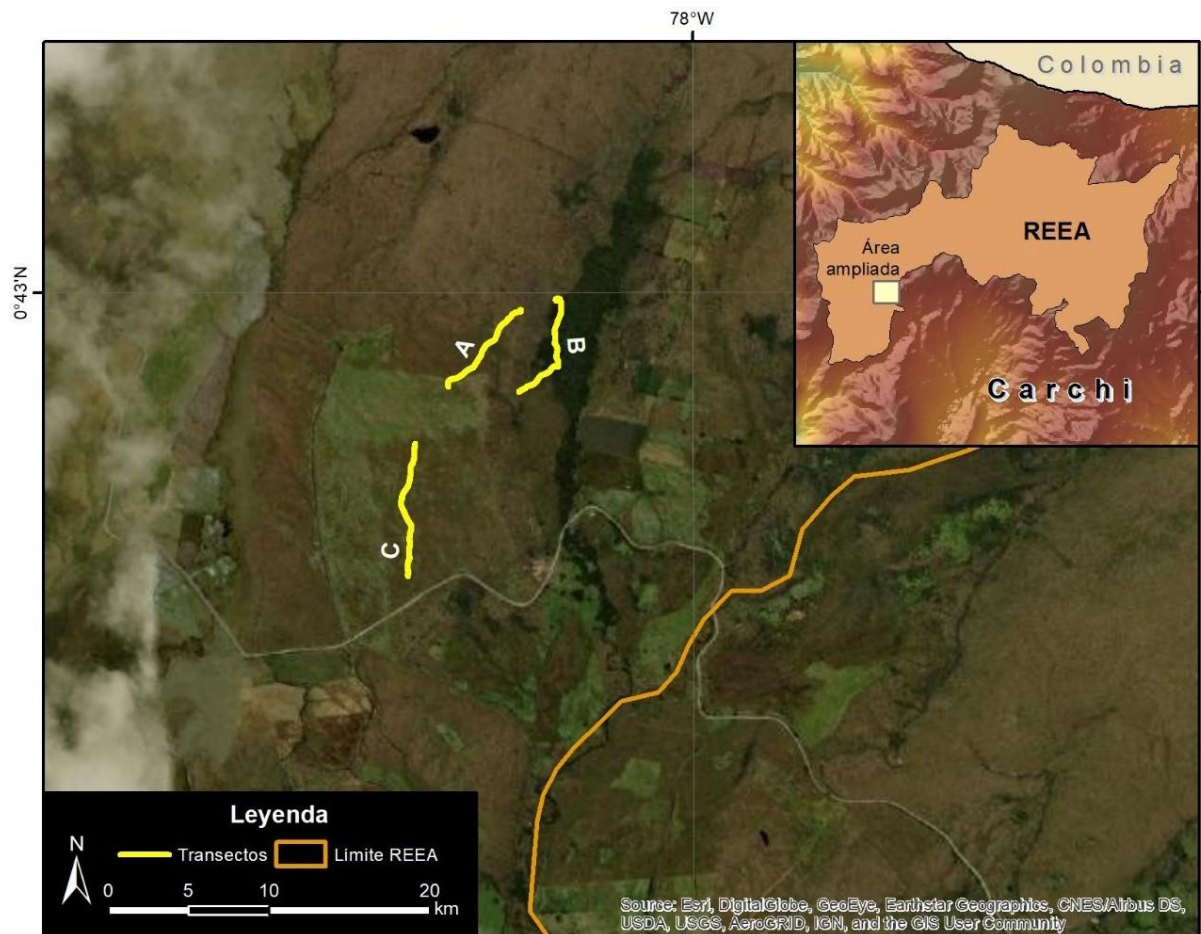
#### *Delimitación de transectos*

La fase de campo comprendió una salida efectuada en el mes de enero del presente año 2023, en la cual, se definieron tres transectos visualmente distintos, que hacen alusión a los ecosistemas de páramo de Frailejones, bosque de *Polylepis* y pajonal. El establecimiento de los transectos tomó como referencia la metodología propuesta por Villareal y colaboradores (2022), en la que cada transecto tiene una extensión de 200 m, dividido en 20 estaciones; sin embargo, a diferencia de lo establecido por los investigadores antes mencionados, cada transecto fue delimitado solo con cinta de marcaje de color azul y anaranjado, en lugar de tubos PVC.

La demarcación de los tres transectos se describe a continuación (Figura 2):

1. Transecto A: sendero caracterizado por contar con la presencia dominante del Frailejón, localizado desde las coordenadas  $0^{\circ} 42' 58.57''$  N;  $78^{\circ} 0' 14.87''$  O hasta  $0^{\circ} 42' 51.99''$  N;  $78^{\circ} 0' 20.97''$  O.
2. Transecto B: sendero dentro en un remanente de bosque de *Polylepis*, ubicado en las coordenadas  $0^{\circ} 42' 59.23''$  N;  $78^{\circ} 0' 12.02''$  O y  $0^{\circ} 42' 52.01''$  N;  $78^{\circ} 0' 11.78''$  O.
3. Transecto C: sendero conformado por pajonal a lo largo de la ruta, entre las coordenadas  $0^{\circ} 42' 35.88''$  N;  $78^{\circ} 0' 24.37''$  O y  $0^{\circ} 42' 47.62''$  N;  $78^{\circ} 0' 23.82''$  O.

Figura 2. Disposición de los transectos en el área de estudio.



### Caracterización de la estructura vegetal

En la fase de campo, se fotografiaron los entornos visitados con una cámara semiprofesional Nikon D3200 y se recolectaron muestras vegetales características de cada uno de los tres ecosistemas visitados. Para esto, se tomó como referencia la información de la «Guía de Plantas de la Reserva Ecológica El Ángel» (Chimbolema et al., 2013), así como las guías de campo de libre acceso del *Field Museum*, destacando a la «Guía de plantas comunes en un mosaico de Páramo» (Tapia et al., 2021) y la «Guía de plantas llamativas del Ángel» (Foster et al., 2001).

La identificación taxonómica de los organismos recolectados se efectuó con la ayuda del Laboratorio de Ecofisiología, Sección de Monitoreo de Vegetación, perteneciente al Herbario de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCA). El reconocimiento y caracterización se realizó con la colaboración de la doctora Priscilla Muriel, docente de la PUCE y especialista de plantas de páramo y el apoyo de literatura especializada (Sklenář et al., 2005; Chimbolema et al., 2013; Romoleroux et al., 2016; Romoleroux et al., 2018), así como la información existente en la base de datos del QCA (PUCE, 2021). Las muestras recolectadas fueron secadas, prensadas y depositadas como especies testigo en la colección del Herbario QCA para posteriores estudios que requieran utilizar la información disponible en esta investigación.

#### *Captura de roedores y esfuerzo de muestreo*

Los individuos registrados fueron capturados mediante el uso de trampas vivas, tipo Sherman (23 x 9 x 8 cm), ubicadas a lo largo de los tres transectos previamente señalados, en cada una de las 20 estaciones. De acuerdo con lo sugerido por Brito (2013), las estaciones permanecieron separadas entre sí a 10 m aproximadamente, colocando tres trampas en cada una de estas y posicionando una al lado izquierdo y dos al lado derecho del sendero marcado. Las trampas fueron revisadas cada día durante la mañana y se renovó el cebo cuando fue necesario. En los Transectos A y B, las trampas fueron cebadas con una combinación de avena, pasta de maní, plátano y esencia de vainilla, a diferencia del Transecto C, que utilizó esencia de coco en lugar de vainilla. En total se utilizaron 180 trampas para los tres transectos.

La salida de campo tuvo una duración de siete días, con seis días de muestreo efectivo. El esfuerzo de muestreo fue definido en relación a los días de muestreo efectivo, en los cuales, se dispusieron 180 trampas en seis días.

Se recolectaron individuos testigo para su posterior identificación en las instalaciones del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, sección Mastozoología (QCAZ-M). Los roedores registrados fueron sacrificados con el método de presión torácica y preservados en nitrógeno líquido, compuesto utilizado para la criopreservación y necesario para la conservación de muestras a largo plazo (Kaneko, 2015). La identificación de los especímenes se realizó con base en los

estudios de Carleton y Musser (1989), Voss (2003), Ruelas y Pacheco (2021), así como la información disponible en las guías especializadas de Brito y colaboradores (2015) y Tirira (2017). Los individuos recolectados como testigo fueron depositados en el QCAZ-M bajo los lineamientos establecidos por Camacho (2014) y la Asociación Ecuatoriana de Mastozoología (Erazo et al., 2022).

### *Uso de espacio y patrones de desplazamiento*

Se registraron fotográficamente los puntos de interés encontrados en la fase campo. En estos sitios, además, se recogieron muestras de restos vegetales consideradas relevantes, que fueron posteriormente analizadas en el laboratorio. Cada dato fue asociado con base en las observaciones en campo y literatura existente hasta el desarrollo de este estudio.

Con el fin de determinar los patrones de desplazamiento de los organismos registrados, se siguió la metodología de Noss (2013), por la cual, individuos capturados, que se liberarían posteriormente, fueron marcados de forma diferencial en patas anteriores y posteriores mediante el uso de colorante temporal, permitiendo así su reconocimiento en caso recapturas y evitar la existencia de seudoréplicas.

Los individuos capturados fueron sometidos a una toma de medidas asociadas al peso, estado reproductivo, características dentales y morfológicas, que indiquen su estado de desarrollo. A continuación, cada espécimen fue etiquetado, con un marcado diferencial auricular y en extremidades, siguiendo las recomendaciones de la *American Society of Mammalogists* (Sikes y Gannon, 2011). Posteriormente, en el dorso de los animales capturados se colocó una bobina con 80 metros de hilo adherida con silicona Uro-Bond IV, esperando unos minutos hasta que permanezca asegurada. Los individuos registrados en la mañana fueron liberados en el mismo sitio de captura posterior marcaje y el hilo de las bobinas fue rastreado al día siguiente, como sugieren Briani y colaboradores (2001).

### *Análisis de datos*

El desplazamiento de los individuos registrados fue determinado mediante rutas tomadas con receptores GPS, método que permitió efectuar comparaciones de distancias entre las especies capturadas, al tomar como referencia sus desplazamientos máximos (Almeida et al., 2013). Además, se efectuaron diferencias entre los recorridos y distancias relativas de cada ruta registrada, con el fin de determinar un promedio general. Los datos relacionados al desplazamiento y sitios de interés se procesaron mediante Sistemas de Información Geográfica con el paquete ArcGis 10.8.1 (ESRI, 2011) y las plataformas *Google Earth Pro*. (Google LLC, 2022) y *ArcGIS Online* (ArcGIS, 2010).

### *Contraste con estudios previos*

Los resultados asociados a la ecología de comunidades de roedores en la Reserva Ecológica El Ángel, páramo en el Carchi, fueron comparados con los conseguidos por Villarreal y colaboradores (2022) en el páramo del Antisana, dentro del Área de Conservación Hídrica Antisana (ACHA), con el fin de esclarecer patrones espaciales y uso de espacio de la familia Cricetidae, a nivel de especies y comunidad.

En primer lugar, se efectuaron curvas de rarefacción y extrapolación, a fin de estimar la riqueza, equidad y dominancia en las dos localidades. Para esto, se utilizó el programa *iNEXT Online (iNterpolation/EXTrapolation)*, desarrollado por Chao y Hsieh (2016), siguiendo la metodología determinada por Chao y colaboradores (2014). Las curvas de rarefacción y extrapolación-interpolación de *iNEXT* (Chao et al., 2014), toman en cuenta los números equivalentes de especies en distintos órdenes de magnitud y los estandariza, ya sea por el tamaño de una muestra común o por su completitud (Chao et al., 2016). Las comparaciones fueron establecidas con base en la completitud de muestra, debido a que el esfuerzo de muestreo en las dos zonas no fue el mismo, ajustando los resultados del ACHA en función de los datos en la REEA.

Del mismo modo, se estimó la diversidad alfa de ambas zonas, mediante los números de Hill, expresados en tres órdenes de magnitud:  $q = 0$ , que estima la riqueza de especies y representa curvas de acumulación de especies en función a la abundancia

de individuos registrados;  $q = 1$ , que representa la equidad, y  $q = 2$  la dominancia, ambos identificados en función al número efectivo de especies (Chao et al., 2014; Chao y Jost, 2015). Este procedimiento necesitó de especificaciones en la configuración del programa, que incluyeron un punto de corte de extrapolación de 80 individuos, 60 nudos y un remuestreo aleatorio de 50 réplicas por *bootstrap* que permiten generar intervalo de confianza de la muestra (Chao et al., 2016).

Índices de diversidad clásicos (Shannon y Simpson) fueron calculados con base en la información proporcionada por iNEXT: el exponencial de Shannon a partir del número equivalente de especies de especies en el orden  $q=1$  y el recíproco de Simpson en función al número equivalente de especies del orden  $q=2$  (Chao et al., 2016).

Shannon es un índice de equidad, ya que toma en cuenta a todas las especies de una muestra, mientras que su exponencial, permite estimar el número equivalente de especies en una comunidad (Moreno, 2001; Jost y González-Oreja, 2012); valores más altos reflejan una abundancia más equitativa de las especies presentes.

Por otro lado, el índice de Simpson describe la dominancia y considera la representatividad de las especies en función de las más abundantes, dejando de lado la contribución de las menos representativas (Moreno, 2001). Varía entre 0 y 1, obteniendo valores más cercanos a 1 en comunidades en las cuáles existen una o pocas especies muy abundantes (dominantes) y varias con números bajos de individuos.

La estandarización por completitud de muestreo permite las comparaciones entre las dos zonas de estudio, independientemente del esfuerzo de muestro realizado en cada una. Finalmente, se efectuaron cálculos para estimar la diversidad beta en los dos ecosistemas andinos empleando el programa *Past*, desarrollado por Hammer (2018). Para el análisis se consideró al índice de Whittaker, que concibe a la diversidad beta como la relación entre la diversidad gamma y el alfa promedio, es decir, una diversidad regional y una local (Moreno, 2001).

## 6. Resultados y discusión

### *Caracterización de la estructura vegetal*

El registro fotográfico y el registro y colecta de especímenes permitió caracterizar la composición vegetal de los ecosistemas analizados, dentro del territorio que conforma la Reserva Ecológica El Ángel (REEA). Se identificaron 25 familias, 34 géneros y 38 especies en las tres zonas examinadas, que serán depositadas como organismos testigo en el Herbario QCA (Anexo 1). Las formas de crecimiento fueron clasificadas principalmente con información proporcionada por Priscilla Muriel (*comunicación personal*).

El transecto A, establecido en un área típica de los páramos andinos del norte (Figura 2), evidenció la presencia dominante de rosetas caulescentes de *Espeletia pycnophylla* subsp. *angelensis* Cuatrec. y rosetas basales de *Puya clava-herculis* Mez & Sodiro. Además, se identificaron arbustos erectos de *Gynoxys buxifolia* (Kunth) Cass., *Hypericum laricifolium* Juss., *Brachyotum lindenii* Cogn., *Valeriana microphylla* Kunth, *Monnina crassifolia* (Bonpl.) Kunth, así como una especie arbustiva relacionada a *Baccharis* cf. *odorata* Kunth. Del mismo modo, se destaca la existencia de hierbas erectas de *Culcitium canescens* Bonpl., hierbas postradas, rastreras o trepadoras de *Geranium sibbaldioides* Benth, helechos arborescentes de *Blechnum loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon, helechos herbáceos de *Lycopodium clavatum* L. y gramíneas en penacho vinculadas a *Calamagrostis* cf. *intermedia* (J. Presl) Steud.

El transecto B, ubicado dentro de un remanente de bosque de *Polylepis* (Figura 2), cuenta con la presencia de un gran número de especies arbustivas de *Polylepis* (*Polylepis incana* Kunth) y en menor cantidad, arbustos de *Solanum stenophyllum* Dunal, *Oreopanax seemannianum* Marchal y arbustos erectos de *Gynoxys baccharoides* (Kunth) Cass. A diferencia del transecto A, el muestreo en esta área se determinó una mayor cantidad de hierbas postradas, rastreras y trepadoras como *Galium hypocarpium* (L.) Endl., *Rubus coriaceus* Poir., *Lachemilla orbiculata* (Ruiz & Pav.) Rydb y *Nertera granadensis* (Mutis ex L. f.) Druce. Además, se identificaron hierbas erectas de *Cynoglossum amabile* Stapf & J.R. Drumm. y hierbas epífitas de *Peperomia rotundata* Kunth. También se reconocieron varios tipos de pterofitas, como los helechos arborescentes de *Blechnum loxense* (Kunth) Hook. ex Salomon,

helechos terrestres de *Dryopteris wallichiana* (Spreng.) y helechos herbáceos similares a *Polypodium* af. *dulce* Poir.

El transecto C, dispuesto en una zona cubierta de pajonal (Figura 2), se encuentra dominado por gramíneas en penacho como *Anthoxanthum odoratum* L., seguido de hierbas rastreras y en menor cantidad especies arbustivas. Entre los pocos arbustos erectos que componen este transecto, se reconocieron a los ya mencionados *Gynoxys buxifolia* (Kunth) Cass., *Hypericum laricifolium* Juss., así como el primer registro de *Brachyotum ledifolium* (Desr.) Triana. Las hierbas erectas reconocidas, pertenecen a especies de *Ranunculus peruvianus* Pers., *Ranunculus praemorsus* Kunth ex DC, *Stachys eriantha* Benth., *Halenia weddelliana* Gilg, y una similar a *Ranunculus* cf. *peruvianus* Pers. Por otro lado, entre hierbas postradas, rastreras y/o trepadoras se encontraron especies de *Cerastium danguyi* J.F. Macbr., *Gentianella cerastioides* (Kunth) Fabris., *Castilleja fissifolia* L.f. y *Lupinus pubescens* Benth. Finalmente, se identificaron dos tipos de rosetas acaules: *Eryngium humile* Cav., e *Hypochaeris sessiliflora* Kunth.

La formación de la Cordillera de los Andes, ha repercutido en la evolución y diversidad de organismos que habitan los páramos andinos tropicales (van der Hammen, 1974). A partir de este suceso, van der Hammen y Cleef (1986) consideran que la vegetación de este ecosistema proviene de dos fuentes principales. La primera hace alusión a géneros del Neotrópico como *Espeletia*, *Puya*, *Gynoxys* y *Brachyotum*, cuya progresiva adaptación les permitió habitar entornos por encima de la línea de bosque (van der Hammen y Cleef, 1986; Sklenář y Balsley, 2007). La segunda la conforman géneros de zonas templadas de los Trópicos, como *Gentianella*, *Valeriana*, *Halenia* y *Nertera*, que fueron capaces de migrar y colonizar nuevos espacios a lo largo de la cordillera andina (Bell, 2004; von Hagen y Kadereit, 2001, 2003; Sklenář y Balsley, 2007). En la REEA, se registraron todos estos géneros, consistentes con la propuesta de van der Hammen (1974).

Al igual que en la REEA, en la mayoría de páramos en el Ecuador dominan las gramíneas en penacho, consideradas especies clave, debido al microclima que proporcionan y su capacidad de influir en los patrones de biodiversidad (Acosta-Solís, 1984; Rodríguez-Beltrán y Vargas-Ríos, 2002). A su vez, los páramos del Ángel y los Llanganates se distinguen de otros entornos andinos por albergar al frailejón

(*Espeletia*), género representativo de los páramos de Colombia y Venezuela (Terneus, 2002). *Espeletia pycnophylla* subsp. *angelensis* es endémica de los páramos del Ángel y el Volcán Chiles (provincia del Carchi), exhibe una de las distribuciones más australes del género y ha desarrollado un conjunto de rasgos, que le permiten sobrevivir en ambientes de altura (Ramsay y Mitchell, 2001; Holt, 2016).

En general, los páramos del Ecuador presentan predominancia de gramíneas en penacho, principalmente del género *Calamagrostis* que, en los páramos del Carchi, como la REEA, se combinan con rosetas de *Espeletia*, lo que ha originado que la vegetación en la parte andina del norte tome el nombre de «frailejona»; especialmente en espacios con alturas de hasta los 3800 m (Ramsay, 2001). En los frailejonaes también se han distinguido una variedad de arbustos con hojas pequeñas, propios de los géneros *Hypericum*, *Vaccinium*, *Pernettya* y hierbas vinculadas a *Castilleja*, *Ranunculus*, *Geranium*, *Lupinus*, *Valeriana* y *Gentianella* (Balslev, 2001). De éstas, se registraron individuos de *Hypericum*, *Castilleja*, *Ranunculus*, *Geranium*, *Lupinus* y *Gentianella*.

En el Volcán Chiles y superficies aledañas como el páramo del Ángel, es posible encontrar barrancos erosionados con pendientes que brindan protección del viento a organismos vegetales. Esto ha promovido el apareamiento de remanentes de bosque constituidos por individuos de los géneros *Gynoxys*, *Oreopanax*, *Hesperomeles*, *Polylepis*, *Vallea*, *Buddleja* y *Ericaceae* (Laegaard, 1992; Balslev, 2001). Los arbustos de *Polylepis* se extienden a lo largo de Sudamérica, desde Venezuela hasta Argentina y se caracterizan por ser una de las pocas especies arbustivas capaces de formar matorrales y bosques arriba de los 3500 m (Kessler, 1995; Sparacino et al., 2020). Estos arbustos suelen encontrarse en sitios con temperaturas oscilantes al punto de congelación y altos niveles de agua en el suelo (Sparacino et al., 2020). Así también, la existencia de cortezas exfoliantes en sus troncos, hojas pubescentes y flores pequeñas han permitido su adaptación a los climas fríos en la zona montañosa (Kessler, 1995).

El paisaje considerado «pajonal» suele ser un ecosistema variable, sujeto a la presencia de gramíneas en penacho, macollas, especies herbáceas y leñosas (León-Yáñez, 2011). Los pajonales, de alrededor de un metro de alto como los encontrados en la REEA, se componen en su mayoría de *Calamagrostis intermedia* y otras

especies comprendidas entre los géneros *Calamagrostis*, *Festuca* y *Stipa* (León-Yáñez, 2011). Incorporados en este ecosistema, es posible identificar la presencia de hierbas de *Senecio*, *Lupinus*, *Halenio*, *Sisyrinchium*, *Lachemilla*, *Ranunculus*, *Castilleja*, y arbustos de los géneros *Baccharis*, *Disterigma*, *Pernettya*, *Gaultheria*, así como plantas que forman almohadillas y tapetes (León-Yáñez., 2011).

Por otro lado, las rosetas gigantes del género *Puya* también se han considerado inherentes dentro de las comunidades andinas en el Neotrópico (Sklenář y Balsley, 2007). Según Smith (1979), su tamaño y forma pueden ser el reflejo de adaptaciones al ambiente andino tropical. Además, se destaca su importancia en el mantenimiento y estructura de los ecosistemas andinos y distintas interacciones con vertebrados como colibrís y osos de anteojos (Woods y Ramsay, 2001; Garibaldi y Turner, 2004; Kattan et al., 2004). El paisaje de la REEA presenta una abundancia importante del género *Puya*, con mayor predominancia en el frailejónal que en el pajónal.

Los páramos del norte han sido alterados por factores antropogénicos como las prácticas incendiarias y el pastoreo de ganado (Ramsay y Oxley, 1996). Sin embargo, diversas investigaciones han enfatizado en la importancia del fuego, al ser un agente capaz de modificar procesos vinculados con la altura y densidad vegetal que, a su vez, repercuten en la cantidad de exposición solar, lluvia, viento y erosión (Horn y Kappelle, 2009; Camargo-García et al., 2012). Los incendios permiten determinar varios tipos de comunidades vegetales (Ramsay, 2014), ya que rosetas como *Espeletia* y *Puya* dependen del fuego para crecer y reproducirse (Zomer y Ramsay, 2018; Rivadeneira et al., 2020). Además, el incremento de luz y espacio posterior a una quema favorece el crecimiento de nuevos individuos de otras plantas (Ramsay y Oxley, 1996). Según Olivera y Cleef (2009), especies introducidas como *Anthoxanthum odoratum* (registrada en el pajónal), suelen ocupar hábitats previamente disturbados entre los 3430 y 3600 m. No obstante, para arbustos como los del género *Polyelpis*, el fuego puede perturbar su ciclo de vida y promover su discontinua distribución (Cierjacks et al., 2008).

### Comunidad de micromamíferos

La fase experimental de seis días efectivos de muestreo procuró la captura de 20 individuos; 19 corresponden al orden Rodentia y uno al orden Eulipotyphla (Tabla 1, Anexo 2). Los roedores fueron hallados en estados de juveniles y adultos, siendo nueve de estos machos, nueve hembras y dos especímenes que permanecen indeterminados. No se pudo establecer el sexo ni estado de desarrollo de la musaraña registrada, por encontrarse como parte de una egagrópila. Se emplearon 15 de los 19 especímenes de roedores para registrar sus patrones de movimiento mediante el método de bobina e hilo, existiendo siete individuos recapturados (Anexo 2). Todos los individuos recapturados fueron sometidos nuevamente a la técnica, salvo uno que presentó daños en su pelaje, fruto de la adhesión a la bobina. Finalmente, cinco individuos fueron entregados a la colección del QCAZ-M como ejemplares testigo (Anexo 2).

Tabla 1. Individuos registrados y usados con la técnica de bobina e hilo.

Especie	Transectos	Individuos	Sexo	Bobina
<b>Orden Rodentia</b>				
<i>Thomasomys paramorum</i>	A, B	15	7 ♀, 7 ♂, 1 Ind	13
<i>Thomasomys aureus</i>	B	1	1 ♀	1
<i>Thomasomys</i> sp.	B	2	1 ♀, 1 ♂	1
<i>Microryzomys</i> sp.	C	1	1 ♂	0
<b>Orden Eulipotyphla</b>				
<i>Cryptotis</i> sp.	A	1	1 Ind	0

Los 19 roedores capturados corresponden a tres especies de la familia Cricetidae. Los resultados del muestreo evidenciaron la dominancia de una especie en particular, al existir 15 individuos de *Thomasomys paramorum* Thomas, 1898, un individuo de *Thomasomys aureus* (Tomes, 1860), y uno de *Microryzomys* sp. Además, existen dos especímenes propios del género *Thomasomys*, cuya especie aún no ha sido

identificada. En cuanto a los restos de la musaraña encontrados en la egagrópila, se determinó su relación con el género *Cryptotis*.

En referencia a la ubicación de los micromamíferos encontrados, se pudo distinguir cierta heterogeneidad en función a los ecosistemas muestreados. En el transecto A (Páramo de Frailejones), se registraron tres individuos de *T. paramorum* y uno de *Cryptotis* sp. Por otro lado, en el Transecto B (Bosque de *Polylepis*), se identificaron 11 especímenes de *T. paramorum* y uno de *T. aureus*, mientras que en el Transecto C (Pajonal), se detectó únicamente la presencia *Microryzomys* sp, pero no fue objeto de este estudio por cuanto, se produjo repentina muerte del sujeto en la trampa viva tipo Sherman.

Tanto *T. paramorum* como *T. aureus* fueron reportados previamente en estudios similares tanto para la REEA, como para otros páramos cercanos en la provincia del Carchi (Brito et al., 2012; Brito, 2013; Ojala-Barbour et al., 2019).

#### *Uso de espacio*

Las anotaciones realizadas en la fase de campo y registro fotográfico posibilitaron la recopilación de información relacionada con el uso de espacio de los micromamíferos en los tres ecosistemas investigados. Los mamíferos suelen ocupar una porción limitada dentro del hábitat donde residen, estableciendo zonas que les permitan recolectar, abastecerse de alimento, aparearse y cuidar crías (Brant y Kavanau, 1965). En el Transecto A, se identificó un posible lugar de descanso de *T. paramorum* bajo rosetas de *Puya clava-herculis*. Este sitio de interés presentó una serie de túneles, con dimensiones aproximadas de 9 m de largo y 1.5 m de profundidad. En su interior se encontraron restos secos de vegetales, en su mayoría pertenecientes a helechos de *Lycopodium clavatum*.

A pesar de considerarse inusual, el uso de licofitas por parte mamíferos es un rasgo previamente reconocido (Daniel, 1976; Arosa et al., 2010; Zambrano-Cevallos et al., 2020), en especies de micromamíferos como el murciélago colicorto (*Mystacina tuberculata*), el ratón de campo europeo (*Apodemus sylvaticus*) y el ratón orejón de

Haggard (*Phyllotis haggardi*), animales consumidores de esporas de especies propias de los géneros *Lycopodium*, *Culcita* y *Phlegmariurus*, respectivamente.

El registro de *P. haggardi* representa una de los primeros reportes que reconoce el uso de licofitas por parte de roedores en la zona andina tropical (Zambrano-Cevallos et al., 2020). De acuerdo con Konrath y colaboradores (2013), especímenes de la familia Lycopodiaceae, albergan alcaloides en su interior, que son empleados como defensa contra la herbívora. Sin embargo, los mecanismos fisiológicos que previenen a los roedores contra los efectos de estos metabolitos continúan sin ser elucidados (Zambrano-Cevallos et al., 2020). No se descarta, que los restos vegetales encontrados dentro de los túneles sirvan como alimento, pero debido al conservado estado de su estructura, existe una mayor probabilidad que *T. paramorum* lo haya aprovechado como material de protección de su refugio temporal.

En el Transecto B se detectó el consumo de estructuras florales de *Oreopanax seemannianum* por el individuo *T. aureus*, cuyo recorrido se focalizó en la parte alta de los árboles, por encima del dosel. De acuerdo con investigaciones de Brito y colaboradores (2012), este roedor se ha caracterizado por presentar un comportamiento especialista arborícola en bosques de *Polylepis*, fabricando sus nidos en las partes altas de arbustos de *P. incana*. Investigaciones relacionadas a la dieta de roedores sigmodontinos en los bosques montanos de Perú, han evidenciado que *T. aureus* prefiere consumir semillas y partes intactas de plantas, que alimentarse de artrópodos (Sahley et al., 2015). Adicionalmente, monitoreos en dosel de bosques de altura en Guatemala, resaltan la relevancia de especies del género *Oreopanax*, como recurso importante de forrajeo para los vertebrados que las consumen (Rivas-Romero y Soto-Shoender, 2015).

En los transectos A y B, también fue posible evidenciar como individuos de *T. paramorum* emplean túneles de conejos (por evidencia de fecas y observación directa) como pasajes entre sus recorridos. Aunque aspectos biológicos inherentes de esta especie aún no han sido identificados, Villareal y colaboradores (2022) sugieren que, *T. paramorum* presenta un comportamiento oportunista, al aprovechar el uso de refugios previamente construidos por otros animales. Esta conducta puede promover la competencia por estos espacios entre individuos, para usarlos como

protección, justificando así la cantidad de laceraciones en orejas y cola presentes en los individuos de *Thomasomys* registrados.

En los dos transectos mencionados también fue posible detectar, que varios de los recorridos de individuos de *T. paramorum* se ubican bajo las raíces de rosetas andinas (*Puya clava-herculis*) y sobre arbustos del género *Polylepis*. Diversos estudios indican como la mayoría de mamíferos que habita los bosques de *Polylepis*, suelen tener un amplio rango de distribución sin ser considerados especialistas de este tipo de vegetación (Yensen y Tarifa, 2002; Vargas, 2005). Sin embargo, investigaciones de arácnidos en el volcán Chiles manifiestan que los remanentes de bosques de *Polylepis* pueden albergar una mayor disponibilidad de nichos para la convivencia de diferentes especies (Oxbrough y Ramsay, 2001). Además, la presencia de hojarasca en estos bosques, promueve la supervivencia de organismos que habitan en el suelo (Rypstra et al., 1999). Ya que en el interior de las plantas de estas formaciones vegetales las fluctuaciones de temperatura y humedad pueden ser menos extremas que las registradas en zonas abiertas (Oxbrough y Ramsay, 2001), es posible que sean favorecidas por micromamíferos como sitios de refugio temporal.

En la zona de estudio también se detectaron eyecciones de ganado vacuno y caballar, especialmente en el Transecto C, situado en el pajonal. En consecuencia, se supone la injerencia del hombre en esta área, ha provocado el desplazamiento de micromamíferos a otros espacios menos intervenidos. En 1999, se estimó que las áreas intervenidas dentro de la REEA y zonas de amortiguamiento cubrían alrededor de 1264.47 ha. No obstante, para el 2017, debido al aumento de monocultivos y progresiva pérdida de cobertura vegetal, esta cifra se incrementó a 8744.32 ha (Sangurima y Cuasquer, 2019). Se ha manifestado que las áreas cubiertas por pajonal, son el principal ecosistema afectado por la adquisición de tierras a cargo de lugareños de la zona (Sangurima y Cuasquer, 2019).

#### *Patrones de desplazamiento*

Los datos de desplazamiento fueron elaborados con base en 14 recorridos de los individuos sometidos a la técnica de bobina e hilo (Figura 3). A partir de los puntos GPS anotados, se elaboraron rutas de cada espécimen y se calculó el recorrido (m) y distancia transitada (m). Los resultados señalan que, los recorridos más largos

fueron efectuados por individuos machos de *T. paramorum* en el Bosques de *Polylepis*, con longitudes de 123 m y 105 m. En contraste, los recorridos más cortos, se realizaron tanto en el Bosque de *Polylepis*, como en el Páramo de Frailejón por especímenes hembras de *T. paramorum*, con unas longitudes de 15 m y 25 m respectivamente (Tabla 2).

Figura 3. Mapa de recorridos de micromamíferos con la técnica de bobina e hilo.

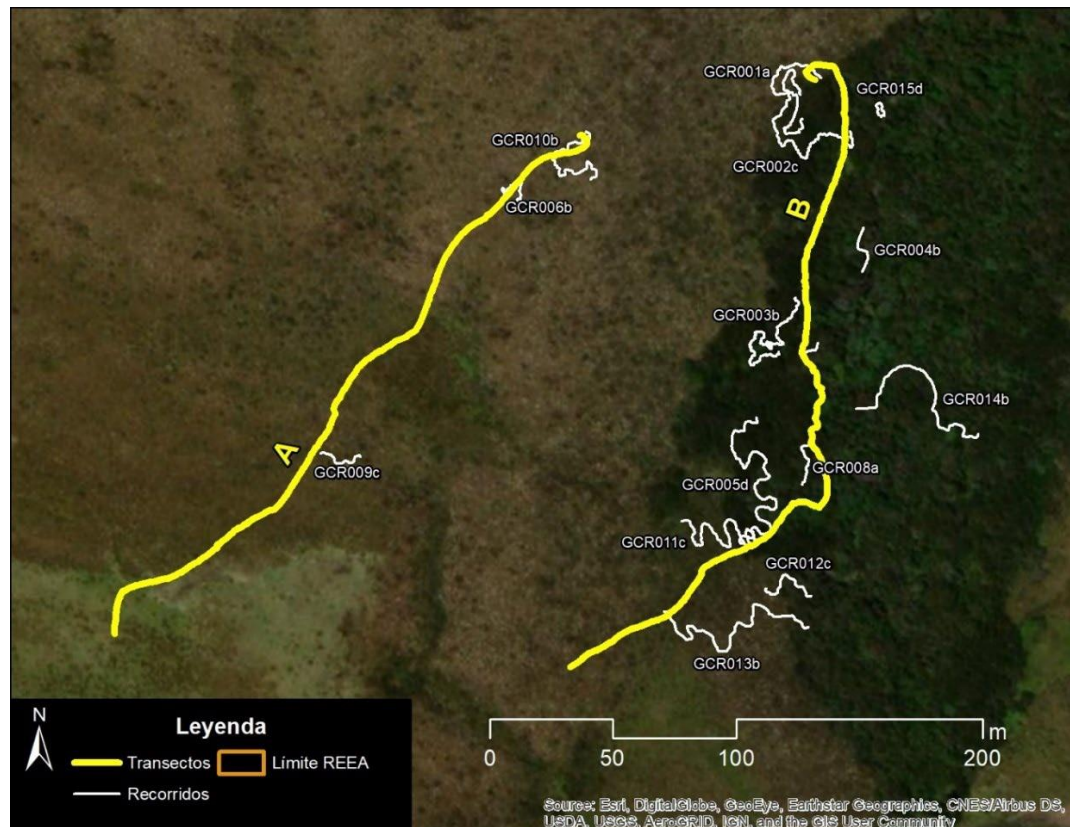


Tabla 2. Desplazamientos en metros de individuos bajo la técnica de bobina e hilo.

Estación	Individuo	Especie	Sexo	Recorrido (m)	Distancia relativa (m)	Recapturas
B18	GCR012	<i>Thomasomys</i> sp.	♀	32	18.57	
B11	GCR014	<i>T. aureus</i>	♀	89	50.42	
B1	GCR001	<i>T. paramorum</i>	♀	75	18.44	x
B4	GCR002	<i>T. paramorum</i>	♂	105	24.64	x
B8	GCR003	<i>T. paramorum</i>	♀	88	23.31	x
B9	GCR004	<i>T. paramorum</i>	♂	22	17.75	x
B16	GCR005	<i>T. paramorum</i>	♂	123	51.43	x
A4	GCR006	<i>T. paramorum</i>	♀	25	4.44	x
B9	GCR007	<i>T. paramorum</i>	♂	-	-	x
B13	GCR008	<i>T. paramorum</i>	♀	73	57.84	
A13	GCR009	<i>T. paramorum</i>	♀	21	16.23	
A2	GCR010	<i>T. paramorum</i>	♂	64	19.23	
B16	GCR011	<i>T. paramorum</i>	♀	84	18.33	
B18	GCR013	<i>T. paramorum</i>	♂	101	59.02	
B1	GCR015	<i>T. paramorum</i>	♀	15	1.18	
<b>Total</b>				<b>796.00</b>		
<b>Media</b>				<b>66.33</b>		
<b>Distancia mínima</b>				<b>15</b>		
<b>Distancia máxima</b>				<b>123</b>		

La mayoría de las rutas de *T. paramorum* ocurrieron a nivel del suelo, entre arbustos de *Polylepis*, por encima y debajo de rosetas de *Puya clava-herculis* y *Espeletia pycnophylla* subsp. *angelensis*. En cuanto a *T. aureus*, su recorrido se focalizó en las partes altas del dosel, saltando entre distintos tipos de árboles y atravesando cuerpos de agua. Aunque la información sobre desplazamientos de micromamíferos no voladores es escasa en el país, los resultados recopilados confirman lo sugerido por Ojala-Barbour y colaboradores (2019), al mencionar que *T. aureus* presenta un comportamiento de bosque especialista, mientras *T. paramorum*, es un generalista, capaz de habitar en distintos tipos de ecosistemas.

La medición del recorrido completo y la distancia relativa (longitud directa entre inicio y fin de la ruta) demuestra que la distancia absoluta de los recorridos es mucho mayor que la relativa, lo que evidencia que estos roedores tratan de ocupar y explorar el mayor espacio posible. En promedio, los individuos recorrieron 3.55 veces más en distancia absoluta que en su desplazamiento total alcanzado. Adicionalmente, un

mayor uso del espacio total también se vio reflejado en la cantidad y distancia entre recapturas, siendo este fenómeno más evidente en el Bosque de *Polylepis*.

Llevar a cabo la técnica de bobina e hilo presentó complicaciones en los ecosistemas del páramo de Frailejón y remanente de Bosque de *Polylepis*, debido a la cantidad de obstáculos vegetales presentes en el suelo y la propia resistencia de los roedores, al tratar de desprenderse del carrete. No obstante, se destaca como los recorridos de los individuos son prácticamente independientes, ya que existen muy pocas rutas que se entrecruzan entre sí. Pese a que en pajonal se esperaría que haya menos desprendimientos de hilo, por menor cantidad de obstáculos visiblemente presentes, en el presente estudio no se colectaron especímenes vivos para la realización de la técnica.

#### *Comparación Reserva Ecológica El Ángel y Área de Conservación Hídrica Antisana*

En los muestreos efectuados en la Reserva Ecológica El Ángel (REEA, presente estudio) y el Área de Conservación Hídrica Antisana (ACHA; Villarreal et al., 2022) se identificaron cuatro y tres especies respectivamente, que son parte de las familias Cricetidae (Rodentia) y Soricidae (Eulipotyphla). En la REEA, se identificó una mayor diversidad de especies que en el ACHA; pero en este último existe una mayor cantidad de especímenes registrados. En ambas localidades, se evidencia la presencia dominante de una especie, *Thomasomys paramorum* en la REEA y *Akodon mollis* en el ACHA (Tabla 3).

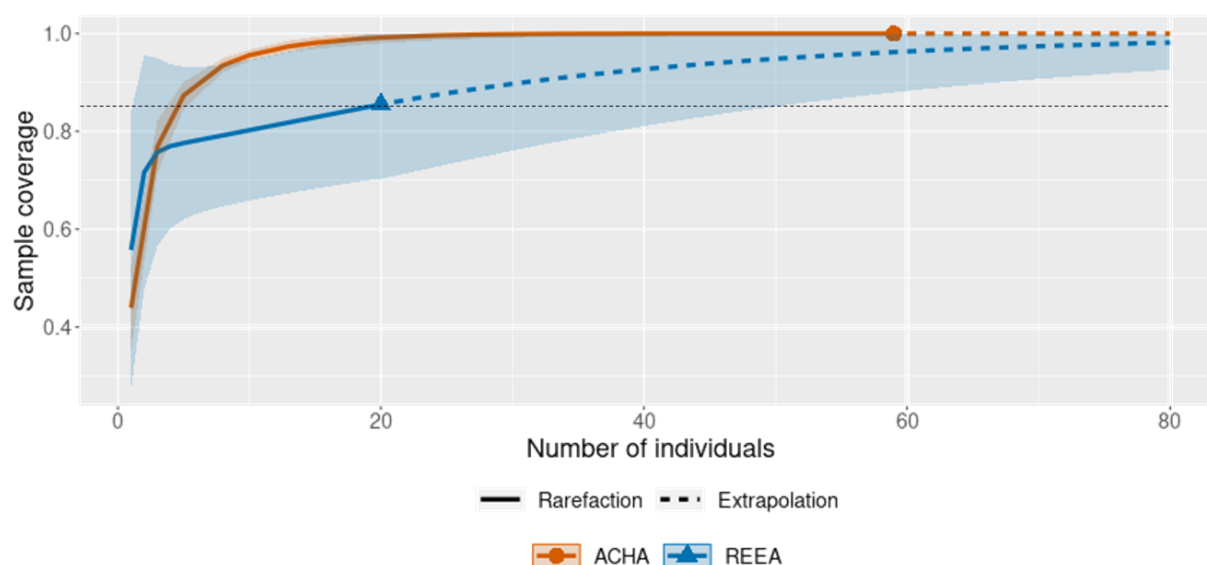
*Tabla 3. Comparación de pequeños mamíferos registrados durante los muestreos realizados en la REEA y ACHA.*

Familia	Especie	Individuos por Localidad		Total
		REEA	ACHA	
Cricetidae	<i>Thomasomys paramorum</i>	15	17	32
	<i>Thomasomys aureus</i>	1		1
	<i>Thomasomys</i> sp.	2		2
	<i>Microryzomys</i> sp.	1		1
	<i>Akodon mollis</i>		35	35
Soricidae	<i>Phyllotis haggardi</i>		7	7
	<i>Cryptotis</i> sp.	1		1
	<b>Total</b>	<b>20</b>	<b>59</b>	<b>79</b>

### Estimación de la riqueza, equidad y dominancia

Las curvas de rarefacción y extrapolación-interpolación de iNEXT, fueron estandarizadas con base a la completitud del muestreo, usando el valor de 0.855 de completitud que corresponde a todos los individuos observados de la Reserva Ecológica el Ángel (REEA). Debido a la baja riqueza reportada en la Reserva de Conservación Hídrica Antisana (ACHA), este valor de completitud de muestra se alcanzó con alrededor de tres especies recolectados, por lo que se usó este límite en las comparaciones de diversidad de los análisis siguientes (Figura 4). En el ACHA, la completitud del muestreo es completa (completitud [SC]=1), se estima que la riqueza de roedores en esta zona está cubierta y existe poca probabilidad de registrar una nueva especie.

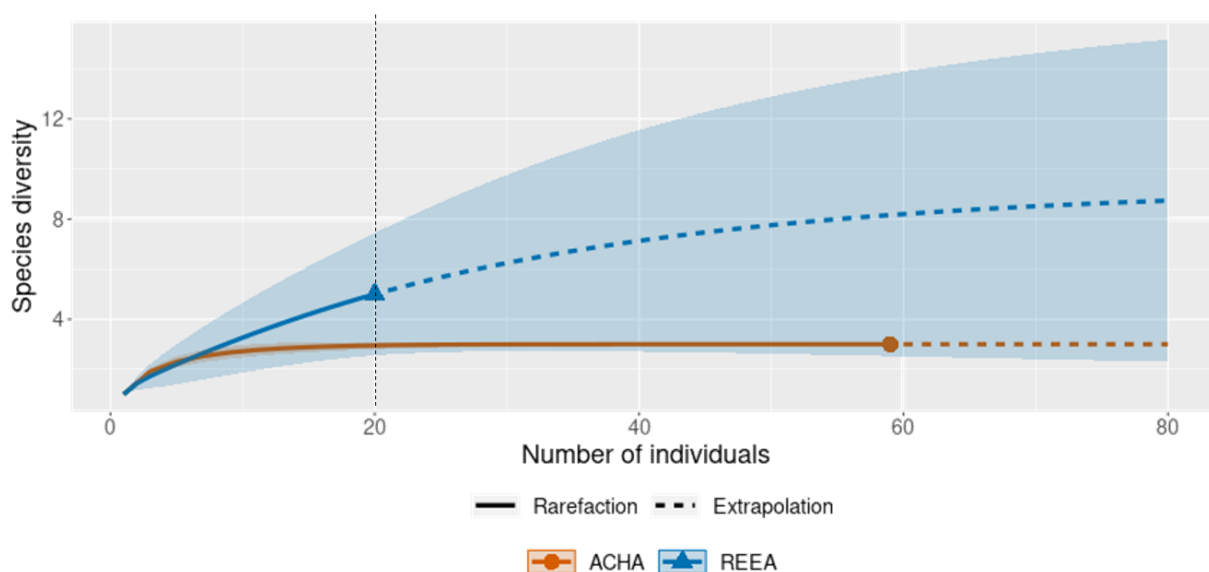
Figura 4. Rarefacción y extrapolación de los muestreos realizados. La línea punteada horizontal representa el valor de 0.855 de completitud de muestreo, alcanzado con la totalidad de individuos de la REEA y cinco individuos del ACHA.



Con relación a la riqueza, se usó el número equivalente de especies de orden 0 ( $q=0$ ), el que, indica que en la REEA se reportan cinco especies. En el ACHA, con la completitud estandarizada, se hubieran encontrado 2.3 especies (se localizaron tres especies con la muestra total). Esta diferencia en riqueza, también está reflejada en los amplios límites de confianza superior e inferior de la REEA, en comparación con el ACHA (Figura 5), indicando que el muestreo aun es incompleto y esta reserva

debería ser estudiada a mayor profundidad, para poder establecer una estimación de riqueza más precisa. La curva de extrapolación no llega a estabilizarse, prediciendo que, en un muestreo más completo (98 %) se llegarían a registrar 8.7 especies.

Figura 5. Riqueza ( $q=0$ ) entre la REEA y el ACHA. La línea punteada vertical representa el punto de estandarización de los datos con base a la completitud del muestro.



A pesar de utilizar el mismo número de trampas (180) por noche, los estudios en la ACHA tuvieron 16 días efectivos de muestreo y el establecimiento de cuatro transectos para su realización, en contraste con la esta primera fase en la REEA, que se cumplió en seis días de trabajo efectivo y la delimitación de tres transectos.

Del mismo modo, se estimó la diversidad alfa de ambas zonas, mediante los números de Hill, expresados en términos de equidad ( $q=1$ ), interpretado como diversidad ponderada por abundancia relativa, equivalente al exponencial de entropía de Shannon y en términos de dominancia ( $q=2$ ), considerando a las especies más abundantes, equivalente al inverso del índice de Simpson (Chao et al., 2014; Chao y Jost, 2015). Los resultados se presentan en la Tabla 4 y el Anexo 3.

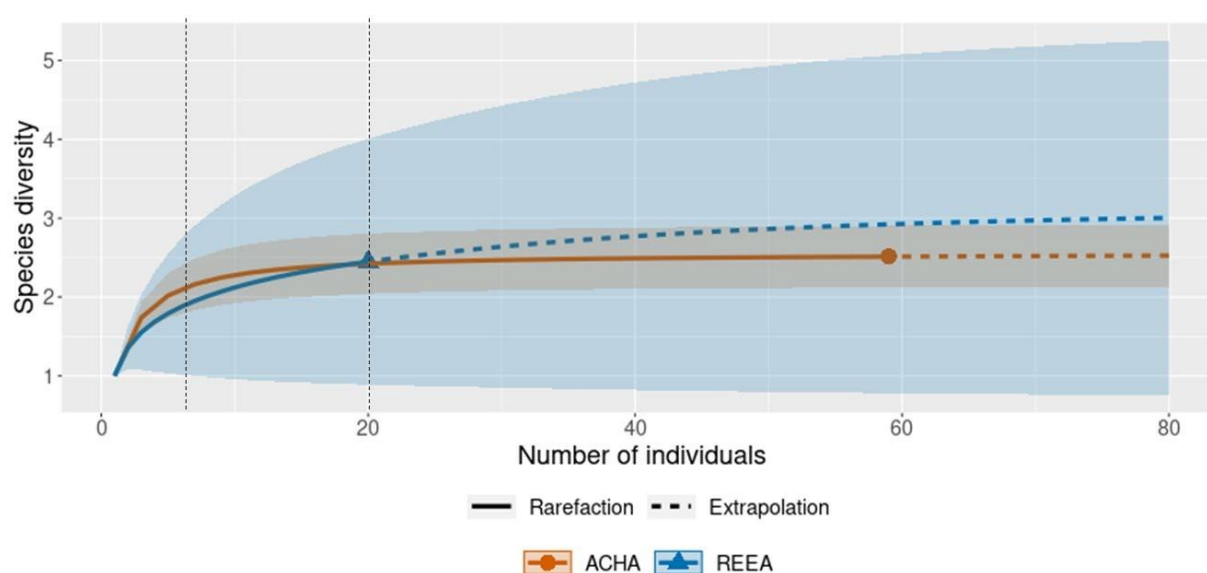
Tabla 4. Índices de diversidad y abundancia de especies en la REEA y ACHA estandarizados por la completitud de muestreo.

Localidad	qD			Abundancia	Índice de Shannon	Índice de Simpson
	q = 0	q = 1	q = 2			
REEA	5	2.45	1.72	20	0.896	0.580
ACHA	3	2.51	2.23	59	0.920	0.552

Las curvas de muestreo de interpolación y extrapolación con base en la equidad de especies y los extensos límites de confianza superior e inferior comprueban que los resultados del muestreo en la REEA son preliminares, pero ya existe un indicio de una mayor biodiversidad en la REEA que en el ACHA.

La Figura 6, indica que, en términos de equidad ( $q=1$ ), el número equivalente de especies es menor en la REEA (2.45), que alcanzaría un índice de Shannon de 0.896, en comparación con el ACHA que tiene un número equivalente de especies de 2.51 y un índice de Shannon de 0.920.

Figura 6. Equidad ( $q=1$ ) entre la REEA y el ACHA. Las líneas punteadas verticales corresponden al punto de estandarización por completitud de muestreo del ACHA (izquierda) y de la REEA (derecha).

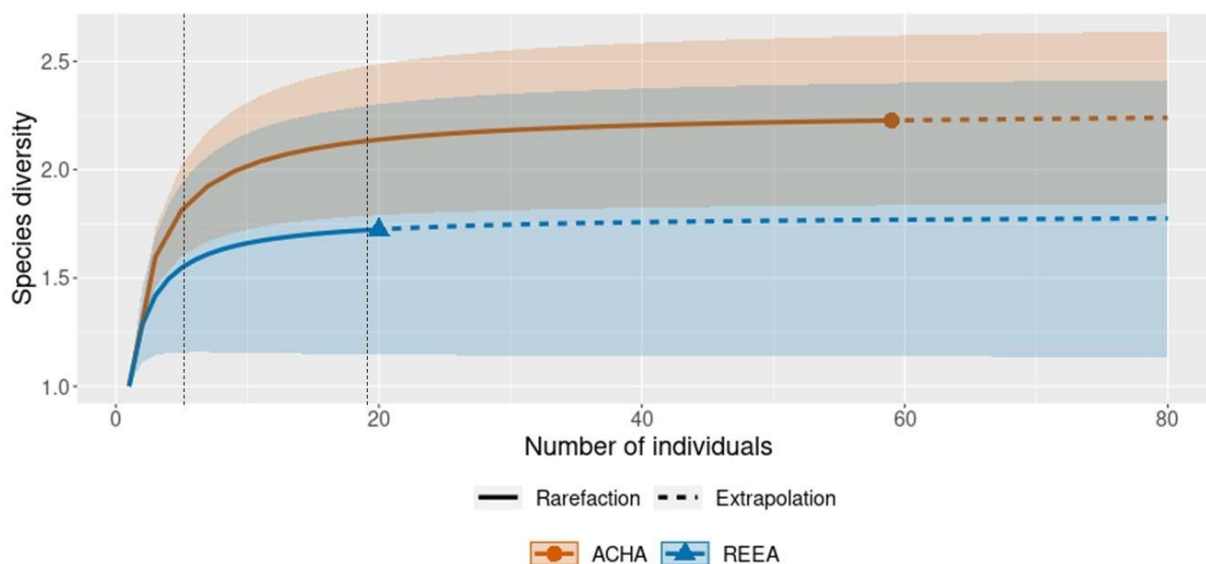


El índice de Shannon ligeramente mayor en el ACHA, indica una mejor diversidad en términos de mayor equidad en la comunidad de pequeños mamíferos.

Seguramente este valor pudiera incrementarse en la REEA con un mayor esfuerzo de muestro ya que, al igual con lo que ocurre con la curva de riqueza ( $q=0$ , Figura 5), no se llega a nivelar la asíntota como ocurrió en el ACHA.

La Figura 7 representa la diversidad en términos de dominancia ( $q=1$ ), se visualiza que el número equivalente de especies también es menor en la REEA (1.724), con un índice de Simpson de 0.580, es decir dominancia moderada, en comparación con el ACHA que presenta un valor de 2.23 y un índice de Simpson de 0.552, es decir menor dominancia que en la REEA.

*Figura 7. Dominancia ( $q=2$ ) entre la REEA y el ACHA. Las líneas punteadas verticales corresponden al punto de estandarización por completitud de muestreo del ACHA (izquierda) y de la REEA (derecha).*



Estos resultados señalan que, aunque la dominancia de especies en la REEA es moderada, es ligeramente mayor a la reportada para el ACHA, debido a la alta abundancia de *T. paramorum*, ( $n=15$ ) en comparación con las otras cuatro especies reportadas (uno o dos individuos por especie). Es posible que existan otras especies en la REEA, que no fueron registradas en la fase de campo, que alteren estos valores de dominancia. En el ACHA, pese a tener menos especies ( $S=3$ ), dos de ellas tienen números relativamente altos, el propio *T. paramorum* ( $n=17$ ) y *Akodon mollis* ( $n=35$ ). Aunque teóricamente sería posible encontrar más especies, es poco probable dado el alto esfuerzo de muestreo y la nivelación de la asíntota en las curvas de acumulación de especies.

Los índices de Simpson obtenidos para la REEA (0.58) y para el ACHA (0.552), indican que existen pocas especies dominantes en ambas zonas. La cantidad de especímenes *T. paramorum* presentes en el muestreo de la REEA, pueden ser un reflejo inicial de los pocos días empleados durante la fase de campo y no representan una distribución real de su posible abundancia.

Se calculó la diversidad beta de las comunidades andinas, para ver el grado de diferencias entre las zonas de la REEA y el ACHA (Tabla 11), arrojando un valor en el índice de Whittaker de 0.75, que señala un moderado nivel de similitud entre ambas zonas. Esto se comprueba con los resultados de los muestreos, ya que ambas localidades comparten únicamente la presencia de individuos de *T. paramorum*.

Tabla 5. Diversidad beta entre la REEA y el ACHA.

Familia	Especie	Individuos por Localidad		Diversidad beta: Whittaker
		REEA	ACHA	
Cricetidae	<i>Thomasomys paramorum</i>	15	17	0.75
	<i>Thomasomys aureus</i>	1		
	<i>Thomasomys</i> sp.	2		
	<i>Microryzomys</i> sp.	1		
	<i>Akodon mollis</i>		35	
	<i>Phyllotis haggardi</i>		7	
Soricidae	<i>Cryptotis</i> sp.	1		
<b>Total</b>		<b>20</b>	<b>59</b>	

## 7. Conclusiones y recomendaciones

La toma y análisis de muestras junto al registro fotográfico de la Reserva Ecológica El Ángel, posibilitaron la identificación de organismos vegetales propios de los ecosistemas andinos del norte del país. Los roedores registrados pertenecientes a las especies *T. paramorum* y *T. aureus* aprovechan y hacen uso de algunas de estas plantas para satisfacer sus necesidades de refugio y protección.

La técnica de bobina e hilo fue apropiada para establecer recorridos, uso de espacio y desplazamiento por parte de individuos de *T. paramorum* y *T. aureus* en ecosistemas de páramo de Frailejón y bosque de *Polylepis*. El recorrido que estos roedores realizan demuestra que los animales hacen un uso extensivo del espacio disponible y aprovechan la vegetación en sus actividades de forrajeo.

Los índices de diversidad demostraron la existencia de una mayor riqueza efectiva y potencial, así como menor diversidad de roedores en términos de equidad y mayor dominancia para la Reserva Ecológica El Ángel, en comparación con el Área de Conservación Hídrica Antisana; sin embargo, los resultados de este estudio no pueden considerarse conclusivos, debido a que no se ha alcanzado valores de completitud de muestreo satisfactorios.

Estudios ecológicos de mamíferos en los páramos resaltan la importancia de las especies vegetales existentes en su hábitat al ser una fuente importante de recursos, por lo cual es prioritario su conservación para mantener la estructura de estos ecosistemas.

Es necesario complementar el trabajo realizado en este estudio mediante la aplicación de la técnica de bobina e hilo en ecosistemas de pajonal para establecer el desplazamiento y uso de espacio de micromamíferos en este ecosistema.

Se recomienda que la fase experimental tenga una duración mínima de tres semanas para estudios ecológicos que pretendan definir el uso de espacio en los páramos andinos por parte de micromamíferos no voladores.

## 8. Referencias Bibliográficas

- Acosta-Solís, M. (1984). Los páramos andinos del Ecuador. Publicaciones científicas M.A.S. Quito.
- Albuja, L. (2007). Biología y ecología del venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*, Ustus Gray, 1874) en los páramos de Oyacachi y Antisana, Ecuador. *Politécnica* 27 (4) *Biología* 7: 34-57.
- Almeida, A. J. D., Freitas, M. M. F. y Talamoni, S. A. (2013). Use of space by the Neotropical caviomorph rodent *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Zoologia (Curitiba)*, 30, 35-42. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702013000100004>
- ArcGIS (2010). [GIS software]. Version 10.0. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute, Inc.
- Arosa, M. L., Ramos, J. A., Quintanilla, L. G. y Brown, D. (2010). First report of fern (*Culcita macrocarpa*) spore consumption by a small mammal (*Apodemus sylvaticus*). *Mammalian Biology*, 75, 115-121. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.05.009>
- Balslev, H. (2001). Vascular plants on Volcán Chiles and Páramo del Angel, Ecuador—a preliminary list. En Paul M. Ramsay (Ed.), *The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border* (pp.1-25). Pebble &Shell Publications.
- Baruch, Z. (1979). Elevation differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan páramos. *Ecology*, 60(1), 85-98. <https://doi.org/10.2307/1936471>
- Bell, C. D. (2004). Preliminary phylogeny of Valerianaceae (Dipsacales) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(1), 340-350. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.07.006>
- Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-Yáñez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E., A. Cárdenas y Velastegui, A. (2009). Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador. *EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA. Quito*, 14-150.
- Boonstra, R., y Craine, I.T. (1986). Natal nest location and small mammal tracking with a spool and line technique. *Canadian Journal of Zoology*, 64(4), 1034-1036. <https://doi.org/10.1139/z86-153>
- Brant, D. H. y Kavanau, J. L. (1965). Exploration and movement patterns of the canyon mouse *Peromyscus crinitus* in an extensive laboratory enclosure. *Ecology*, 46(4), 452-461. <https://doi.org/10.2307/1934876>

- Brewer, S. W. y Rejmánek, M. (1999). Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical Forest. *Journal of Vegetation Science*, 10(2), 165-174. <https://doi.org/10.2307/3237138>
- Briani, D. C., Vieira, E. M. y Vieira, M. V. (2001). Nests and nesting sites of Brazilian forest rodents (*Nectomys squamipes* and *Oryzomys intermedius*) as revealed by a spool-and-line device. *Acta Theriologica*, 46(3), 331-334. <http://dx.doi.org/10.1007/BF03192440>
- Brito, J. (2013). *Composición y abundancia de los pequeños mamíferos terrestres en dos tipos de hábitats (Páramo de Frailejón y bosque de Polylepis) en la Reserva Ecológica El Ángel, Carchi-Ecuador*. [Tesis de licenciatura en Ciencias Biológicas y Ambientales]. Universidad Central del Ecuador.
- Brito, J., Teska, W. R. y Ojala-Barbour, R. (2012). Descripción del nido de dos especies de *Thomasomys* (Cricetidae) en un bosque alto-andino en Ecuador. *Therya*, 3(2), 263-268. <https://doi.org/10.12933/therya-12-71>
- Brito, J., Teska, W. R. y Ojala-Barbour, R. (2015). Guía de Campo de los Pequeños Mamíferos Terrestres del Bosque de *Polylepis* y Páramo de Frailejón del Norte de Ecuador. Serie de Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales del Instituto Nacional de Biodiversidad. INB-MECN. Publicación Patrimonio Natural del Ecuador Nro. 2. Quito-Ecuador.
- Brito, J., Tinoco, N., Pinto, C. M., García, R., Koch, C., Fernandez, V., Burneo, S. y Pardiñas, U. F. (2022). Unlocking Andean sigmodontine diversity: five new species of *Chilomys* (Rodentia: Cricetidae) from the montane forests of Ecuador. *PeerJ*, 10, e13211. <https://doi.org/10.7717/peerj.13211>
- Camacho, M. A. (2014). Registro de datos, preparación y preservación de los especímenes mastozoológicos: Procedimientos tras el ingreso de especímenes a la colección. *Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Museo de zoología sección Mastozología*. <https://bit.ly/2CAGNBc>.
- Camargo-García, J. C., Dossman, M. Á., Rodríguez, J. A., Arias, L. M. y Galvis-Quintero, J. H. (2012). Cambios en las propiedades del suelo, posteriores a un incendio en el Parque Nacional Natural de Los Nevados, Colombia. *Acta Agronómica*, 61(2), 151-165. <https://n9.cl/8t2yv>
- Cárdenas, S., Niveló-Villavicencio, C., Cárdenas, J. D. y Tinoco, B. A. (2017). First record of flower visitation by a rodent in Neotropical Proteaceae, *Oreocallis grandiflora*. *Journal of Tropical Ecology*, 33(2), 174-177. <https://doi.org/10.1017/S0266467417000025>
- Carleton, M. D., y Musser, G. G. (1989). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microrozomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 191, 1-83. <http://hdl.handle.net/2246/953>
- Chao, A. y Jost, L. (2015). Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(8), 873-882. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12349>

- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao, A., Ma, K. H. y Hsieh, T. C. (2016) iNEXT Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/inextonline/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inextonline/).
- Chimbolema, S., Suárez, D., Peñafiel, M., Acurio, C. y Paredes, T. (2013). Guía de plantas de la Reserva Ecológica El Ángel. Quito: CGRR, MAE, MECN.
- Cierjacks, A., Salgado, S., Wesche, K. y Hensen, I. (2008). Post-fire population dynamics of two tree species in high-altitude Polylepis forests of central Ecuador. *Biotropica*, 40(2), 176-182. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00361.x>
- Cuesta F., Salgado, S., Báez, S., Josse, C. y Medina-Torres B. (2013). Páginas 137-139 en: Ministerio del Ambiente del Ecuador 2013. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito.
- Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L., De Bièvre, B. y Posner, J. (2014). Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos. CONDESAN. Quito, Ecuador.
- Daniel, M. J. (1976). Feeding by the short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*) on fruit and possibly nectar. *New Zealand Journal of Zoology*, 3(4), 391-398. <https://doi.org/10.1080/03014223.1976.9517927>
- De la Cruz, R., Mena Vásconez, P., Morales, M. Ortiz, P., Ramón, G., Rivadeneira, S., Suárez, E. Terán, J. F. y Velázquez C. (2009). Normativa e interlegalidad de los páramos en el Ecuador: experiencia de. *Gente y Ambiente de Páramo: Realidades y Perspectivas en el Ecuador*, 105.
- Díaz, A., Pefaur, J. E., y Durant, P. (1997). Ecology of South American páramos with emphasis on the fauna of the Venezuelan páramos. *Ecosystems of the world*, 263-310.
- Erazo, S., Camacho, M. A., Zapata Ríos, G., Salas, J. A., Rosero, P., Cisneros-Vidal, R. R. y Martín-Solano, S. (2022). *Lineamientos éticos y procedimientos para el estudio y manejo de mamíferos silvestres en el Ecuador*. Versión 1. Quito: Asociación Ecuatoriana de Mastozoología y Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica del Ecuador.
- ESRI 2011. *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Foster, R., Betz, H., Theim, T. y Metz, M. (2001). Carchi - Plantas Llamativas de la Reserva de El Ángel. *The Field Museum of Natural History*. 70,1-2. Disponible en <<https://bit.ly/41GoMZu>> Consulta: 18 de enero 2023.

- García, J., Suárez, E., y Zapata-Ríos, G. (2016). An assessment of the populations of *Sylvilagus brasiliensis andinus* in Páramos with different vegetation structures in the northeastern Andes of Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 2(1), 72-80. <https://doi.org/10.1080/23766808.2016.1179846>
- Gardner, A. L., Patton, J. L., Pardiñas, U. F. y D'Ela, G. (Eds.). (2015). *Mammals of South America, volume 2: rodents* (Vol. 2). University of Chicago Press, Chicago.
- Garibaldi, A. y Turner, N. (2004). Cultural keystone species: implications for ecological conservation and restoration. *Ecology and Society*, 9(3). <http://www.jstor.org/stable/26267680>
- Google LLC (2022) Google Earth Pro. (Version 7.3.6) [software]. Recuperado de: <https://earth.google.com/web/>.
- Gregory, S. D. y Macdonald, D. W. (2009). Prickly coexistence or blunt competition? *Opuntia refugia* in an invaded rodent community. *Oecologia*, 159, 225-236. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1196-6>
- Hammer, Ø. (2018). *PAST: PAleontological STatistics. Version 3.21. Reference manual*. Natural History Museum, University of Oslo.
- Holt, M. (2016). Surface leaf structures of the giant rosette plant, *Espeletia pycnophylla* subsp. *Angelensis*. En Paul M. Ramsay (Ed.), *The Ecology of Volcán Chiles High-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border* (pp. 75-81). Pebble & Shell Publications.
- Horn, S. P. y Kappelle, M. (2009). Fire in the páramo ecosystems of Central and South America. En M. A. Cochrane (Ed.), *Tropical Fire Ecology* (pp. 505-539). Springer. [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8\\_18](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8_18)
- Jorgensen, E. E. y Demarais, S. (1999). Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 421-429. <https://doi.org/10.2307/1383290>
- Jost, L. y González-Oreja, J. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica lilloana*, 3-14. <https://n9.cl/mwde8>
- Kaneko, T. (2015). Simple gamete preservation and artificial reproduction of mammals using micro-insemination techniques. *Reproductive Medicine and Biology*, 14, 99-105. <https://doi.org/10.1007/s12522-014-0202-4>
- Kattan, G., Hernández, O. L., Goldstein, I., Rojas, V., Murillo, O., Gómez, C., y Cuesta, F. (2004). Range fragmentation in the spectacled bear *Tremarctos ornatus* in the northern Andes. *Oryx*, 38(2), 155-163. <https://doi.org/10.1017/S0030605304000298>
- Kessler, M. (1995). The genus *Polylepis* (Rosaceae) in Bolivia. *Candollea*, 50(1), 131-171.

- Konrath, E.L., Ortega, M.G., de Loreto Bordignon, S., Apel, M.A., Henriques, A.T. y Cabrera, J.L. (2013). Alkaloid profiling and anticholinesterase activity of South American Lycopodiaceae species. *Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry*, 28(1), 218-222. <https://doi.org/10.3109/14756366.2011.633908>
- Lacher Jr, T. E., Davidson, A. D., Fleming, T. H., Gómez-Ruiz, E. P., McCracken, G. F., Owen-Smith, N., Peres, C.A. y Vander Wall, S. B. (2019). The functional roles of mammals in ecosystems. *Journal of Mammalogy*, 100(3), 942-964.
- Laegaard, S. (1992) Influence of fire in the Grass páramo vegetation of Ecuador. En Balslev, H. y Luteyn, J.L. (Eds) *Páramo: An Andean Ecosystem under Human Influence* (pp. 151-170). Academic Press.
- Lemen, C.A., y Freeman, P.W. (1985). Tracking mammals with fluorescent pigments: a new technique. *Journal of Mammalogy*, 66(1), 134-136. <https://doi.org/10.2307/1380966>
- León-Yáñez, S. (2011). La Flora de los Paramos ecuatorianos. En: P. Mena Vásconez, J. Campaña, A. Castillo, S. Flores, R. Hofstede, C. Josse, S. Lasso, G. Medina, N. Ochoa y D. Ortiz (Eds.). *Páramo. Paisaje estudiado, habitado, manejado e institucionalizado*. EcoCiencia/Abya-Yala/ECOBONA. Quito.
- Loretto, D. y Vieira, M. V. (2005). The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy*, 86(2), 287-293. <https://doi.org/10.1644/BEH-117.1>
- Luteyn, J. L., Churchill, S. P., Griffin, D., Gradstein, S. R., Sipman, H. J., Mauricio R. y Gavilanes A. (1999). *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature* (Vol. 278). New York: New York Botanical Garden Press.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., y Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 192. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Maestri, R., y Patterson, B. D. (2016). Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PloS One*, 11(3), e0151895. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151895>
- Mammal Diversity Database. (2023). Mammal Diversity Database (Version 1.11) [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7830771> DOI
- Mangan, S. A. y Adler, G. H. (2000). Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by terrestrial and arboreal small mammals in a Panamanian cloud forest. *Journal of Mammalogy*, 81(2), 563-570. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0563:COAMFB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0563:COAMFB>2.0.CO;2)
- Mena-Vásconez, P. Medina, G. y Hofstede, R. (2001). *Los Páramos del Ecuador. Particularidades, Problemas y Perspectivas*. Abya Yala/Proyecto Páramo. Quito.

- Mena-Vásquez, P. y Hofstede, R. (2006). Los páramos ecuatorianos. *Botánica Económica de los Andes Centrales*, 19, 91-109.
- Mendel, S. M. y Vieira, M. V. (2003). Movement distances and density estimation of small mammals using the spool-and-line technique. *Acta Theriologica*, 48, 289-300. <https://doi.org/10.1007/BF03194169>
- Miles, M. A. (1976). A simple method of tracking mammals and locating triatomine vectors of *Trypanosoma cruzi* in Amazonian forest. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 25(5), 671-674. <http://dx.doi.org/10.4269/ajtmh.1976.25.671>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2015). Plan de Manejo de la Reserva Ecológica El Ángel. Quito, Ecuador.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2017). Tercera Comunicación Nacional del Ecuador sobre Cambio Climático. Quito, Ecuador.
- Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica (2022) *Mapa Interactivo: Guía Interactiva*. <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Monasterio, M. (1980). Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. *Estudios ecológicos de los páramos andinos*, 93-158.
- Moreno Cárdenas, P. A. y Albuja, L. (2014). Una nueva especie de Musaraña del género *Cryptotis* Pomel 1848 (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae) de Ecuador y estatus taxonómico de *Cryptotis equatoris* Thomas (1912). *Papéis Avulsos de Zoología*, 54, 403-418. <http://dx.doi.org/10.1590/0031-1049.2014.54.28>
- Moreno, C.E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Musser, G.G. y Carleton, M.D. (2005) Superfamily Muroidea. In: Wilson, D.E. and Reeder, D.M., Eds., *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858. <http://dx.doi.org/10.1038/35002501>
- Noss, A. J. (2013). Seguimiento del corechi (*Tolypeutes matacus*) por medio de carreteles de hilo en el Chaco boliviano. *Edentata*, 14(1), 15-22. <https://doi.org/10.5537/020.014.0103>
- Ojala-Barbour, R., Brito, J. y Teska, W. R. (2019). A comparison of small mammal communities in two High-Andean *Polylepis* woodlands in Ecuador. *ACI*

*Avances en Ciencias e Ingenierías*, 11(2), 208-221.  
<https://doi.org/10.18272/aci.v11i2.516>

- Olivera, M.M. y Cleef, A.M. (2009). A phytosociological study of the páramo along two altitudinal transects in El Carchi province, northern Ecuador. *Phytocoenología*, 39(1), 79-107. DOI: 10.1127/0340-269X/2009/0039-0079
- Oxbrough, A. G. y Ramsay, P. M. (2001). Páramo spiders of Volcán Chiles, Ecuador. En Paul M. Ramsay (Ed.), *The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border* (pp.159-168). Pebble & Shell Publications.
- Palmeirim, A. F., Benchimol, M., Vieira, M. V. y Peres, C. A. (2018). Small mammal responses to Amazonian Forest islands are modulated by their forest dependence. *Oecologia*, 187(1), 191-204. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-018-4114-6>
- Patterson, B. D. (2000). Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions*, 6(3), 145-151. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00080.x>
- Pontificia Universidad Católica del Ecuador. (2021). Base de datos del Herbario QCA. Versión 2021.0. Disponible en <<https://bioweb.bio/portal/>> Consulta: 31 de enero 2021.
- Prevedello, J. A., Rodrigues, R. G., y de Monteiro-Filho, E. L. A. (2010). Habitat selection by two species of small mammals in the Atlantic Forest, Brazil: comparing results from live trapping and spool-and-line tracking. *Mammalian Biology*, 75, 106-114. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2009.11.002>
- Ramsay, P. M. (2001). The zonal páramo vegetation of Volcán Chiles. En Paul M. Ramsay (Ed.), *The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border* (pp.27-36). Pebble & Shell Publications.
- Ramsay, P. M. (2014). Giant rosette plant morphology as an indicator of recent fire history in Andean páramo grasslands. *Ecological Indicators*, 45, 37-44. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.003>
- Ramsay, P.M. y Oxley, E.R.B. (1996). Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetation*, 124, 129-144. <https://doi.org/10.1007/BF00045489>
- Ramsay, P.M. y Mitchell, P. (2001). The causes of leaning in *Espeletia pycnophylla* subsp. *angelensis*. En Paul M. Ramsay (Ed.), *The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border* (pp.119-124). Pebble & Shell Publications.
- Rivadeneira, G., Ramsay, P. M. y Montúfar, R. (2020). Fire regimes and pollinator behaviour explain the genetic structure of *Puya hamata* (Bromeliaceae) rosette plants. *Alpine Botany*, 130, 13-23. <https://doi.org/10.1007/s00035-020-00234-7>

- Rivas-Rodríguez, B. A. y Linares, O. J. (2006). Cambios en la forma de la pata posterior entre roedores sigmodontinos según su locomoción y hábitat. *Mastozoología Neotropical*, 13(2), 205-215. <http://www.scielo.org.ar/pdf/mznt/v13n2/v13n2a04.pdf>
- Rivas-Rodríguez, B. A., D'Elía, G. y Linares, O. (2010). Diferenciación morfológica en sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) de las Guayanas Venezolanas con relación a su locomoción y hábitat. *Mastozoología Neotropical*, 17(1), 97-109. <https://acortar.link/UP9Ei3>
- Rivas-Romero, J. A. y Soto-Shoender, J. R. (2015). Filling in the gaps: evaluating the use of camera traps in the canopy to examine frugivore visits to *Oreopanax echinops* in the highlands of Guatemala. *The Southwestern Naturalist*, 60(4), 366-370. <https://doi.org/10.1894/0038-4909-60.4.366>
- Rodríguez-Beltrán, W. y Vargas-Ríos, O. (2002). Estrategias de regeneración postquema en áreas de vegetación altoandina tipo matorral. *Perez-Arbelaezia*, (13), 9-32.
- Romoleroux, K., E. Bastidas-León y Espinel-Ortiz, D. (2018). *Guía de moras del Ecuador*. Quito: Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Romoleroux, K., Tandalla, D.C., Erler, R. y Navarrete, H. (2016). *Plantas vasculares de los bosques de Polylepis en los páramos de Oyacachi*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Rowe, D. L., Dunn, K. A., Adkins, R. M. y Honeycutt, R. L. (2010). Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-Atlantic rafting by rodents. *Journal of Biogeography*, 37(2), 305-324. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02190.x>
- Ruelas, D., y Pacheco, V. (2021). A new species of *Thomasomys* Coues, 1884 (Rodentia: Sigmodontinae) from the montane forests of northern Peru with comments on the "aureus" group. *Revista Peruana de Biología*, 28(3), e19912-e19912. <https://doi.org/10.15381/rpb.v28i3.19912>
- Rypstra, A. L., Carter, P. E., Balfour, R. A. y Marshall, S. D. (1999). Architectural features of agricultural habitats and their impact on the spider inhabitants. *Journal of Arachnology*, 371-377.
- Sahley, C. T., Cervantes, K., Pacheco, V., Salas, E., Paredes, D. y Alonso, A. (2015). Diet of a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of Mammalogy*, 96(5), 1071-1080. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv112>
- Sangurima, A. C. y Cuasquer Enríquez, F. B. (2019). *Análisis multitemporal de la cobertura vegetal y uso del suelo en la reserva ecológica El Ángel, periodo 1990-2017, Carchi-Ecuador*. [Tesis de licenciatura en Recursos Naturales Renovables]. Universidad Técnica del Norte.

- Schenk, J. J., Rowe, K. C. y Stepan, S. J. (2013). Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents. *Systematic Biology*, 62(6), 837-864. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt050>
- Seamon, J. O. y Adler, G. H. (1999). Short-term use of space by a Neotropical Forest rodent, *Proechimys semispinosus*. *Journal of Mammalogy*, 80(3), 899-904. <https://doi.org/10.2307/1383258>
- Sikes, R. S. y Gannon, W. L. (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 235-253. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.08.014>
- Sklenář, P. y Balslev, H. (2007). Geographic flora elements in the Ecuadorian superpáramo. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1), 50-61. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.03.002>
- Sklenář, P., Hedberg, I. y Cleef, A. M. (2014). Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography*, 41(2), 287-297. <https://doi.org/10.1111/jbi.12212>
- Sklenář, P., Luteyn, J. J., Ulloa Ulloa C., Jorgensen, P. M. y Dillon, O. (2005). *Flora genérica de los Páramos: Guía Ilustrada de las Plantas Vasculares*. The New York Botanical Garden Press.
- Smith, A. P. (1979). Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), and Andean caulescent rosette species. *Biotropica*, 43-47. <http://dx.doi.org/10.2307/2388171>
- Smith, J. M. B. y Cleef, A. M. (1988). Composition and origins of the world's tropical pine floras. *Journal of Biogeography*, 631-645. <https://doi.org/10.2307/2845441>
- Sparacino, J., Renison, D., Devegili, A.M. y Suarez, R. (2020). Wind protection rather than soil water availability contributes to the restriction of high-mountain forest to ravines. *New Forests*, 51, 101-117. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09722-z>
- Suárez, E. y Medina, G. (2001). Vegetation structure and soil properties in Ecuadorian paramo grasslands with different histories of burning and grazing. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 158-164. <https://doi.org/10.2307/1552216>
- Tapia, A., Flores, W. y León, M. (2021). Carchi - Plantas Comunes en un Mosaico de Páramo. *The Field Museum of Natural History*. 1396, 1-7. Disponible en <<https://bit.ly/3ACGHVr>> Consulta: 18 de enero 2023.
- Terán-Valdez, A., Pinto, E., Cuesta, F., Ortiz, E., Salazar, E., y Suárez, C. 2019. Conservación y uso sostenible de los páramos de Tungurahua. Conocer para manejar. Proyecto EcoAndes, CONDESAN, Quito, Ecuador.
- Terneus, E. (2002). Comunidades de plantas acuáticas en lagunas de los páramos del norte y sur del Ecuador. *Caldasia*, 24(2), 379-391.

- Tirira, D. (2017). *Mamíferos del Ecuador: guía de campo*. Quito, Ecuador: Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito. 576 pp.
- Tirira, D. G., Brito J., Burneo S. F., Carrera-Estupiñán, J. P., y Comisión de Diversidad de la AEM. (2022). *Mamíferos del Ecuador: lista oficial actualizada de especies / Mammals of Ecuador: official updated species checklist*. Versión 2022.1. Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. <http://aem.mamiferosdeecuador.com> [actualización: 2022-06-03].
- Tirira, D. G., Urgilés-Verdugo, C. A., Tapia, A., Cajas-Bermeo, C. A., Izurieta V, X. y Zapata-Ríos, G. (2019). Tropical Ungulates of Ecuador: An Update of the State of Knowledge. In *Ecology and Conservation of Tropical Ungulates in Latin America* (pp. 217-271). Cham: Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-28868-6\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-030-28868-6_11)
- Torres-Carvajal, O. (2007). A taxonomic revision of South American *Stenocercus* (Squamata: iguana) lizards. *Herpetological Monographs*, 21(1), 76-178. <https://doi.org/10.1655/06-001.1>
- van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 3-26. <https://doi.org/10.2307/3038066>
- van der Hammen, T. y Cleef, A.M. (1986). Development of the high Andean páramo flora and vegetation. En F. Vuilleumier, y M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*, (pp.153–201).Oxford University Press.
- Vargas, R.R. (2005). Heterogeneidad de recapturas de *Akodon subfuscus subfuscus* y *Oxymycterus paramensis paramensis* (Rodentia: Muridae) en fragmentos de bosques altoandinos de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 40(1), 25-34.
- Vieira, E. M., Iob, G., Briani, D. C. y Palma, A. R. T. (2005). Microhabitat selection and daily movements of two rodents (*Necromys lasiurus* and *Oryzomys scottii*) in Brazilian Cerrado, as revealed by a spool-and-line device. *Mammalian Biology*, 70(6), 359-365. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2005.08.002>
- Villarreal, A., Zambrano-Cevallos, R., Brito, J. y Burneo, S. F. (2022). Movement and habitat use of three high Andean rodent species (Cricetidae: Sigmodontinae) in Andean páramos of Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 8(1), 343-358. <https://doi.org/10.1080/23766808.2022.2132023>
- von Hagen, K.B. y Kadereit, J. W. (2001). The phylogeny of *Gentianella* (Gentianaceae) and its colonization of the southern hemisphere as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Organisms Diversity & Evolution*, 1(1), 61-79. <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00005>
- von Hagen, K.B. y Kadereit, J. W. (2003). The diversification of *Halenia* (Gentianaceae): ecological opportunity versus key innovation. *Evolution*, 57(11), 2507-2518. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb01495.x>

- Voss, R.S. (2003). A new species of *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) from eastern Ecuador, with remarks on mammalian diversity and biogeography in the Cordillera Oriental. *American Museum Novitates*, 2003(3421), 1-47. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2003\)421<0001:ANSOTR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2003)421<0001:ANSOTR>2.0.CO;2)
- Weksler, M. (2006). Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2006(296), 1-149. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2006\)296\[0001:PROORM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2006)296[0001:PROORM]2.0.CO;2)
- Wilson, D. E. y Reeder, D. M. (Eds.). (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (Vol. 1). JHU press.
- Woods, S. y Ramsay, P.M. (2001). Variability in nectar supply: implications for high-altitude hummingbirds. En Paul M. Ramsay (Ed.), *The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border* (pp.209-217). Pebble & Shell Publications.
- Wright, S. J., Gompper, M. E. y DeLeon, B. (1994). Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos*, 279-294. <https://doi.org/10.2307/3546277>
- Yáñez, P. (2016). Las áreas naturales protegidas del Ecuador: características y problemática general. *Qualitas*, 11, 41-55.
- Yensen, E. y Tarifa, T. (2002). Mammals of Bolivian *Polylepis* woodlands: Guild structure and diversity patterns in the world's highest woodlands. *Ecotropica*, 8, 145-162.
- Young, W. L. I., Dickman, C. R., Addison, J. y Pavey, C. R. (2017). Spatial ecology and shelter resources of a threatened desert rodent (*Pseudomys australis*) in refuge habitat. *Journal of Mammalogy*, 98(6), 1604-1614. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx129>
- Zambrano-Cevallos, R., Villarreal, A., Yáñez, S. L. y Øllgaard, B. (2020). Unusual feeding record for a Neotropical rodent: a common Andean lycophyte. *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos*, 2. <https://doi.org/10.31687/saremNMS.20.0.40>
- Zomer, M. A. y Ramsay, P. M. (2018). *Espeletia* giant rosette plants are reliable biological indicators of time since fire in Andean grasslands. *Plant Ecology*, 219, 79-88. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0779->

## 9. Anexos

Anexo 1. Registro de muestreo de plantas en los tres ecosistemas con su respectiva forma de crecimiento (P – Páramo, B – Bosque).

Transecto	Estación	Familia	Especie	Forma de crecimiento
P. Frailejón	A4	Polygalaceae	<i>Monnina crassifolia</i> (Bonpl.) Kunth	Arbusto erecto
P. Frailejón	A8	Melastomataceae	<i>Brachyotum lindenii</i> Cogn.	Arbusto erecto
P. Frailejón	A13	Hypericaceae	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	Arbusto erecto
P. Frailejón	A5	Blechnaceae	<i>Blechnum loxense</i> (Kunth) Hook. Ex Salomon	Helecho arborescente
P. Frailejón	A14	Asteraceae	<i>Gynoxys buxifolia</i> (Kunth) Cass.	Arbusto erecto
P. Frailejón	A8	Lycopodiaceae	<i>Lycopodium clavatum</i> L.	Helecho herbáceo
P. Frailejón	A17	Asteraceae	<i>Baccharis</i> cf. <i>odorata</i> Kunth	Arbusto
P. Frailejón	A18	Caprifoliaceae	<i>Valeriana microphylla</i> Kunth	Arbusto erecto
P. Frailejón	A13	Asteraceae	<i>Espeletia pycnophylla</i> subsp. <i>angelensis</i> Cuatrec.	Roseta caulescente
P. Frailejón	A13	Poaceae	<i>Calamagrostis</i> cf. <i>Intermedia</i> (J. Presl) Steud.	Gramínea en penacho Hierbas postradas,
P. Frailejón	A12	Geraniaceae	<i>Geranium sibbaldioides</i> Benth.	rastreras y/o trepadoras
P. Frailejón	A11	Bromeliaceae	<i>Puya clava-herculis</i> Mez & Sodiro	Roseta basal
P. Frailejón	A19	Asteraceae	<i>Culcitium canescens</i> Bonpl.	Hierba erecta
B. <i>Polylepis</i>	B15	Rosaceae	<i>Polylepis incana</i> Kunth	Arbusto Hierbas postradas,
B. <i>Polylepis</i>	B1	Rubiaceae	<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb.	rastreras y/o trepadoras
B. <i>Polylepis</i>	B18	Dryopteridaceae	<i>Dryopteris wallichiana</i> (Spreng.) Hyl.	Helecho terrestre
B. <i>Polylepis</i>	B18	Polypodiaceae	<i>Polypodium</i> af. <i>dulce</i> Poir.	Helecho herbáceo
B. <i>Polylepis</i>	B7	Blechnaceae	<i>Blechnum loxense</i> (Kunth) Hook. ex Salomon	Helecho terrestre
B. <i>Polylepis</i>	B9	Piperaceae	<i>Peperomia rotundata</i> Kunth	Hierba epifita
B. <i>Polylepis</i>	B3	Rosaceae	<i>Rubus coriaceus</i> Poir.	Hierba ascendente
B. <i>Polylepis</i>	B20	Solanaceae	<i>Solanum stenophyllum</i> Dunal	Arbusto
B. <i>Polylepis</i>	B10	Asteraceae	<i>Gynoxys baccharoides</i> (Kunth) Cass.	Arbusto erecto
B. <i>Polylepis</i>	B20	Boraginaceae	<i>Cynoglossum amabile</i> Stapf & J.R. Drumm.	Hierba erecta
B. <i>Polylepis</i>	B6	Rosaceae	<i>Lachemilla orbiculata</i> (Ruiz & Pav.) Rydb.	Hierbas postradas,

Transecto	Estación	Familia	Especie	Forma de crecimiento
				rastreras y/o trepadoras
B. <i>Polylepis</i>	B11	Araliaceae	<i>Oreopanax seemannianum</i> Marchal	Arbusto
Pajonal	C1	Hypericaceae	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	Arbusto erecto
Pajonal	C1	Asteraceae	<i>Gynoxys buxifolia</i> (Kunth) Cass.	Arbusto erecto
Pajonal	C1	Melastomataceae	<i>Brachyotum ledifolium</i> (Desr.) Triana	Arbusto erecto
Pajonal	C13	Ranunculaceae	<i>Ranunculus peruvianus</i> Pers.	Hierba erecta
Pajonal	C15	Apiaceae	<i>Eryngium humile</i> Cav.	Rosetas acaules
Pajonal	C15	Ranunculaceae	<i>Ranunculus praemorsus</i> Kunth ex DC.	Hierbas postradas, rastreras y/o trepadoras
Pajonal	C14	Asteraceae	<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth	Rosetas acaules
Pajonal	C14	Lamiaceae	<i>Stachys eriantha</i> Benth.	Hierba erecta
Pajonal	C15	Caryophyllaceae	<i>Cerastium danguyi</i> J.F. Macbr.	Hierba rastrera.
Pajonal	C18	Poaceae	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Gramínea en penacho
Pajonal	C19	Scrophulariaceae	<i>Castilleja fissifolia</i> L.f.	Hierba erecta
Pajonal	C18	Ranunculaceae	<i>Ranunculus</i> cf. <i>peruvianus</i> Pers.	Hierba erecta
Pajonal	C19	Gentianaceae	<i>Halenia weddelliana</i> Gilg	Hierba erecta
Pajonal	C17	Fabaceae	<i>Lupinus pubescens</i> Benth.	Hierba erecta
Pajonal	C19	Gentianaceae	<i>Gentianella cerastioides</i> (Kunth) Fabris	Hierbas postradas, rastreras y/o trepadoras

Anexo 2. Ubicación, morfometría, e identificación taxonómica de los individuos registrados (\* individuos recapturados luego de la técnica de bobina e hilo; \*\*especímenes testigo en la Colección de Mastozoología del Museo de Zoología de la PUCE)

Individuo	Estación	Medidas (mm)					Peso (gr.)	Sexo	Especie
		Cabeza -cuerpo (C-C)	Largo Cola (LC)	Largo Pata (LP)	Largo Oreja (LO)	Cabeza (C)			
GCR001*	B1	74	121	22	13	30	21	♀	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR002*	B4	73	126	23	13	30	25	♂	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR003*	B8	72	124	22	15	30	25	♀	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR004*	B9	77	126	22	13	31	22	♂	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR005*	B16	75	110	23	12	30	21	♂	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR006*	A4	84	122	25	13	30	25	♀	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR007*	B9	85	124	23	15	31	27	♂	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR008	B13	76	125	23	14	29	25	♀	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR009	A13	78	127	21	14	31	25	♀	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR010	A2	80	123	24	16	30	26	♂	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR011	B16	61	120	21.22	15	30	22.5	♀	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR012	B18	73	117	23	14	31	25	♀	<i>Thomasomys sp.</i>
GCR013	B18	76	111	22	15	29	25.5	♂	<i>Thomasomys paramorum</i>
GCR014	B11	103	203	34	21	43	90-100	♀	<i>Thomasomys aureus</i>
GCR015**	B1	71	120	23	14	30	22.5	♀	<i>Thomasomys paramorum</i>

NTL104**	C	65	106	23	13	-	9.5	♂	<i>Microryzomys</i> sp.
NTL105**		100	120	23	16	-	15	♂	<i>Thomasomys</i> sp
NTL106**		100	120	20.5	15	-	-	♂	<i>Thomasomys paramorum</i>
NTL107**		90	118	22	12	-	-	Ind.	<i>Thomasomys paramorum</i>
NTL109		-	-	-	-	-	-	Ind.	<i>Cryptotis</i> sp.

Anexo 3. Resultados de rarefacción y extrapolación de *iNext*.

Localidades: REEA – Reserva Ecológica El Ángel, ACHA – Área de Conservación Hídrica Antisana. SC – Completitud de muestreo. Órdenes de magnitud: qD (q=0) – Orden 0, riqueza; qD (q=1) – Orden 1, equidad; qD (q=2) – Orden dominancia, riqueza.

	Localidad	SC	m	Método	qD (q=0)	qD (q=1)	qD (q=2)	Shannon	Simpson
1	REEA	0.558	1	Rarefacción	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
2	REEA	0.717	2	Rarefacción	1.442	1.359	1.284	0.306	0.779
3	REEA	0.758	3	Rarefacción	1.725	1.553	1.418	0.440	0.705
4	REEA	0.770	4	Rarefacción	1.967	1.687	1.496	0.523	0.668
5	REEA	0.776	5	Rarefacción	2.197	1.791	1.547	0.583	0.646
6	REEA	0.782	6	Rarefacción	2.421	1.877	1.583	0.630	0.632
7	REEA	0.787	7	Rarefacción	2.639	1.950	1.610	0.668	0.621
8	REEA	0.792	8	Rarefacción	2.853	2.014	1.631	0.700	0.613
9	REEA	0.797	9	Rarefacción	3.061	2.070	1.647	0.728	0.607
10	REEA	0.803	10	Rarefacción	3.263	2.121	1.661	0.752	0.602
11	REEA	0.808	11	Rarefacción	3.461	2.167	1.672	0.773	0.598
12	REEA	0.813	12	Rarefacción	3.653	2.209	1.681	0.792	0.595
13	REEA	0.818	13	Rarefacción	3.839	2.247	1.689	0.810	0.592
14	REEA	0.824	14	Rarefacción	4.021	2.283	1.696	0.825	0.589
15	REEA	0.829	15	Rarefacción	4.197	2.315	1.703	0.840	0.587
16	REEA	0.834	16	Rarefacción	4.368	2.346	1.708	0.853	0.586
17	REEA	0.839	17	Rarefacción	4.534	2.374	1.713	0.865	0.584
18	REEA	0.845	18	Rarefacción	4.695	2.400	1.717	0.876	0.582
19	REEA	0.850	19	Rarefacción	4.803	2.418	1.720	0.883	0.582
20	REEA	<b>0.855</b>	<b>20</b>	<b>Observado</b>	<b>5.000</b>	<b>2.448</b>	<b>1.724</b>	<b>0.895</b>	<b>0.580</b>
21	REEA	0.860	21	Extrapolación	5.145	2.471	1.727	0.904	0.579
22	REEA	0.869	23	Extrapolación	5.420	2.513	1.733	0.921	0.577
23	REEA	0.878	25	Extrapolación	5.677	2.552	1.737	0.937	0.576
24	REEA	0.886	27	Extrapolación	5.917	2.589	1.741	0.951	0.574
25	REEA	0.894	29	Extrapolación	6.141	2.623	1.745	0.964	0.573
26	REEA	0.901	31	Extrapolación	6.350	2.655	1.748	0.976	0.572
27	REEA	0.907	33	Extrapolación	6.545	2.684	1.750	0.987	0.571
28	REEA	0.914	35	Extrapolación	6.727	2.711	1.753	0.997	0.571
29	REEA	0.919	37	Extrapolación	6.896	2.737	1.755	1.007	0.570
30	REEA	0.925	39	Extrapolación	7.055	2.761	1.757	1.015	0.569
31	REEA	0.930	41	Extrapolación	7.203	2.783	1.758	1.023	0.569
32	REEA	0.934	43	Extrapolación	7.341	2.803	1.760	1.031	0.568
33	REEA	0.939	45	Extrapolación	7.470	2.822	1.761	1.037	0.568
34	REEA	0.943	47	Extrapolación	7.590	2.840	1.763	1.044	0.567
35	REEA	0.947	49	Extrapolación	7.702	2.856	1.764	1.049	0.567
36	REEA	0.950	51	Extrapolación	7.807	2.871	1.765	1.055	0.567
37	REEA	0.954	53	Extrapolación	7.905	2.886	1.766	1.060	0.566

	Localidad	SC	m	Método	qD (q=0)	qD (q=1)	qD (q=2)	Shannon	Simpson
38	REEA	0.957	55	Extrapolación	7.996	2.899	1.767	1.064	0.566
39	REEA	0.960	57	Extrapolación	8.082	2.911	1.768	1.069	0.566
40	REEA	0.962	59	Extrapolación	8.161	2.922	1.769	1.072	0.565
41	REEA	0.965	61	Extrapolación	8.235	2.933	1.769	1.076	0.565
42	REEA	0.967	63	Extrapolación	8.305	2.943	1.770	1.079	0.565
43	REEA	0.969	65	Extrapolación	8.369	2.952	1.771	1.083	0.565
44	REEA	0.971	67	Extrapolación	8.430	2.961	1.772	1.085	0.564
45	REEA	0.973	69	Extrapolación	8.486	2.969	1.772	1.088	0.564
46	REEA	0.975	71	Extrapolación	8.539	2.976	1.773	1.091	0.564
47	REEA	0.977	73	Extrapolación	8.588	2.983	1.773	1.093	0.564
48	REEA	0.978	75	Extrapolación	8.634	2.989	1.774	1.095	0.564
49	REEA	0.980	77	Extrapolación	8.676	2.995	1.774	1.097	0.564
50	REEA	0.982	80	Extrapolación	8.735	3.003	1.775	1.100	0.563
51	ACHA	0.440	1	Rarefacción	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
52	ACHA	0.769	3	Rarefacción	1.905	1.739	1.597	0.554	0.626
53	<b>ACHA</b>	<b>0.874</b>	<b>5</b>	<b>Rarefacción</b>	<b>2.302</b>	<b>2.018</b>	<b>1.813</b>	<b>0.702</b>	<b>0.552</b>
54	ACHA	0.921	7	Rarefacción	2.528	2.161	1.925	0.771	0.520
55	ACHA	0.947	9	Rarefacción	2.672	2.248	1.993	0.810	0.502
56	ACHA	0.963	11	Rarefacción	2.769	2.305	2.039	0.835	0.490
57	ACHA	0.974	13	Rarefacción	2.837	2.345	2.072	0.852	0.483
58	ACHA	0.981	15	Rarefacción	2.885	2.375	2.097	0.865	0.477
59	ACHA	0.986	17	Rarefacción	2.920	2.397	2.116	0.874	0.472
60	ACHA	0.990	19	Rarefacción	2.945	2.415	2.132	0.882	0.469
61	ACHA	0.993	21	Rarefacción	2.963	2.429	2.145	0.888	0.466
62	ACHA	0.995	23	Rarefacción	2.975	2.441	2.156	0.892	0.464
63	ACHA	0.997	25	Rarefacción	2.984	2.451	2.165	0.896	0.462
64	ACHA	0.998	27	Rarefacción	2.990	2.459	2.173	0.900	0.460
65	ACHA	0.999	29	Rarefacción	2.994	2.466	2.179	0.903	0.459
66	ACHA	0.999	31	Rarefacción	2.997	2.472	2.185	0.905	0.458
67	ACHA	0.999	33	Rarefacción	2.998	2.477	2.191	0.907	0.456
68	ACHA	1.000	35	Rarefacción	2.999	2.482	2.195	0.909	0.456
69	ACHA	1.000	37	Rarefacción	3.000	2.486	2.199	0.911	0.455
70	ACHA	1.000	39	Rarefacción	3.000	2.490	2.203	0.912	0.454
71	ACHA	1.000	41	Rarefacción	3.000	2.493	2.207	0.913	0.453
72	ACHA	1.000	43	Rarefacción	3.000	2.496	2.210	0.915	0.453
73	ACHA	1.000	45	Rarefacción	3.000	2.499	2.213	0.916	0.452
74	ACHA	1.000	47	Rarefacción	3.000	2.501	2.215	0.917	0.451
75	ACHA	1.000	49	Rarefacción	3.000	2.503	2.218	0.918	0.451
76	ACHA	1.000	51	Rarefacción	3.000	2.505	2.220	0.918	0.450
77	ACHA	1.000	59	Observado	3.000	2.512	2.227	0.921	0.449