PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESTADO TAXONÓMICO DEL RATÓN ARROCERO ALTÍSIMO *Microryzomys altissimus* (Osgood, 1933) (Cricetidae: Sigmodontinae) EN ECUADOR

Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias Biológicas

KATHERINE NICOLE CALVACHE MONCAYO

QUITO, 19 de junio de 2020

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. Katherine Nicole Calvache Moncayo ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.



María Alejandra Camacho, M.Sc.

Directora de la Disertación

Quito, 19 de junio de 2020

A mis padres,

Por su absoluto amor, dedicación y apoyo en cada locura de la vida.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por el financiamiento para la publicación posterior de esta investigación.

A mi directora de tesis Alejandra Camacho por toda su paciencia, comprensión y apoyo. A mis lectores Omar Carvajal y Priscila Muriel por sus sabios consejos para mejorar este estudio.

A Nicolás Tinoco por su ayuda en la elección de un tema y su contribución valiosa para avanzar con la investigación.

A Pablo Moreno del Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO) y a Miguel Pinto del Museo de Historia Natural Gustavo Orcés-V. de la Escuela Politécnica Nacional (MEPN). Por su colaboración para la revisión de especímenes

A todos los miembros de la Sección de Mamíferos del Museo de Zoología de la PUCE, especialmente a Anita Pilatasig por su apoyo en la etapa de revisión de especímenes.

A Juan Anzieta por su ayuda en los análisis estadísticos.

A Santiago Palacios por su amistad y ayudarme con el registro fotográfico.

A mis amigos de la universidad en especial a Samantha Yépez, Vanessa Parra y Anita Manzano por haber compartido los mejores años y enseñarme el valor de una verdadera amistad llena de risas, felicidad y apoyo incondicional en todos los aspectos de la vida.

Un agradecimiento especial a mi abuelita Gloria Rodríguez y mi mami Elizabeth Moncayo por apoyarme en cada paso de mi vida y enseñarme que cuando vaya a intentar algo debo llegar hasta el final.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN 1

2. ABSTRACT 2

3. INTRODUCCIÓN 3

3.1. Familia Cricetidae, subfamilia Sigmodontinae y tribu Orizomyini 3

3.2. Historia evolutiva y radiación adaptativa de la subfamilia Sigmodontinae y la tribu Orizomyini 5

3.3. Taxonomía de *Microryzomys* 8

3.4. La Cordillera de los Andes y el páramo como escenarios de especiación 10

3.5. Aportes de la morfología y filogenética en la detección de especies crípticas 13

3.6. Formulación del problema 15

3.7. Justificación 16

3.8. OBJETIVOS 17

3.8.1. Objetivo general 17

3.8.2. Objetivos específicos 17

4. MATERIALES Y MÉTODOS 18

4.1. Análisis moleculares 18

4.1.1. Inferencia Bayesiana (IB) y Máxima Verosimilitud (MV) 18

4.1.2. Distancias genéticas 19

4.2. Análisis de variables cuantitativas 20

4.2.1. Caracterización morfométrica 20

4.2.2. Estadísticos descriptivos 21

4.2.3. Prueba t de Student 21

4.2.4. Supuestos de Multicolinealidad 22

4.2.5. Análisis de Componentes Principales 22

4.2.6. Análisis del número óptimo de agrupaciones 23

4.3. Análisis de las variables cualitativas 24

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN 26

5.1. Revisión de especímenes 26

5.2. Filogenia y variación genética 26

5.2.1. Inferencia bayesiana (IB) y Máxima Verosimilitud (MV) 26

5.2.2. Distancias genéticas 28

5.3.Análisis de las variables cuantitativas 30

5.3.1. Estadísticos descriptivos y la prueba t de Student 30

5.3.2. Supuestos de Multicolinealidad 33

5.3.3. Análisis de Componentes Principales 35

5.3.4. Número óptimo de agrupaciones 41

5.4.Análisis de las variables cualitativas 43

5.4.1. Morfología craneal 43

5.4.2. Patrones de coloración 51

5.5.Características únicas de los páramos 55

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES 59

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 60

8. ANEXOS 74

FIGURAS

Figura 1. Filogenia del género *Microryzomys* en base al gen mitocondrial Citocromo b…27

Figura 2. Diagramas de cajas y bigotes de 12 variables morfométricas de *Microryzomys altissimus*. 32

Figura 3. Diagramas de cajas y bigotes de 12 variables morfométricas de *Microryzomys minutus*. 33

Figura 4. Análisis de Componentes Principales entre las dos especies de *Microryzomys* y su género hermano *Oreoryzomys*. 35

Figura 5. Análisis de Componentes Principales (ACP) con 12 variables morfométricas de *Microryzomys*. 36

Figura 6. Correlación de las variables con el CP1 en relación a dos agrupaciones morfométricas. 38

Figura 7. Correlación de las variables con el CP2 en relación a dos agrupaciones morfométricas. 39

Figura 8. Determinación del número óptimo de agrupaciones según el método Silhoutte y Gap Stat. 42

Figura 9. Mapa de distribución según las regiones naturales de dos poblaciones de *M. altissimus* en base a la morfología. 44

Figura 10. Vistas dorsal y ventral de los cráneos de *Microryzomys minutus* y *Microryzomys altissimus*. 45

Figura 11. Vista lateral del cráneo y mandíbula de *Microryzomys minutus* y de *Microryzomys altissimus*.. 46

Figura 12. Vista dorsal y ventral de los cráneos de las poblaciones de *Microryzomys altissimus.* ..... .48

Figura 13. Vista lateral del cráneo y mandíbula de las poblaciones *Microryzomyz altissimus*… 49

Figura 14. Patrones de coloración de las poblaciones *Microryzomys altissimus*.. 52

TABLAS

Tabla 1. Especímenes de *Microryzomys* revisados para los análisis morfométricos y morfológicos. 26

Tabla 2. Distancias genéticas corregidas entre individuos de *Microryzomys*. 29

Tabla 3. Prueba t de Student y resumen de las variables morfométricas 31

Tabla 4. Prueba de Normalidad Kmolgorov-Smirnov..... 33

Tabla 5. Análisis de la matriz de correlaciones. 34

Tabla 6. Aportes de las 12 variables morfométricas cráneo-dentales, al Análisis de Componentes Principales 37

Tabla 7. Matriz de confusión de dos especies del género *Microryzomys* mediante el algoritmo K-means.. 43

ANEXOS

Anexo 1. Especímenes usados en la filogenia ……..……..……..…..……75

Anexo 2. Especímenes usados en los análisis de las variables cuantitativas y cualitativas..……..78

Anexo 3. Medidas cráneo-dentales ……...……..……84

Anexo 4. Definición de las medidas cráneo-dentales ……...……..…….....……85

Anexo 5. Mapa de unidades fisiográficas del páramo……...…….....87

1. RESUMEN

El ratón arrocero altísimo *Microryzomys altissimus* se distribuye desde Colombia hasta Perú en ambientes abiertos de páramo. En Ecuador se encuentra desde la provincia de Carchi hasta la provincia de Loja. Es una especie considerada monotípica. En el presente trabajo se revisó el estado taxonómico de *M. altissimus*, con base en análisis filogenéticos con el gen mitocondrial Citocromo b; además, para identificar patrones morfológicos y morfométricos, se revisaron caracteres del cráneo y de los dientes. Los resultados filogenéticos y morfológicos fueron congruentes entre sí, determinando dos formas de *Microryzomys altissimus* agrupadas en dos clados nombrados A y B. En el clado A está un linaje genéticamente distinto no descrito, que ocurre en el norte del país desde la provincia de Carchi hasta la provincia de Tungurahua; el clado B está formado por *M. altissimus sensu stricto* que ocurre desde la provincia de Chimborazo hasta la provincia de Loja.

Palabras clave: *Microryzomys altissimus*, Citocromo b, Patrones morfológicos, Patrones morfométricos.

2. ABSTRACT

The Highland small rice rat *Microryzomys altissimus* is distributed from Colombia to Peru in paramo environments. In Ecuador, it is found from the province of Carchi to the province of Loja. It is a species considered monotypic. In this work, the taxonomic status of *M. altissimus* was reviewed, based on phylogenetic analyzes with the mitochondrial gene Cytochrome b; in addition, to identify morphological and morphometric patterns, skull and tooth characters were reviewed. The phylogenetic and morphological results were congruent with each other, determining two forms of *Microryzomys altissimus* grouped into two clades named A and B. Clade A may represent an undescribed linage that occurs in the north of the country from the province of Carchi to the province of Tungurahua; and, clade B is formed by *M. altissimus sensu strict* that occurs from the province of Chimborazo to the province of Loja.

Keywords: *Microryzomys altissimus*, Cytochrome b, Morphological patterns, Morphometric patterns.

3. INTRODUCCIÓN

Los roedores son el grupo de mamíferos más diverso del planeta, con más de 2565 especies descritas hasta a la fecha, lo que representa el 40 % de todos los mamíferos del mundo (Burgin, Colella, Kahn y Upham, 2018). La clasificación de los roedores del mundo propuesta por Wilson, Wilson y Mettermeir (2009) divide al orden Rodentia en cinco subórdenes, cuatro de los cuales están presentes en Ecuador: Hystricomorpha, Castorimorpha, Myomorpha y Sciuromorpha, siendo el suborden Myomorpha el más diverso porque incluye a las dos familias más numerosas de roedores que son Muridae, con 834 especies y Cricetidae, con 784 especies (Tirira, 2017). Los roedores tienen la mayor tasa de descripción de géneros y especies nuevas por año (Jenkins, Kilpatrick, Robinson y Timmins, 2005); por ejemplo, para la familia Cricetidae, se describieron tres especies por año, en la última década (Wilson, Lacher y Mettermeier, 2017). En Ecuador, Cricetidae incluye 36 géneros y 76 especies (Tirira, 2017). Los roedores son el grupo más diverso después de los murciélagos e incluyen 10 familias, 57 géneros y 122 especies formalmente descritas (Tirira, Brito, Burneo y Comisión de Diversidad de la AEM, 2020); distribuidas en las diferentes regiones naturales del Ecuador y en todos los pisos altitudinales desde 0 hasta 4000 m (Tirira, 2017).

3.1. FAMILIA CRICETIDAE, SUBFAMILIA SIGMODONTINAE Y TRIBU ORIZOMYINI

La familia Cricetidae está compuesta por tres subfamilias: Neotominae, Tylomyinae y Sigmodontinae (Wilson y Reeder, 2005; Tirira, 2017). La subfamilia Sigmodontinae es un grupo monofilético y es la más diversa en el Neotrópico por su gran radiación al inicio del Mioceno (Pardiñas, D´Elía y Ortiz, 2002; Fabre, Hautier, Dimitrov y Douzery, 2012). En la subfamilia Sigmodontinae, los géneros están clasificados en once tribus agrupadas en dos clados: Sigmodontalia y Oryzomyalia (Wilson, Lacher y Mitlermeier, 2017). La tribu Oryzomyini es la más diversa, formada por 34 géneros y 130 especies en el Neotrópico, aunque probablemente estos números aumentarán a medida que se realicen más trabajos taxonómicos y sistemáticos en las próximas décadas (Percequillo, Weksler y Costa, 2011;

Valencia, Avaria, Muñoz y Hernández, 2011; Weksler y Percequillo, 2011; Parada, D´Elía y Palma, 2015).

El patrón de alta diversidad en taxones de tamaños pequeños, como es el caso de los roedores sigmodontinos, está relacionado con el menor tiempo de generación; es decir; cortos periodos de gestación y varias camadas anuales, en relación con otros mamíferos terrestres, y una mejor distribución de nichos ecológicos. La colonización es esencial para las radiaciones y la aceleración de tasas de especiación (Marzluff y Dial, 1991; Fabre et al., 2012). La diversidad es un equilibrio entre la especiación y la extinción y la disparidad morfológica es una consecuencia de la adaptación (Butlin, Bridle y Schluter, 2009).

Las repetidas explosiones de especiación y un alto nivel de homoplasia de caracteres morfológicos han dificultado la delimitación de las relaciones inter e intra familiares de los roedores (Luckett y Hartenberger, 1985). Las especies en particular de la familia Cricetidae presentan una morfología externa muy similar, mientras que, en la morfología interna (cráneo y post-cráneo) presentan variaciones entre especies, esto dificulta su identificación, sobre todo en la naturaleza (Wilson et al., 2017). La morfología de un grupo podría reflejar su ecología. La correlación entre la ecología y la morfología permiten hacer predicciones ecológicas basadas en datos anatómicos, dado que, las características morfológicas pueden representar una evidencia a largo plazo de selección natural sobre rasgos que resultan entre ambientes diferentes (Pianka, 2000; Sánchez, 2017). Las diferencias de caracteres morfológicos o genéticos que presentan las distintas poblaciones de una especie se conocen como variaciones geográficas (Belkis y Péfaur, 1999). Los roedores, en especial, de las zonas de alta montaña pueden ser un buen modelo para explicar la hipótesis de especiación ecológica debido a sus características biológicas y su reciente radiación adaptativa. Variaciones geográficas en coloración y morfología podrían estar respondiendo, por ejemplo, a presiones como la depredación en ambientes que difieren en la coloración del sustrato y estructura de la vegetación (Brown y Wilson, 1994; Sánchez, 2017). La especiación ecológica se propone que inicia en alopatría, a medida que las poblaciones van acumulando adaptaciones a características particulares de su ambiente (Mallet, 2008; Sánchez, 2017).

3.2. HISTORIA EVOLUTIVA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA DE LA SUBFAMILIA SIGMODONTINAE Y LA TRIBU ORIZOMYINI

En el 2012, Fabre y colaboradores presentaron el primer análisis filogenético a gran escala de roedores en base a once genes mitocondriales y nucleares de 1265 especies. Utilizando relojes moleculares para evidenciar la antigüedad de los eventos de especiación encontraron que el clado Myomorpha mostraba un mayor grado de variación en las tasas de diversificación de roedores, con la mayoría de los cambios dentro de las radiaciones recientes en los clados Cricetidae y Muridae.

Durante el Cenozoico, los roedores pasaron por una radiación adaptativa sorprendente, resultando ser los mamíferos más diversos (Jenkins, Killpatrick, Robinson y Timmis, 2005). Los tiempos de divergencia, con base en relojes moleculares, estiman que el orden Rodentia está entre 100 a 110 Ma en la escala de tiempo geológica (Wang, Kumar y Hedges, 1998; Fabre et al., 2012). Las fechas de divergencia de las familias actuales de roedores indican que todas se establecieron antes del final del Oligoceno hace aproximadamente 23 Ma (millones de años), y la mayoría de las radiaciones que ocasionaron la diversidad actual de roedores pudieron ocurrir durante el Neógeno entre 23 a 2,6 Ma (Fabre et al., 2012).

La subfamilia Sigmodontinae, representa el grupo de roedores más diversos de Sudamérica. Esta aparece en el registro fósil en el Paleoceno hace 60 a 55 Ma (Wang et al., 1998) aunque la llegada de los primeros sigmodontinos a Sudamérica es debatida. Relojes moleculares diferentes señalan que el linaje de los orizomyinos emergió hace 9,7 a 5,8 Ma según Smith y Patton (1993); 8,4 a 5,1 Ma según Engel, Hogan, Taylor y Davis (1998) y hace 9,72 a 7,01 Ma según Parada et al. (2015). Estos periodos de tiempo, específicamente hace 9 y 8 Ma, se caracterizaron por un intercambio biótico limitado en el que pocos taxones cruzaron de Norteamérica a Sudamérica. Posteriormente, entre 7 y 5 Ma hubo una drástica caída del nivel del mar, aproximadamente de 100 m, causada durante los periodos glaciales (Web, Wise y Wright, 1978; Engel et al., 1998; Bacon et al., 2016) lo que permitió una dispersión por mar exitosa. Además, en el Mioceno tardío se empezaban a formar los Andes produciendo varias zonas inexplotadas y hábitats abiertos a la invasión (Engel et al., 1998).

Sigmodontinae se establecería en el continente en dos grupos distribuidos, el uno, en Norteamérica y, el otro, en Sudamérica hace 2 o 3 Ma, este último representaría una radiación adaptativa de un grupo de individuos de Norteamérica que entró a Sudamérica por

la formación del Istmo de Panamá (Wolff y Sherman, 2008). Sin embargo, en 1998 Engel y colaboradores mencionaron que las especies sudamericanas tuvieron origen en Norteamérica y que solo un linaje colonizó Sudamérica y experimentó una radiación adaptativa; los datos moleculares sugieren que el ancestro del linaje de Sudamérica llegó hasta ahí antes del cierre del Istmo de Panamá y del gran intercambio biótico americano (Baskin, 1989; Weksler, 2006; Wilson et al., 2017). Según Bacon et al. (2016) hace 2,5 Ma hubo un aumento en el intercambio biótico de mamíferos que cruzaron de norte a sur y de sur a norte, la principal causa fueron eventos de cambios climáticos más que eventos geológicos.

Así, de acuerdo a la literatura, la mayor controversia en relación a la historia evolutiva de los Sigmodontinos está relacionada a la cantidad de especies y sincronización de invasión de Sudamérica, ya que autores como Reig (1986) sugieren una invasión antigua en el Mioceno temprano, y otros como Flynn, Jacobs y Lindsay (1985) sugieren una invasión más reciente en el Plio-Pleistoceno. D´Elía (2003) menciona que 68 de los 82 géneros son endémicos de Sudamérica, y solo uno es endémico de Centroamérica. Para el 2013, Parada, Pardiñas, Salazar, D´Elía y Palma mencionan que aún no está claro el número de linajes de Sigmodontinos que invadieron Norteamérica y su posterior entrada a Sudamérica. Por la escasez de registros fósiles no se ha podido entender completamente la biogeografía y diversificación de este grupo; el primer sigmodontino en aparecer en el registro fósil fue *Auliscomys formosus* hace aproximadamente 3 Ma en Sudamérica y gracias a éste, utilizando cuatro genes mitocondriales, determinaron que el tiempo de separación del linaje de Sigmodontinae fue hace aproximadamente de 12,4-7,6 Ma (Engel et al., 1998; Parada et al., 2013).

Así, en el estudio de Parada et al. (2013: 2015) determinaron que el origen de Oryzomalia fue hace 12,08 a 7,68 Ma, y que su diferenciación tomó lugar hace 9 a 7 Ma en el Mioceno tardío. Todos los linajes de sigmodontinos a nivel de tribu son anteriores al cierre del Istmo de Panamá hace 3 Ma concordando con Engel et al. (1998). Para el comienzo del Plioceno aproximadamente hace 5 Ma, al menos 4 tribus estuvieron presentes en Sudamérica: Reithrodontoni, Phyllotini, Akodontoni y Abrotrichini (Parada et al., 2013).

Tras estos análisis, se llega al consenso que el escenario más plausible envuelve la dispersión por agua de uno de los pocos linajes de roedores de Sudamérica a través de un mar proto caribeño. La entrada a Sudamérica representó una fuente de oportunidades ecológicas que pudo desencadenar una radiación adaptativa. Adicionalmente, la orogenia de

los Andes, la reconexión de Sudamérica con Norteamérica, la formación del Orinoco y desagües del Amazonas y, los comienzos de los ciclos glaciales llevaron a la propagación de los sigmodontinos (Parada et al., 2013; Parada et al., 2015).

Con respecto a la tribu Orizomyini, la más diversa de Sigmodontinae, según Valencia et al. (2011) las especies descendientes de esta tribu se dispersaron hacia latitudes con ambientes variables, donde solo las especies con mayores rangos de tolerancia pudieron sobrevivir, lo que podría explicar los patrones de riqueza de esta tribu. Esto pudo haber generado una dinámica fuente-sumidero con las especies de menos tolerancia, siendo las tolerantes las que tienen más amplias distribuciones; la capacidad de dispersión es propia de cada especie, por ende, las que tienen baja capacidad de dispersión tenderían a estar presentes en parches de hábitats sustentables (fuente), y las que tienen alta capacidad de dispersión podrían presentarse en parches de hábitat desfavorables (sumideros) (Pulliam, 2000).

Según esta dinámica habría ocurrido una colonización desde la Amazonía como fuente óptima, hacia nuevos ambientes en el norte y sur de Sudamérica como hábitat sumidero subóptimo (Valencia et al., 2011). Así los linajes ancestrales de la Amazonía se habrían diversificado en Sudamérica mediante procesos de colonización y extinción, donde la cordillera ayudó a la dispersión. Los hábitats pobres en especies (sumidero) ubicados a mayores latitudes son un subconjunto de los más ricos en especies (fuente) ubicados a menor latitudes (Valencia et al., 2011).

Según Días (1996) los hábitats a menudo están conectados mediante migración, de manera que los individuos que se originaron en un hábitat óptimo se desplazan y colonizan un hábitat subóptimo cercano. Una dispersión activa desde hábitats fuente podría mantener grandes poblaciones sumideros y podría ser evolutivamente estable. Se sabe que los roedores de la tribu Orizomyini son considerados individuos vágiles y con comportamiento exploratorio desarrollado (Weksler, 2006; Prado y Percequillo, 2011). Se sugiere que desde su origen en la Amazonía estos roedores fueron avanzando por difusión hacia el norte y sur de Sudamérica colonizando nuevos hábitats, aunque pocas especies fueron capaces de llegar y establecerse a mayores latitudes (Valencia et al., 2011).

En 2016, Maestri y colaboradores probaron si la radiación de los sigmodontinos puede ser considerada adaptativa en términos de la morfología craneal y mandibular evaluando las relaciones entre la morfología y variables ecológicas de dietas y hábitos durante la evolución de los Sigmodontinos; sin embargo, no pudieron encontrar una relación

significativa en la variación de la morfología de tamaño y forma del cráneo y mandíbula en relación a los hábitos y dietas. La disparidad ecológica y fenotípica son consecuencias esperadas tras una radiación adaptativa por selección natural divergente, pero para los sigmodontinos esta evidencia no está clara. Lo encontrado por Maestri et al. (2016) es un resultado interesante dada la gran riqueza de Sigmodontinos, lo que indica que la diversidad de especies podría no estar relacionada a la diversidad morfológica (Losos y Miles, 2002; Alfaro, Bolnick y Wainwright, 2004) o, dicho de otra forma, que la riqueza de especies no es considerada un buen predictor de disparidad morfológica (Zelditch, Li, Tran y Swiderski, 2015).

Las relaciones entre muchas subfamilias y géneros en Sigmodontinae están pobremente resueltas, principalmente por las numerosas radiaciones adaptativas. Hay grupos que han sido poco estudiados y otros que no han vuelto a ser revisados con enfoques actuales (Parada et al., 2015). Los roedores son excelentes colonizadores y la mayoría de las regiones tienen conjuntos de roedores formados por intercambios continentales seguidos de un estallido de especiación. Dada su rápida diversificación y la edad de los linajes, tener una filogenia bien resuelta es un reto complejo (Wolff y Sherman, 2008).

3.3. TAXONOMÍA DE *MICRORYZOMYS*

Dentro de la tribu Oryzomyini (Sigmodontinae) se encuentra el género *Microryzomys* descrito por Thomas en 1917. Este era considerado un subgénero de *Oryzomys* y posteriormente un sinónimo de *Oligoryzomys*; sin embargo, Carleton y Musser (1989) identificaron algunas características morfológicas que diferenciaban las especies de *Microryzomys* de *Oligoryzomys* y de *Oryzomys*. Interpretaciones filogenéticas posteriores, que utilizaron marcadores mitocondriales, posicionaron a *Microryzomys* dentro de un clado junto con *Neacomys* y *Oligoryzomys* y *a Oryzomys* como un grupo polifilético (Patton y Da Silva, 1995; Weksler, 2006; Patton, Pardiñas y D´Elía, 2015).

Históricamente, la taxonomía de *Microryzomys* ha sido compleja y controversial. Para 1933 se reconocían cinco especies en el género: *M. dryas*, *M. aurillus*, *M. humilior, M. fulvirostris* y *M. minutus.* No convencido por cómo habían sido diagnosticadas estas especies, Osgood (1933) solo reconoció a *M. minutus* como una especie politípica con cuatro subespecies, conservando los nombres mencionados anteriormente y añadiendo otra subespecie *M. minutus altissimus* que describió de Perú. En dicha descripción, Osgood

señala que *M. m. altissimus* podría tratarse incluso de una especie independiente debido a diferencias morfológicas; sin embargo, por tratarse de grupos simpátricos y al no haber una clara segregación ecológica, mantuvo a *M. m. altissimus* como subespecie de *M. minutus* (Osgood, 1933). Tiempo después, Hershkovitz (1940) reconoció a *M. minutus altissimus* como una especie, con dos subespecies para ese taxón: *M. altissimus chotanus* del norte de Los Andes de Ecuador con localidad tipo en el Valle del Chota, Parroquia de Pimampiro, provincia de Imbabura a 2000 m con base en un espécimen y a *M. altissimus hylaeus*, del nororiente de Los Andes, con localidad tipo en la Hacienda Indujel del Vincula, cerca de San Gabriel, Montúfar, al Este de la Cordillera de los Andes, provincia del Carchi a 2900 m, con base en dos especímenes (Osgood, 1933; Hershkovitz, 1940; Carleton y Musser, 1989).

Las relaciones taxonómicas entre las especies *M. minutus* y *M. altissimus* han sido difíciles de resolver ya que sus características morfológicas distintivas pueden ser poco claras a simple vista. Sin embargo, en el estudio morfológico y morfométrico del género *Microryzomys* de Carleton y Musser (1989), donde usaron aproximadamente 600 individuos de *M. minutus* y 300 de *M. altissimus*, se propone finalmente que el género esté formado por dos especies monotípicas: *M. minutus* y *M. altissimus*. Ambas especies son similares en tener un cuerpo pequeño, cola más larga que la longitud cabeza-cuerpo, patas posteriores cortas y delgadas, superficie plantar con seis almohadillas, hembras con ocho glándulas mamarias y molares diminutos y cuspidados con un patrón pentalopodonte (Patton et al., 2015). Sin embargo, las dos especies difieren en el largo y ancho de los molares, el tamaño del cráneo y la longitud del foramen incisivo (medidas proporcionalmente mayores en *M. altissimus*); además, la longitud de la cola en relación a la cabeza y cuerpo es mayor en *M. minutus*. Algunas características externas también permiten distinguir a estas dos especies; *M. altissimus* presenta una cola bicolor, patas totalmente blancas, pelaje pálido, cabeza grisácea y la parte ventral más amarillenta; por su parte, *M. minutus* presenta la cola unicolor, patas y pelaje más oscuros (Carleton y Musser, 1989).

Ambas especies habitan en montañas a altas elevaciones a través de los Andes: *M. altissimus* ocurre en Ecuador, Colombia y Perú; mientras que *M. minutus* está en Ecuador, Colombia, Venezuela y Perú (Carleton y Musser, 1989; Musser y Carleton, 2005; Vallejo y Boada, 2018). La especie *M. minutus* se distribuye en bosques andinos húmedos desde los 1030 a los 4000 m, mientras que *M. altissimus* se encuentra desde los 2000 a los 4500 m mayormente asociada al páramo, matorrales áridos y bosques húmedos temperados (Tirira,

2017). La distribución de estas especies se solapa principalmente entre los 2500 y los 3500 m (Carleton y Musser, 1989).

Las especies de *Microryzomys* pudieron haber especiado simpátricamente en los Andes sudamericanos, como ha sido el caso de otros roedores andinos tales como *Thomasomys laninger* y *Thomasomys niveips* especies hermanas simpátricas muy similares entre sí pero que difieren en algunos caracteres craneales y de preferencia de hábitat (Gómez y Laverde, 1997; Sánchez, 2017). La especiación simpátrica implica divergencia e independencia evolutiva de algunas subpoblaciones dentro de un espacio geográfico común, donde las nuevas poblaciones tienen diferentes nichos ecológicos por lo que nunca competirían unas con otras en el mismo tiempo y lugar, aunque se encuentren en el rango de distribución de la especie ancestral (Fitzpatrick, Fordyce y Gavrilets, 2008; Sánchez, 2017).

3.4. LA CORDILLERA DE LOS ANDES Y EL PÁRAMO COMO ESCENARIOS DE ESPECIACIÓN

La Cordillera de los Andes se encuentra cerca del borde occidental de Sudamérica. Se originó por la subducción de la placa de Nazca bajo la placa Sudamericana en el Mesozoico-Cenozoico (Faccena, Oncken, Holt y Becker, 2017). Hace aproximadamente 80 Ma inició su levantamiento (Argollo, 2006). Según Muñoz y Caterino (2020) alcanzó el punto máximo de elevación en los últimos 30 Ma. El principal levantamiento según Argollo (2006) empezó hace 4,0 a 3,4 Ma y culminó hace 2, 9 Ma. Como consecuencia de la colisión de la placa Pacífica y Sudamericana, los Andes se segmentaron, y los bloques de tierra se levantaron en diferentes tiempos y lugares (Coltorti y Ollier, 2000)

Está divida en tres sectores: los Andes del Norte, Centrales y del Sur. Su estructura y composición en geología, topografía y clima controlan la distribución y naturaleza de las tierras, suelos y vegetaciones (Argollo, 2006). En Ecuador, la cadena es de 600 km de largo y 150-180 km de ancho; además es la parte más angosta de los Andes y está subdividida en dos cadenas montañosas que no tienen una división clara, y dan lugar a una serie de valles interandinos por sobre los 2000 m (Coltorti y Ollier, 2000; Josse et al., 2012).

La evolución del páramo es totalmente dependiente de la orogenia de los Andes. Su origen data del Plioceno temprano hace 5-4 Ma (Jiménez, García, Quijano, Daza y Morrone, 2018), lo que coincide con los tiempos de surgimiento del linaje de los orizomyinos hace 8,4

a 5,1 Ma según Engel y colaboradores (1998). Los páramos se originaron solo cuando los Andes alcanzaron la suficiente altura. Se estima que, para los Andes Norte, alcanzaron un 40 % de su altura desde el Mioceno medio y Plioceno temprano, con un levantamiento final hace 2,7 Ma. Estas fechas son aproximadas a las fechas en las que se dieron las condiciones sostenibles para que se desarrollara el páramo (Mora et al., 2010; Madriñán, Cortés y Richardson, 2013) y

El páramo es el ecosistema con elevaciones más altas, su límite inferior está a una altitud promedio de 3300 m y cubren el 7 % de la superficie de Ecuador (Morales y Estévez, 2006; Chuncho y Chuncho, 2019). La extensión del páramo se relaciona con los glaciares andinos, que son de gran importancia por su localización en latitudes bajas, lo que los hace muy sensibles a las variaciones ambientales (Serrano y Galarraga, 2015). El aumento de la elevación de las montañas cambió los patrones climáticos de la región y como consecuencia se formaron glaciares en el Cuaternario (Ehlers, Gibbard y Hughes, 2011; Muñoz y Caterino, 2020). La sucesión de ciclos glaciales e interglaciales de 100, 000 años de duración, cada uno, condicionó la extensión del páramo en el Plesitoceno y durante estas fases se formaron islas de páramo en las zonas más altas de las montañas (Hosftede, Segarra y Mena, 2003; Flantua, O´dea, Onstein, Giraldo y Hooghiemstra, 2019).

Los páramos se pueden clasificar según su régimen climático, estado de conservación, distribución geográfica y altitudinal y tipo de vegetación; sin embargo, no hay una clasificación que combine todos estos factores (Hofstede et al., 2014), aunque han existido varios intentos por obtener una clasificación unificada de los páramos basados en términos de flora y mapeo con imágenes satelitales (Hosftede et al., 2003), pero ha resultado complicado debido a la vegetación mixta de esos ecosistemas y ha sido necesario combinar diferentes sistemas ecológicos con el fin de representar el páramo espacialmente, por lo que en 2009, Beltrán y colaboradores realizan un mapa de distribución espacial de los páramos en Ecuador según una caracterización de los sistemas ecológicos. El Ministerio del Ambiente (2013) divide al sector páramo en 11 ecosistemas entre páramos húmedos, secos, arbustivos, arenosos, entre otros. Los diferentes tipos de páramos están distribuidos de forma heterogénea, es decir, no todas las provincias con páramos tienen todos los tipos. En las condiciones actuales, los páramos forman archipiélagos aislados de “islas alpinas” que se extienden como complejos de páramos pequeños y altamente fragmentados (Luteyn et al., 1999; Medina y Mena, 2001; Sklenář, Hedberg y Cleef, 2014; Flantua et al., 2019). Los

parches de hábitats terrestres se los trata a menudo como “islas” en discusiones de flujo de genes y diversidad genética (Hanski, 1994).

La fragmentación se produjo cuando la línea de nieve se hundió durante los períodos glaciales más fríos y húmedos. La compleja topografía de la región provocó que los páramos de diferentes regiones de montaña se fragmentaran y conectaran en diferentes períodos de tiempo a diferentes elevaciones (Flantua et al., 2019). Flantua et al. (2019) llamaron a las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno y condiciones topográficas que produjeron conectividad variable entre páramos del Norte como “Sistema de conectividad parpadeante”; de este modo, las radiaciones más rápidas ocurrirían en regiones montañosas con grados variables de conectividad y aislamiento.

Los páramos andinos tropicales son centros de alta diversidad, considerados *hotspots* (Myers, Mittermeler, Mittermeler, Da Fonseca y Kent, 2000; Madriñan et al., 2013). Una de las tasas de diversificación más altas de la tierra se encuentra en los páramos, en parte por su distribución a modo de islas de vegetación de alta montaña (Rahbek, 2019). Los páramos de Ecuador albergan la flora más diversa de la región andina, en relación al tamaño del país y al alto endemismo (Josse et al., 2012; Chuncho y Chuncho, 2019). Además, las especies endémicas de mamíferos están en mayor porcentaje en Galápagos, con el 66,6 % y en el páramo, con el 20,3 %; este último, con esta alta tasa de endemismo compensa su baja diversidad (13%) (Brito et al., 2019). De las 122 especies que pertenecen al orden Rodentia, 30 de ellas son endémicas (Tirira et al., 2020). Rodentia es el orden con mayor endemismo en Ecuador; además, es el grupo de mamíferos más diverso en los páramos. El páramo les ofrece protección entre pajonales y rocas, así como varios recursos (Hosftede et al., 2003).

La gran diversidad de este grupo y su rápida colonización se atribuyen a sus características ecológicas y de historia de vida que incluyen una amplia variedad de estrategias alimenticias, de tipos de locomoción y gran capacidad de dispersión, convirtiéndose Sudamérica en el centro de la radiación adaptativa y evolutiva de los roedores sigmodontinos, específicamente en zonas altas del norte de la Cordillera de los Andes (Reig, 1986; Linares, 1998; Sánchez, 2017).

De acuerdo con Pardiñas (2005) la Cordillera de los Andes destaca como el escenario principal de vicarianza y de estructuración poblacional de los sigmodontinos y es de gran importancia para procesos de especiación en estos roedores. Cambios en el paisaje y nuevas colonizaciones dieron grandes oportunidades ecológicas que originaron su alta

diversificación, lo que indica que el contexto ecológico es de gran relevancia para comprender la evolución de las especies de la subfamilia Sigmodontinae (Parada et al., 2015; Sánchez, 2017).

3.5. APORTES DE LA MORFOLOGÍA Y FILOGENÉTICA EN LA DETECCIÓN DE ESPECIES CRÍPTICAS

La taxonomía aún se basa, en gran parte, en la morfología, pero la creciente disponibilidad de información molecular ha sido de gran ayuda para inferir relaciones filogenéticas y, a menudo, es usada en conjunto con la información morfológica para estudiar las relaciones a detalle (Lemey, Salemi y Vandamme, 2009).

En la década de los años 60, los datos de la estructura y número de cromosomas, así como de aloenzimas, fueron útiles para discriminar entre especies, aunque la gran mayoría de las descripciones se basaron en análisis morfológicos. Desde 1985, con el inicio de los análisis moleculares con secuencias de ADN, el reconocimiento de especies crípticas, es decir, linajes genéticamente diferentes, pero morfológicamente indiferenciables, ha ido en aumento (Baker y Bradley, 2006).

Por medio de análisis morfológicos es posible separar entidades taxonómicas tales como subespecies e, incluso, detectar unidades taxonómicas aún no descritas (Rivas y Péfaur, 1999). Para fines taxonómicos, el análisis de los caracteres morfológicos es complementario, aunque en algunos casos proporcione evidencias más robustas que los análisis moleculares (Brito, 2004). Dado que la diferenciación morfológica de las especies crípticas puede ser compleja debido a la falta de diferencias notables en su apariencia externa, lo que ha provocado su clasificación errónea dentro de un mismo taxón (Beheregaray y Caccone, 2007; Pfenniger y Schwenk, 2007), los análisis con secuencias de ADN han ayudado a revelar la importancia de la biodiversidad críptica y se han convertido en una herramienta clave para dar a conocer estas especies (Beheregaray y Caccone, 2007).

La especiación es un proceso extenso donde se acumulan cambios genéticos en dos linajes, lo que produce aislamiento reproductivo y destinos evolutivos independientes; depende de la divergencia de los genes que, puede iniciar en pocas regiones genéticas sujetas a selección divergente (Check, 2005; Nosil y Feder, 2012). El proceso de especiación no siempre está acompañado de cambios morfológicos significativos, haciendo la delimitación

de unidades taxonómicas un proceso complicado (González, Rogers y Arellano, 2009). Al parecer, la estasis morfológica tras la especiación representa una constate evolutiva independiente de la relación filogenética o circunstancias ecológicas (Pfenninger y Schwenk, 2007).

Existen diferentes mecanismos para adquirir variación genética como las mutaciones, duplicación de genes, reorganización de genomas, recombinación, transferencia lateral, entre otros, que han permitido la biodiversidad actual y que son usados para inferir relaciones genéticas (Lemey et al., 2009). Los métodos filogenéticos básicamente consideran la similitud entre genes asumiendo que son homólogos, es decir, que comparten un ancestro en común lo suficientemente reciente para que la información de la secuencia haya retenido suficiente similitud (Lemey et al., 2009).

El uso de marcadores moleculares, como genes mitocondriales, genes nucleares, o elementos móviles; ha dado una visión diferente de las relaciones filogenéticas de roedores desafiando clasificaciones tradicionales morfológicas y cráneo-dentales (Fabre et al., 2012). Un marcador mitocondrial ampliamente utilizado en mamíferos es el gen Citocromo b con el que se han reportado especies con niveles de divergencia genética altos y ausencia de variación morfología, considerados poblaciones conespecíficas, como en México donde se reportaron siete nuevas formas de roedores a partir de la evaluación de la sistemática de cinco especies de roedores; lo que demuestra que la diversidad en términos de morfología es subestimada y que se seguirán reportando nuevas formas o especies que ahora permanecen ocultas como especies crípticas (González et al., 2009).

La importancia del gen Citocromo b según Avise y Walter (1999) y Johns y Avise (1998) es que muestra un alto nivel de congruencia con los límites de especies. Las secuencias nucleotídicas del Citocromo b contienen información que ha sido de ayuda en la filogenética en varios estudios (Smith y Patton, 1993; Pearson y Smith, 1999; Weksler, 2006). Bradley y Baker (2001) probaron si los niveles de divergencia de secuencias pueden usarse para la determinación taxonómica a nivel de especie; valores de distancias genética entre 0,00 y 1,87 % para el Citocromo b en roedores corresponden a una alta probabilidad de indicar variación intraespecífica y los valores entre 2,70 y 19,23 % podrían indicar especies válidas; mientras mayor es el valor, mayor será la probabilidad de que se representen dos especies genéticas (Bradley y Baker, 2001).

Baker y Bradley (2006) definen a la especie genética como un grupo de poblaciones naturales entrecruzadas genéticamente relacionadas, pero genéticamente aisladas de otros grupos similares; en dicho trabajo, hipotetizaron que habrían más de 2000 especies de mamíferos no reconocidas y sugirieron que los datos genéticos podrían ser efectivos en la detección de especies crípticas. Las especies hermanas de mamíferos que ya fueron reconocidas con base en la morfología a menudo tienen valores de distancias genéticas superiores al 5 % con el marcador Citocromo b (Bradey y Baker, 2001).

En el Ecuador, los roedores han sido poco estudiados y es uno de los grupos con mayor incertidumbre taxonómica debido a su morfología (Boada, 2009). Motivo por el cual, con el objetivo de describir patrones de variación morfológicos intra e intergrupales o nuevas unidades taxonómicas , mediante el uso de diferentes métodos estadísticos multivariados de análisis morfométricos, que se han desarrollado desde 1930 (Kendall, 1977; Toro, Manríquez y Suazo, 2010), la revisión de colecciones de especímenes biológicos, que son la herramienta clave para los estudios de tipo morfológico y el análisis de secuencias del gen mitocondrial Citocromo b, en el presente trabajo se realizó un análisis exhaustivo y de re-identificación de los ejemplares del ratón Orizomyino de zonas de alta montaña *Microryzomys altissimus* (Carleton y Musser, 1989) de las colecciones biológicas de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), del Museo de Historia Natural Gustavo Orcés, de la Escuela Politécnica Nacional (EPN) y del Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO), con el fin de establecer si existen variaciones geográficas o unidades taxonómicas nuevas dentro de las poblaciones de *M. altissimus*, que se distribuyen de norte a sur en los páramos de la Cordillera de los Andes en Ecuador, para conocer el estado taxonómico de la especie.

3.6. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

Dada la rápida radiación de los Sigmodontinos en el Neotrópico, han existido dificultades en la comprensión de las relaciones taxonómicas de sus especies. Debido a características distintivas poco claras, la mayoría de las dificultades solo se han podido resolver mediante análisis moleculares que han revelado la existencia de complejos de especies que no habían sido reconocidas por la morfología. En el caso de *Microryzomys altissimus* solo existe un estudio que usa evidencias de diferenciación morfológica y morfométrica entre las dos especies formalmente descritas del género *Microryzomys,* en el

cual se deja planteada la posibilidad de la existencia de más unidades taxonómicas en el grupo (Carleton y Musser, 1989). El presente trabajo se centra en estudiar las poblaciones de *M. altissimus* de Ecuador para analizar la posible existencia de especies crípticas en base a evidencia morfológica y molecular.

3.7. JUSTIFICACIÓN

La presencia de una especie en un rango altitudinal amplio, como es el caso de *M. altissimus*, permitiría suponer que diversas poblaciones de la especie sufrieron presiones ambientales y evolutivas diferenciales por efecto de los cambios climáticos del pasado y del presente, razón por la cual se esperaría que poblaciones geográficas más cercanas en el rango de distribución tengan menos variación en sus características anatómicas. Así, mediante análisis moleculares con el gen mitocondrial Citocromo b y la revisión de características a nivel cráneo-dental entre poblaciones de *M. altissimus* que abarquen su rango de distribución en Ecuador, se puede tener un acercamiento del estado taxonómico de la especie y la presencia o no de subespecies como alguna vez propusiera Hershkovitz (1940) para Ecuador. Millien y Damuth (2004) señalan que los roedores, al igual que otros animales pequeños, tienden a tener poblaciones más localizadas, distancias de dispersión cortas, y tiempos de generación cortos en relación a los mamíferos grandes. Por estas razones, es muy probable que los roedores hayan tenido una respuesta rápida a condiciones cambiantes.

3.8. OBJETIVOS

3.8.1. OBJETIVO GENERAL

Integrar datos moleculares, morfométricos y morfológicos para establecer el estatus taxonómico de las poblaciones del ratón arrocero altísimo *Microryzomys altissimus* al norte y sur de la Cordillera de los Andes en Ecuador.

3.8.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar si la existencia de variabilidad genética de las poblaciones de *Microryzomys altissimus,* mediante el uso del gen mitocondrial citocromo b, da indicios de posibles unidades taxonómicas no descritas.
- Examinar la existencia de variabilidad morfométricamente en las poblaciones de *Microryzomys altissimus,* con análisis estadísticos multivariados.
- Identificar si los patrones morfológicos de las poblaciones de *Microryzomys alissimus* corresponden a la especie *sensu estricto,* por medio de la revisión de estructuras óseas craneales, mandibulares y dentales.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ANÁLISIS MOLECULARES

4.1.1. INFERENCIA BAYESIANA (IB) Y MÁXIMA VEROSIMILITUD (MV)

Se obtuvo ADN a partir de muestras de hígado y músculo de la colección de tejidos depositados en el QCAZ-M. Se procesaron un total de 62 muestras *Microryzomys* y 23 grupos externos, tanto del QCAZ-M, como del portal de datos genéticos GenBank (Benson et al.,1999) (Anexo 1). Como grupos externos se utilizó a especies de los géneros *Oreoryzomys, Neacomys y Oligoryzomys,* que son taxones filogenéticamente emparentados con *Microryzomys*, que ayudaran a determinar las relaciones evolutivas del grupo interno (grupo de estudio) según el estudio de filogenética de Weksler (2006) y Salazar-Bravo (2013).

Para la extracción de ADN se siguió el protocolo de Tiocinato de guanidina (Bilton y Jaarola, 1996) que es usado en el Laboratorio de Biología Molecular del Museo de Zoología de la PUCE. Se secuenció el gen mitocondrial Citocromo b con los mismos cebadores usados para la amplificación: MVZ05 Y MVZ16 (Smith y Patton, 1993). Para las condiciones térmicas de amplificación se siguió a Smith y Patton (1992). La secuenciación sanger fue realizada por Macrogen (Macrogen Inc., Seúl, Corea)

Las secuencias fueron editadas en el programa Geneious v. 5.4.7 (Kearse et al. 2012) y se alinearon manualmente con el programa MAFFT Multiple Alignment (Katoh y Toh, 2010). Posteriormente, se eligió el mejor modelo de sustitución de nucleótidos, que es considerado un paso fundamental en la reconstrucción de filogenias, usando PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear, Calcott, Ho y Guindon, 2012). Las secuencias del gen Citocromo b fueron combinadas en una sola matriz con 3 modelos: (i) codón 1, modelo SYM+I+G. (ii) codón 2, modelo HKY+I, (iii) codón 3, modelo GTR+G. El componente (+I) considera la proporción de los sitos invariables en la secuencia, el componente (+G) considera la tasa de heterogeneidad a través de los sitios; el modelo SMY y GTR asumen una tasa independiente para los pares de sustitución y el modelo HKY asume dos tasas para distinguir entre transiciones y transversiones (Abadi, Azouri y Mayrose, 2019).

La reconstrucción filogenética se realizó bajo los análisis de máxima verosimilitud (ML) realizados con el programa RaxML v7.2.7 mediante un algoritmo rápido de búsqueda

de árboles de máxima probabilidad (Stamatakis, 2006). Este análisis se encuentra disponible a través del portal público web CIPRES v.3.3, que proporciona acceso a recursos computacionales (Miller, Pfeiffer y Schwartz, 2010). El árbol de ML fue seleccionando con base en los resultados combinados de 1,000 réplicas. Los soportes de los clados fueron evaluados con bootstrapping no paramétrico (BS) y probabilidades posteriores bayesianas (PP).

También se realizó el análisis de Inferencia Bayesiana para obtener las probabilidades posteriores, fue realizado en el portal CIPRES v.3.3 (Miller et al., 2010) utilizando el paquete de software MrBayes v3.2.3, que realiza inferencia filogenética bayesiana mediante el algoritmo de Cadenas de Monte Carlo (MCMC) (Ronquist, Teslenko, Mark, Darling y Huelsenbeck, 2012). Las MCMC modifican alguna de las variables del árbol inicial, ya sea la posición, la longitud de las ramas o el valor de un componente del modelo de sustitución nucleotídica y lo evalúan, esto es conocido como una generación; durante las generaciones iniciales, los árboles suelen tener probabilidades posteriores bajas, esto es conocido como *burn-in*, para estimar el árbol final es necesario descartar los árboles del *burn-in* (Lemey et al., 2009). El análisis se realizó con las siguientes opciones: 4 MCMC, 10 millones de generaciones y frecuencia de muestra cada 1,000 generaciones. Los primeros 1,000 árboles fueron descartados como *burn-in*. Para visualizar la convergencia de las cadenas se utilizaron los valores de probabilidad -1nL y el tamaño efectivo de la muestra (ESS> 200) en el programa Tracer v1.6, donde se pueden analizar y visualizar archivos de MCMC generados por medio de la inferencia filogenética bayesiana (Rambaut, Drummond y Suchard, 2013).

Finalmente, para obtener el árbol consenso se utilizaron los árboles restantes con los que se calcularon las probabilidades posteriores (PP) para cada bipartición por medio de la regla del 50 %, que analiza los grupos que aparecen en más de la mitad de los árboles, en el programa MESQUITE 3.0. (Madisson y Madisson, 2015). Los nodos con (PP) mayores a 95 % fueron considerados con alto soporte. El árbol filogenético fue visualizado y editado en el programa FigTree v1.4.2 (Rambaut, 2014).

4.1.2. DISTANCIAS GENÉTICAS

Las distancias genéticas o niveles de divergencia de secuencia reflejan el número esperado de cambios por sitio que han ocurrido desde que las secuencias divergieron de su

ancestro común (Lemey et al., 2009). Estas distancias fueron estimadas usando los datos del gen mitocondrial Citocromo b bajo los parámetros del modelo de sustitución Kimura 2-parameter (Kimura, 1980) en el programa MEGA (Kumar, Tamura y Nei, 1993). Los valores de distancias genéticas promedio fueron estimados para los clados seleccionados, y se usaron para inferir niveles de divergencia entre los grupos taxonómicos, tomando como referencia los valores estimados en Bradley y Baker (2001), Baker y Bradley (2006) y Salazar-Bravo y Yates (2007).

4.2. ANÁLISIS DE VARIABLES CUANTITATIVAS

4.2.1. CARACTERIZACIÓN MORFOMÉTRICA

Se analizaron 169 especímenes de *Microryzomys* (Anexo 2), a los que se les registraron 16 medidas cráneo-dentales (ver Anexo 3) con base en medidas estándar para roedores según Carleton y Musser (1989), Percequillo (2003), Chávez (2012), Alvarado y D´Elía, (2013), Tinoco (2015). El nombre de las medidas, su abreviatura y definición se detalla en el Anexo 4.

Cada variable fue medida tres veces con un calibrador digital de 0,01 mm de precisión. Con la finalidad de reducir el error experimental, se registraron las medidas en el lado izquierdo de los cráneos en todos los casos como sugiere Alvarado (2005).

No se incluyeron medidas corporales ya que fueron registradas por diferentes personas, lo que aumentaría el error de medición (Alvarado, 2005), además que en el estudio de Carleton y Musser (1989) mencionan que solo la longitud de la cola sirvió para separar a las dos especies. El primer paso en cualquier análisis es evaluar el impacto de los datos faltantes, identificar datos atípicos, y realizar pruebas para los supuestos de los análisis factoriales (Hair, Black, Babin y Anderson, 2013).

Siempre, al presentar resultados cuantitativos, se usan comúnmente la media aritmética y la desviación estándar como indicador del valor central, además de valores de tendencia central (Gallego, 2003). Por lo tanto, para cada medida se calculó la media, desviación estándar, valores máximos y mínimos, y valores atípicos (Sánchez, 2016). Se realizaron pruebas estandarizadas multivariadas cuyo objetivo es explicar y predecir el grado de relación entre las variables morfométricas (Hair et al., 2013; Ramírez et al., 2017).

4.2.2. ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS

En primer lugar, se analizaron las medidas de dispersión de cada variable dentro de las poblaciones, representadas mediante un diagrama de cajas y bigotes, donde se observaron las medidas de tendencia central y se detectó asimetría y datos atípicos de la muestra de datos. Las representaciones gráficas de los análisis se realizaron en el programa R v.3.4.4, con el paquete Stats (R Core Team, 2018).

Se procedió a centrar las variables, mediante la resta de la media general de cada variable de cada observación, este paso facilita la interpretación cuando las variables no tienen el mismo promedio (Ramírez et al., 2017).

Posteriormente, se analizaron los datos faltantes que se producen por problemas al momento de registrar los datos, como en el caso de que los cráneos estén rotos o que hayan perdido ciertas estructuras, lo que provoca la reducción de la información del conjunto de datos. Para tratar de minimizar este efecto, Hair y colaboradores (2013) y Ramírez y colaboradores (2017) proponen que, si se tiene un 10 % de datos faltantes, se eliminen o no se tomen en cuenta dichas variables, reduciendo así la extensión de estos.

Para evitar eliminar individuos, se comparó el índice de correlación de las variables con datos faltantes con respecto a las variables sin datos faltantes, de esta manera, si la correlación es > 0, 70 se puede eliminar la variable con datos faltantes, para que no afecte los análisis posteriores (Hair et al., 2013).

De haber existido todavía datos faltantes dentro de las variables restantes, se reemplazaron estos datos con la media, en el caso que la variable presentara una distribución normal (Hair et al., 2013). Para evaluar la normalidad de cada variable métrica, se realizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov que determina la máxima diferencia entre las frecuencias acumuladas observadas y esperadas; partiendo de que los datos tienen una distribución determinada, se puede calcular el promedio o la media de sus dos valores inmediatos (Ramírez et al., 2017). La prueba fue realizada en el software R v.3.4.4, con el paquete Stats (R Core Team, 2018).

4.2.3. PRUEBA T DE STUDENT

Se realizó una prueba de *t* de Student tomando en cuenta los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas con el fin de comparar si las medias de cada variable de dos

muestras independientes, en este caso correspondientes a las especies *M. altissimus* y *M. minutus*, son iguales o significativamente diferentes; valores de $p < 0,05$ significan que se rechaza la hipótesis nula de igualdad y es más probable que exista diferencias morfométricas estadísticamente significativas entre esas especies (Sábado, 2010; Hurtado y Silvente, 2012). Se realizó en el programa R v.3.4.4 con el paquete Tidyverse (R Core Team, 2018).

4.2.4. SUPUESTOS DE MULTICOLINEALIDAD

Se realizó la prueba de adecuación de la muestra de Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) (Kaiser, 1974) que compara las magnitudes de los coeficientes de correlaciones parciales dentro de un rango entre 0 y 1. Los valores mayores a 0,7 indican que es aceptable proseguir con otros análisis factoriales. Se lo realizó en el programa R v.3.4.4 con el paquete Psych (R Core Team, 2018).

4.2.5. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Una vez lista la matriz de datos, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) cuyo objetivo es resumir la información contenida en el número original de las variables en un set más pequeño de estas (Hair et al., 2013). Se recomienda reducir la dimensionalidad, debido a que la totalidad de los componentes principales no se puede incluir en todos los análisis (Cordeiro, Baylac, Denys y Marinho., 2006). Con base en sus componentes, se sabe que el componente principal 1 resume la variación respecto al tamaño y el componente principal 2 representa la variación de la forma (Benítez y Puschel, 2014). Este análisis es útil cuando se cuenta con variables altamente correlacionadas (Anderson, 2003) y fue ejecutado en el programa PAST (Hammer, Harper y Ryan, 2001). Mediante este análisis se pudo categorizar si existe diferenciación morfológica y sexual entre las especies de *Microryzomys* y comparar con el análisis de Carleton y Musser (1989).

Para analizar la diferenciación morfométrica, se clasificaron los datos mediante su identificación como *M. minutus* y *M. altissimus*. Se agregaron también especímenes de la especie *Oreoryzomys balneator* a modo de comparación, que corresponde al género hermano de *Microryzomys, según* el análisis filogenético de Smith y Patton (1999), Weksler (2006), y el de Pinto et al. (2018). Se repitió el procedimiento solo con datos de *M. altissimus* para

analizar la variación geográfica y dimorfismo sexual, para encontrar variaciones que permitan sospechar de una subespecie.

4.2.6. ANÁLISIS DEL NÚMERO ÓPTIMO DE AGRUPACIONES

Con propósitos exploratorios y taxonómicos mediante una clasificación empírica de las observaciones, se realizó un análisis de agrupamientos, que se centran en clasificar un individuo similar a otro en función de las variables establecidas, para analizar relaciones que no se habían mostrado previamente (Gómez, 2002; Sharma, Bajpai y Litoriya, 2012; Ramírez et al., 2017). Se caracteriza por ser una técnica descriptiva, que no tienen una base estadística, usada en varios campos de investigación, así como derivación de taxonomías en biología (Hair et al. 2013; Ramírez et al., 2017). Los algoritmos de agrupamiento se usan para encontrar subgrupos y clasifican el conjunto de datos en clústeres menores basados en similitudes entre ellos (Hair et al., 2013). A diferencia del Análisis Discriminante, los grupos obtenidos no están predefinidos (Hair et al., 2013).

Las pruebas que se realizan antes de aplicar el análisis de agrupación son: el método de Silueta promedio que valida los resultados de las agrupaciones, y mide la similitud de un individuo con los otros individuos de su propio grupo. Los valores van de 1 a -1, un valor cercano a 1 indica que el individuo está bien agrupado (Kaufman y Rousseeuw, 1990). Asimismo, se realizó el método de Brecha o Gap que compara el total de la variación dentro de un clúster para diferentes valores k con sus respectivos valores esperados (Hair et al., 2013).

Se usó el paquete NbClust v.1.0 para validar las agrupaciones ya que este provee el mejor esquema de agrupamiento obtenido variando todas las combinaciones de clústeres, distancias y métodos de conglomeración, facilitando 30 índices para determinar el número óptimo de grupos en un conjunto de datos (Charrad, Chazzali, Baiteau y Niknakfs, 2012).

Posteriormente, se realizó la prueba K-means clustering (Darken y Moody, 1990) que divide al conjunto de datos con *n* observaciones en un conjunto de *k* grupos, en el cual se debe especificar cuantos grupos se desea generar, usando el número de agrupaciones obtenido con el paquete NbClust v.1.0 (Charrad et al., 2012). El criterio de K-means clustering minimiza la distancia de los individuos de un mismo grupo y maximiza la distancia entre grupos.

Se realizaron los análisis de agrupaciones mencionados anteriormente con el fin de encontrar un consenso o comparar según otros criterios, cuál sería el número óptimo de grupos que se podían formar con el conjunto de datos.

4.3. ANÁLISIS DE LAS VARIABLES CUALITATIVAS

Se examinó un total de 181 especímenes, 105 especímenes de *Microryzomys altissimus*, 65 de *Microryzomys minutus* y 11 de *Oreoryzomys balneator* (ver Anexo 1), esta última por ser el género hermano de *Microryzomys* según Weksler (2006), que se encuentran preservados como pieles secas, cráneos y cuerpos en fluido (etanol 75 %), almacenados en colecciones de historia natural en las siguientes instituciones: Sección de Mamíferos del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M), Museo de Historia Natural Gustavo Orcés-V. de la Escuela Politécnica Nacional (MEPN) e, Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO).

Para llegar a la correcta identificación de los especímenes se revisaron las características diagnósticas propuestas por Carleton y Musser (1989) y la guía de identificación de Oryzomyinos de Weksler y Percequillo (2011). Además, se consideraron datos importantes como las coordenadas, fecha de recolección, altitud, sexo y edad.

Para determinar la edad de los individuos se utilizó el criterio de Percequillo (2003).

Clase I (CE1) Juvenil: el primer molar (M1) y el segundo molar (M2) no presentan desgaste aparente. Las cúspides están separadas por profundos valles. Anterolofo, mesolofo y posterolofo son reconocibles. El tercer molar no se encuentra eclosionado, o puede estar eclosionado, pero tiene la corona cerrada. La sutura esfenoccipital está abierta y llena de tejido cartilaginoso.

Clase II (CE2) adulto: el primer (M1) y segundo molar (M2) presentan poco desgaste, las cúspides diferenciadas. El anterolofo y mesolofo pueden encontrarse conectados por puentes, y se los puede reconocer con facilidad. El tercer molar (M3) presenta un mínimo desgaste. La sutura esfenoccipital presenta una osificación temprana, comienza por los extremos.

Clase III (CE3) adulto: el primer (M1) y segundo molar (M2) presentan poco desgaste, las cúspides más bajas. El anterolofo, mesolofo y posterolofo están reducidos y a veces no se los puede diferenciar uno de otro. El tercer molar (M3) presenta un desgaste notable, con la superficie oclusal plana o cóncava.

La sutura esfenooccipital es una abertura transversal que separa el hueso basioccipital del basiesfenoide. En roedores la sutura se encuentra totalmente fusionada al alcanzar la madurez, y en individuos jóvenes se encuentra abierta (Voss, 1998). Se trabajó únicamente con individuos adultos (Clase II y III) para no generar variación dentro de los datos.

Se realizaron observaciones de varios caracteres de forma a nivel de cráneo y mandíbula, así como de patrones de coloración del pelaje, para buscar diferencias morfológicas entre las poblaciones de *M. altissimus* de 169 ejemplares siguiendo lo propuesto por Carleton y Musser (1989), Weksler et al. (2006), Reig (1912) y Wilson et al. (2017). En casos relevantes y para documentar estas diferencias se realizaron fotografías de alta resolución.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. REVISIÓN DE ESPECÍMENES

Se identificaron 169 especímenes adultos de *Microryzomys* procedentes de 13 provincias del Ecuador (Tabla 1).

Tabla 1. Especímenes de *Microryzomys* revisados para los análisis morfométricos y morfológicos.

Provincia	*M. altissimus* n=104	*M. minutus* n=65
Carchi	9	18
Imbabura		3
Pichincha	9	8
Cotopaxi	4	1
Tungurahua	9	3
Bolívar	2	1
Chimborazo	6	
Azuay	20	
Loja	29	2
El Oro	1	1
Napo	11	19
Morona Santiago	1	4
Zamora Chinchipe	3	5

5.2. FILOGENIA Y VARIACIÓN GENÉTICA

5.2.1. INFERENCIA BAYESIANA (IB) Y MÁXIMA VEROSIMILITUD (MV)

Los análisis de Máxima Verosimilitud y de Inferencia Bayesiana, basados en 1140 pb del gen Citocromo b, de un total de 62 secuencias de *Microryzomys* y 23 de los grupos externos, resultaron en árboles con topologías idénticas. Se mostraron dos clados con alto soporte para los especímenes de *M. altissimus* (PP= 1,00/bootstrap = 96; Figura 1).

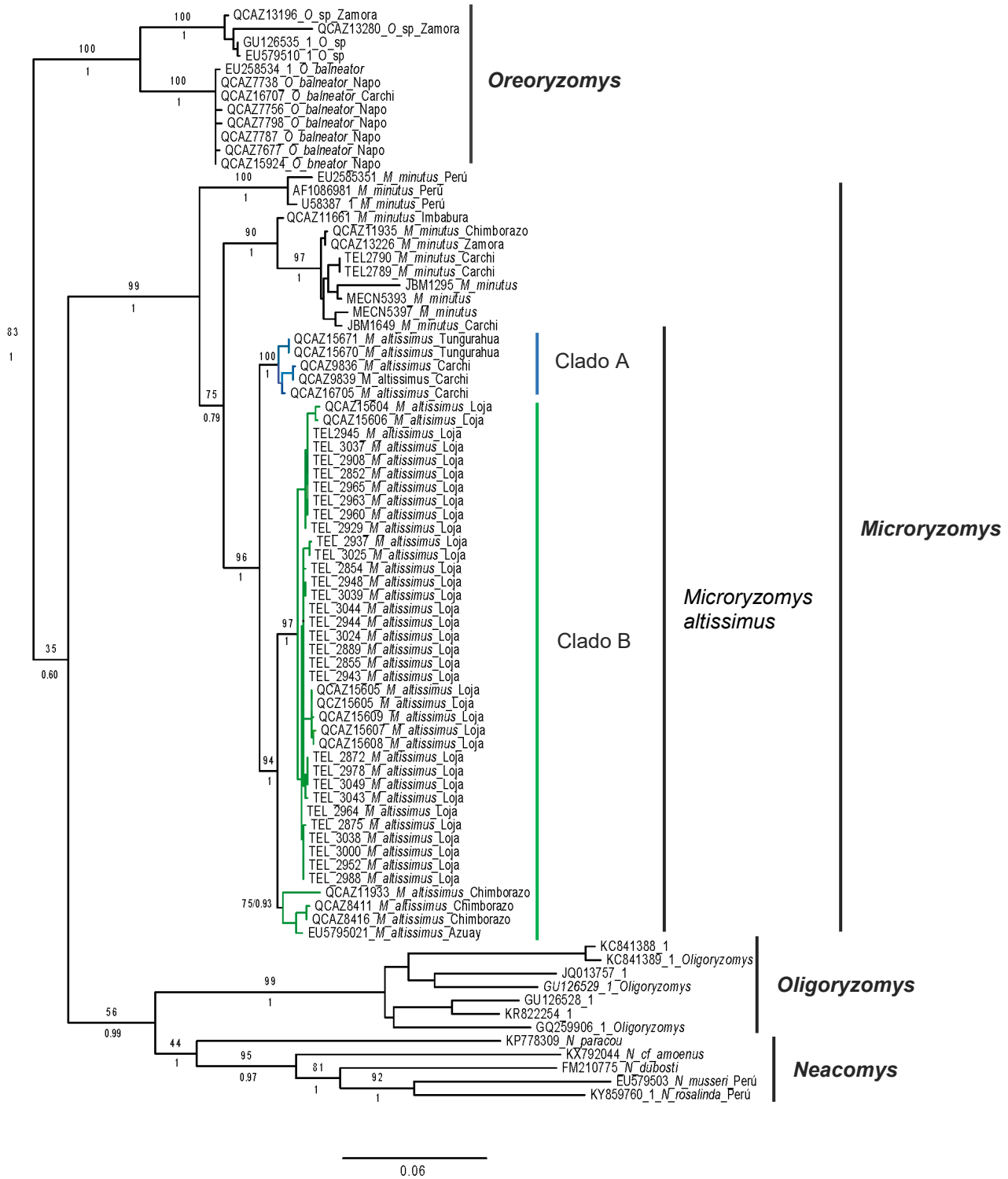


Figura 1. Filogenia del género *Microryzomys* en base al gen mitocondrial Citocromo b. Árbol basado en Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud. Cada secuencia está representada en los nodos terminales por el número de museo, nombre de la especie y localidad. Los valores por arriba de las ramas corresponden a boostraps, y los valores por debajo de las ramas correponden a las probabilidades posteriores. *Oreoryzomys, Oligoryzomys* y *Neacomys* son los grupos externos. La línea azul resalta el clado del norte (Clado A) con especímenes de las provincias del Carchi y Tungurahua, y la línea verde el clado del sur (Clado B) con especímenes de las provincias de Chimborazo, Azuay y Loja.

El género *Microryzomys* resultó monofilético respecto al género *Oligoryzomys* y *Neacomys* (Figura 1), en contraste a lo encontrado por Smith y Patton (1993) que también usaron el gen mitocondrial Citocromo b, Weksler et al. (2006) que usaron secuencias del gen nuclear IRBP y por Pinto et al. (2018) que usaron secuencias del gen mitocondrial COI. Todos los estudios anteriores muestran que el género *Oreoryzomys* corresponde al clado hermano de *Microryzomys*. Sin embargo, la incongruencia con respecto a este nodo (*Microryzomys + Oreoryzomys)* en el presente estudio, muestra bajo soporte (PP=0,60/bootstrap=35). Esta baja resolución se puede deber a que no se usaron la misma cantidad de especímenes de cada género y a que el gen mitocondrial podría no ser el adecuado para revelar, a profundidad, las relaciones de este nodo. Es posible que con el uso en conjunto de genes nucleares esta relación se podría aclarar (Moravec, Šmíd, Štundl y Lehr, 2018).

Dentro del clado correspondiente a *M. altissimus* se pueden observar dos subclados con alto soporte: clado A-norte (BS=100, PP= 1), clado B-sur (BS=94, PP=1). El clado A está constituido por dos especímenes de *Microryzomys altissimus* de Tambaló, provincia de Tungurahua, registrados a 3684m (QCAZ-M 15670 y 15671) identificados erróneamente como *M. minutus*, pero en base a su morfología se los reidentificó como *M. altissimus*, y tres individuos de Carchi de la Reserva Ecológica El Ángel a 3750-3765 m (QCAZ-M 9836, 9839, 16705).

El clado B contiene especímenes del Parque Nacional Sangay, provincia de Chimborazo, registrados a 2962 m; uno de ellos (QCAZ-M 11933) identificado anteriormente como *M. minutus* en el estudio de Lee (2011) y posteriormente reidentificados por Pinto et al. (2018) como *M. altissimus*. El clado B también contiene un espécimen de Azuay y 42 especímenes del Parque Nacional Yacuri, de la provincia de Loja, registrados entre 3226 a 3400 m.

5.2.2. DISTANCIAS GENÉTICAS

Las distancias genéticas corregidas basadas en el modelo por default de Kimura, fueron usadas para comparar con otros estudios como John y Avise (1998); Bradley y Baker (2001) y Brito, Tinoco, Curay y Pardiñas (2019); mostraron un valor de 2,40 % entre los dos clados que se obtuvieron de *Microryzomys altissimus* (Tabla 2).

Tabla 2. Distancias genéticas corregidas entre individuos de *Microryzomys*. Distancias basadas en el modelo de Kimura 2-parámetros usado para análisis filogenéticos. Corresponden a los clados mostrados en la Figura 1.

		1	2	3	4
1	*Microryzomys altissimus* (Loja-Chimborazo-Azuay) clado B				
2	*Microryzomys altissimus* (Carchi-Tungurahua) clado A	2,40 %			
3	*Microryzomys minutus* (Ecuador)	6,50 %	5,80 %		
4	*Microryzomys minutus* (Perú)	6,60 %	6,10 %	6,30%	

Se han reportado valores relativamente bajos de distancias genéticas intraespecíficas en distintas formas de *Thomasomys paramorum* con distancias entre 3,5- 5,7 % (Boada, 2013); y de *Nephelomys albigularis* con distancias mínimas de 4,71 % (Tinoco, 2015). Además, para *Reithrodontomys espectabilis* y *R. gracilis* se ha registrado distancias bajas de 1,2%, considerándolas especies válidas (Arellano, González y Rogers, 2005). Baker y Bradley (2006) mostraron valores de divergencia intrapoblacional de roedores Sigmodontinos y Peromyscinos de 0,0 a 1,4 %.

Según Bradley y Baker (2001) valores mayores al 2 %, como el caso del presente estudio de 2,40 % para *Microryzomys altissimus* del norte y sur del país, podrían indicar especies válidas; mientras mayor es este valor, mayor será la probabilidad de que se representen dos especies biológicas. Smith y Patton (2007) mencionaron que varias especies de roedores que habitan en los Andes muestran valores de distancias genéticas bajas, posiblemente por procesos de especiación recientes. Además, evidencias con plantas vasculares y varias especies de vertebrados, señalan que la mayoría de los linajes de páramo son jóvenes y que se originaron hace 5,33- 0,0025 Ma (Muñoz y Caterino, 2020).

Con base en la diferenciación genética entre los grupos filogenéticos, el clado A podría ser considerado como una unidad taxonómica no descrita formalmente (Vieites et al., 2009). Probablemente, al añadir secuencias del gen mitocondrial Citocromo b de los especímenes de Perú, donde se halla la localidad tipo de *M. altissimus sensu stricto* (Osgood, 1933), estos se encuentren genéticamente separados de los de Ecuador o podría suceder que los individuos de Perú se posicionen junto con los individuos de Ecuador del clado B-sur, lo que significaría que *M. altissimus sensu stricto* se distribuye desde el sur de Ecuador hasta Perú.

Pinto et al. (2018) usaron por primera vez secuencias de gen mitocondrial COI con las dos especies reconocidas morfológicamente de *Microryzomys* confirmando así a *M. altissimus* y *M. minutus* como especies hermanas, al menos para los especímenes de Ecuador. Los datos obtenidos en el presente estudio sugieren que *M. altissimus* está compuesto de dos variaciones geográficas nombradas clado A y clado B, con un valor de distancia genética de 2,40 % entre ellas y que los especímenes de *M. minutus* de Ecuador se encuentran diferenciados de los especímenes identificados como *M. minutus* de Perú, con una distancia genética de 6,30 %. Además, al comparar la distancia genética entre *M. altissimus* clado A vs *M. minutus* Ecuador arroja un valor de 5, 80%; *M. altissimus* clado A vs. *M. minutus* Perú, 6,10 %; *M. altissimus* clado B vs. *M. minutus* Ecuador 6,50%; *M. altissimus* clado B vs. *M. minutus* Perú, 6,60%. Así se puede corroborar que *M. altissimus* y *M. minutus* son especies distintas con valores de distancias genéticas de entre 5, 80 y 6,60 %.

González et al. (2009) mencionan que en los individuos que se distribuyen en áreas altas de sistemas montañosos, no sería sorpresivo que sus poblaciones puedan presentar formas que en algún momento pudieron ser una sola población, pero que actualmente estén aisladas y diferenciadas genéticamente, como podría ser el caso de las poblaciones de *M. altissimus* del norte y sur de Ecuador. Esto se debe en gran parte a la gran disponibilidad de hábitats nuevos que se formaron por el levantamiento de las cadenas montañosas (Flantua et al., 2019).

5.3.ANÁLISIS DE LAS VARIABLES CUANTITATIVAS

5.3.1. ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS Y LA PRUEBA *T* DE STUDENT

En promedio, los especímenes de *M. altissimus* tienen una placa zigomática (ZB) más ancha, una altura del cráneo (HBC) mayor, un ancho del puente palatino mayor (BPB), un foramen incisivo (IF) más largo y el primer molar (WM1) más ancho, en comparación a *M. minutus* (Tabla 3). Esto coincide con la diferenciación de caracteres cuantitativos entre las dos especies de *Microryzomys* realizada por Carleton y Musser (1989), donde mencionan que la longitud y ancho de los molares, la amplitud de la bóveda craneana y la longitud del foramen incisivo, son más grandes proporcionalmente en *M. altissimus*. Además, los valores de *p* obtenidos en la prueba *t* de Student indican que la altura del cráneo (HBC), el ancho del rostro (BR), la longitud del diastema (LD), el ancho del puente palatino (BPB), la longitud

de la hilera dental (LM1-3) y el ancho del primer molar (WM1), son menores a 0,05; es decir, que se rechaza la hipótesis nula (Hurtado y Silvente, 2012), lo que indica que las medias son significativamente diferentes en esas variables, ayudando a diferenciar estas dos especies de *Microryzomys* (Tabla 3).

Tabla 3. Prueba *t* de Student y resumen de las variables morfométricas (medidas en mm) de *Microryzomys altissimus* y *Microryzomys minutus*. A lado derecho de cada variable se encuentran los valores máximos y mínimos (primera línea) y la media ± desviación estándar (segunda línea). Los valores con superíndice * en la prueba t de Student son menores al valor p< 0, 05; es decir, que las medias de esas variables son estadísticamente diferentes entre las dos especies de *Microryzomys* y en los valores con superíndice ^{NS} las medias son estadísticamente iguales.

VARIABLES	*M. altissimus* n=105	*M. minutus* n=65	Prueba *t*- Student Valor p
BZP	1,547- 2,093 1,834 ± 0,106	1,547 –2,093 1,814 ± 0,113	0,0556^{NS}
ZB	10,47– 12,93 11,61 ± 0,384	10,56–12,93 11,66 ± 0,514	0,4056 ^{NS}
HBC	7,013 – 8,303 7,649 ± 0,213	7,227–8,303 7,598 ± 0,188	0,01175*
BR	3,423– 4,680 3,950 ± 0,184	3,423–4,680 4,063 ± 0,246	8,038e-08*
LD	4,713– 6,433 5,611 ± 0,293	5,263–6,433 5,706 ± 0,298	0,001748*
LBP	2,783– 4,210 3,603 ± 0,228	3,240–4,210 3,639 ± 0,212	0,09886 ^{NS}
PPL	6,210– 8,347 7,291 ± 0,339	6,553–8,347 7,301 ± 0,396	0,8008 ^{NS}
BPB	1,957– 2,757 2,301 ± 0,125	1,957–2,503 2,274 ± 0,128	0,0245*
LIF	3,143– 4,620 3,894 ± 0,292	3,377–4,370 3,864 ± 0,214	0,253 ^{NS}
LM1-3	2,690– 3,493 3,071 ± 0,119	2,690 –3,263 2,990 ± 0,123	7,262e-11*
WM1	0,8233– 1,070 0,9118± 0,0391	0,8233–0,973 0,890 ±0,036	1,308e-08 *
MH	4,520– 5,570 5,011± 0,213	4,520–5,570 5,019± 0,228	0,9934 ^{NS}

Los datos atípicos se ubican por encima del 75 % y debajo del 25 % de los datos; es decir, por encima del valor más grande y por debajo del valor más pequeño de cada variable (Hair et al., 2014). Se puede observar que todas las variables, con excepción de BZP poseen

datos atípicos para *M. altissimus* (Figura 2); mientras que para *M. minutus* hay menos variables con datos atípicos y son: HBC, LD, ZB, BR, LBP (Figura 3).

Los variables que registraron datos atípicos se revisaron y se volvieron a medir para descartar errores de medición (Burka, 2001). Estos datos representan una muestra reducida del grupo. Los datos atípicos son observaciones diferentes del común de las observaciones, y pueden representar una mala interpretación de la muestra que, al momento de realizar agrupaciones, estos sean poco representativos de la población (Ramírez et al., 2017). Dado que en los análisis posteriores de ACP, por estar sobrepuestos los grupos analizados, no se pudieron diferenciar estos datos atípicos.

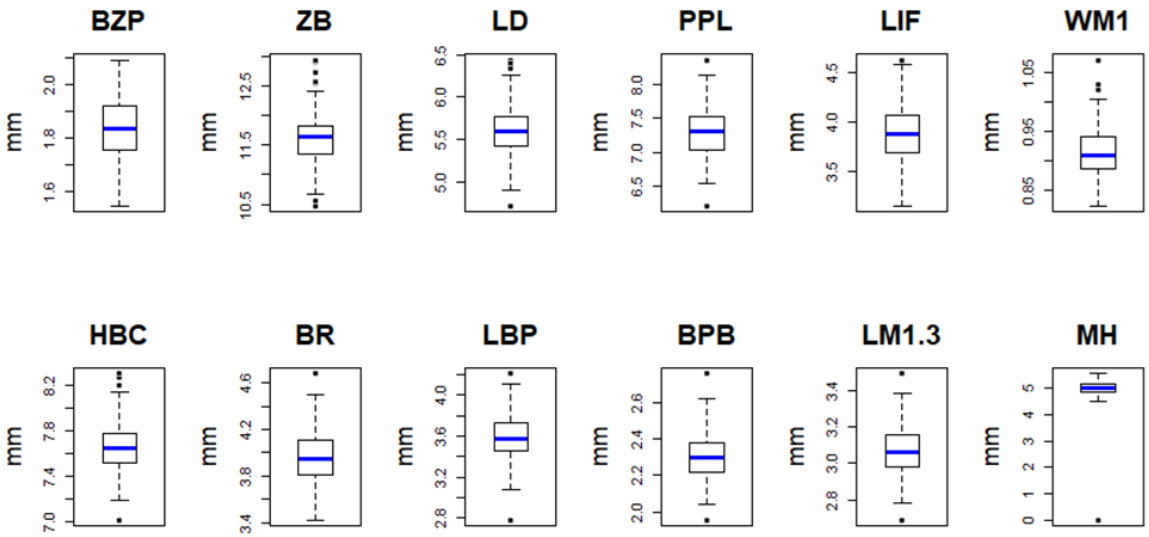


Figura 2. Diagramas de cajas y bigotes de 12 variables morfométricas de *Microryzomys altissimus*. Detección de valores atípicos, se observaron 11 de las 12 variables, con datos atípicos. Cada valor atípico está a una distancia de 2 a 3 desviaciones típicas de la media: abreviaciones de las variables en el Anexo 4.

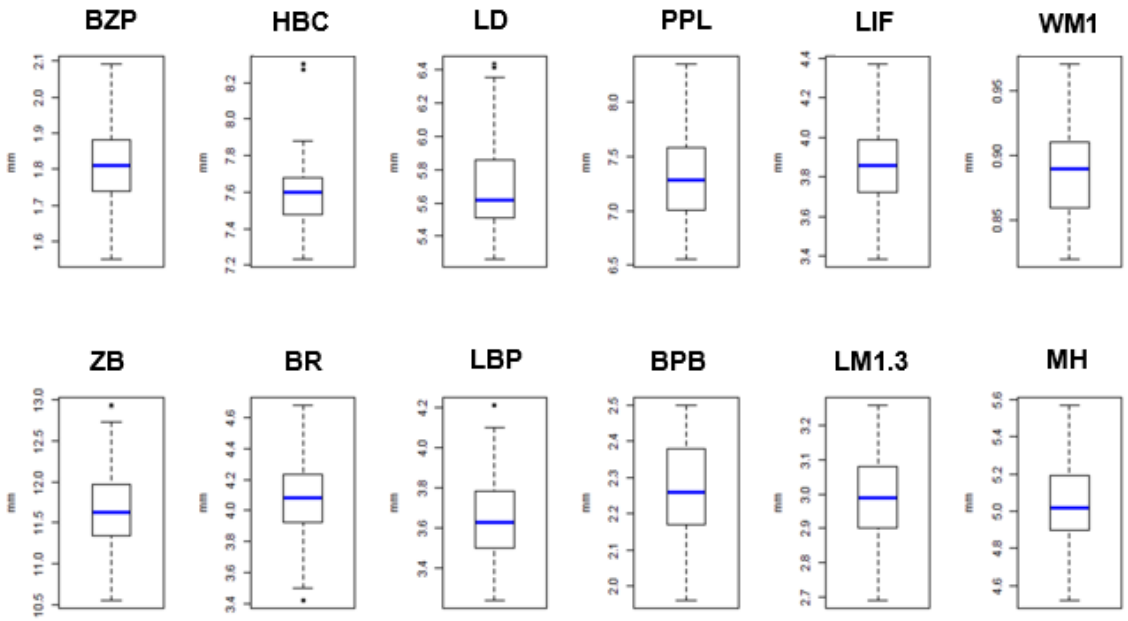


Figura 3. Diagramas de cajas y bigotes de 12 variables morfométricas de *Microryzomys minutus*. Detección de valores atípicos, se observaron 11 de las 12 variables, con datos atípicos. Cada valor atípico está a una distancia de 2 a 3 desviaciones típicas de la media: abreviaciones de las variables en el Anexo 4.

Mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov de normalidad para la distribución de los datos de variables métricas utilizados en otros estudios para analizar la normalidad univariada, como en el artículo de Prado y Percequillo (2011), se aceptó la hipótesis nula de normalidad para todas las variables, dado que se obtuvieron valores de $p > 0,05$ (Tabla 4). Esto nos indicó que se pueden rellenar los datos faltantes con la media de cada variable.

Tabla 4. Prueba de Normalidad Kmolgorov-Smirnov. Valores de $p > 0,05$ son considerados con distribución normal (12 variables y n=169).

VARIABLES	BZP	ZB	HBC	BR	LD	LBP	PPL	BM1S	LIF	LM1.3	WM1	MH
VALOR P	0,981	0,555	0,374	0,988	0,214	0,482	0,859	0,850	0,622	0,983	0,338	8,9e-06

5.3.2. SUPUESTOS DE MULTICOLINEALIDAD

Para computar el análisis de multicolinealidad se estimó el coeficiente de correlación entre las variables con datos faltantes (ONL, ZB, IOB, HBC, BBC, BR, LBP, PPL, MH) y

las variables sin datos faltantes (BZP, LD, BPB, LIF, BIF, LM1-3, WM1). De esta manera, si alguna de las variables con datos faltantes presenta una alta correlación con alguna variable sin datos faltantes, se puede eliminar la variable con datos faltantes y así no se afectan los análisis posteriores ni se eliminan individuos (Sánchez et al., 2016). Los valores mayores a 0,7 fueron tomados como altamente correlacionadas. Tres variables con datos faltantes resultaron altamente correlacionadas a las variables sin datos faltantes: Longitud occipitonasal (ONL), ancho del interorbital (IOB) y ancho de la caja craneana (BBC). Estas variables pudieron ser eliminadas sin afectar los análisis posteriores.

En la prueba de adecuación de la muestra KMO (Kaiser-Meyer-Olkin), se obtuvo un valor de 0,56 para la variable ancho del foramen incisivo (BIF), que indica que no es recomendable el uso de esa variable para el análisis factorial. Los valores cercanos a 0 indican que las correlaciones entre pares de variables no son explicadas por las otras variables (Grajales, 2000). Quitando esa variable, se obtuvo un valor general de adecuación de la muestra de 0, 83 (Tabla 5), al ser el valor cercano a 1 se siguió con los otros análisis multifactoriales.

Tabla 5. Análisis de la matriz de correlaciones. Supuestos de multicolinealidad para 12 variables morfométricas (n=169), mediante la prueba KMO ((Kaiser-Meyer-Olkin).

VARIABLES	VALOR KMO
BZP	0,88
ZB	0,87
HBC	0,86
BR	0,91
LD	0,77
LBP	0,84
PPL	0,90
BM1S	0,89
LIF	0,73
LM1-3	0,72
WM1	0,76
MH	0,81
VALOR GENERAL	0,83

5.3.3. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

El análisis de componentes principales mostró que las dos agrupaciones correspondientes a las dos especies de *Microryzomys* están sobrepuestas y se separan de la agrupación correspondiente a *Oreoryzomys balneator* (Figura 4). Excluyendo a *Oreoryzomys balneator* de los datos, se puede observar una tendencia de *M. altissimus* hacia los cuadrantes superiores y de *M. minutus* hacia los cuadrantes inferiores del componente 2 (Figura 5).

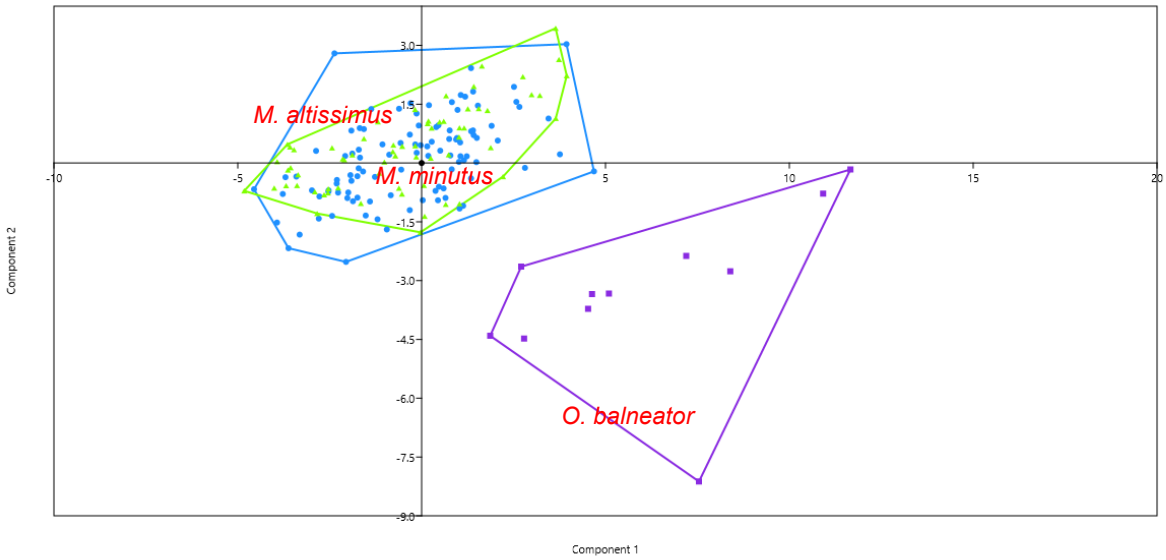


Figura 4. Análisis de Componentes Principales entre las dos especies de *Microryzomys* y su género hermano *Oreoryzomys*. Diferenciación morfométrica con base en 16 variables cráneo-dentales estandarizadas. El CP1 aportó 43.1% y el CP2 12,543 % de la varianza explicada.

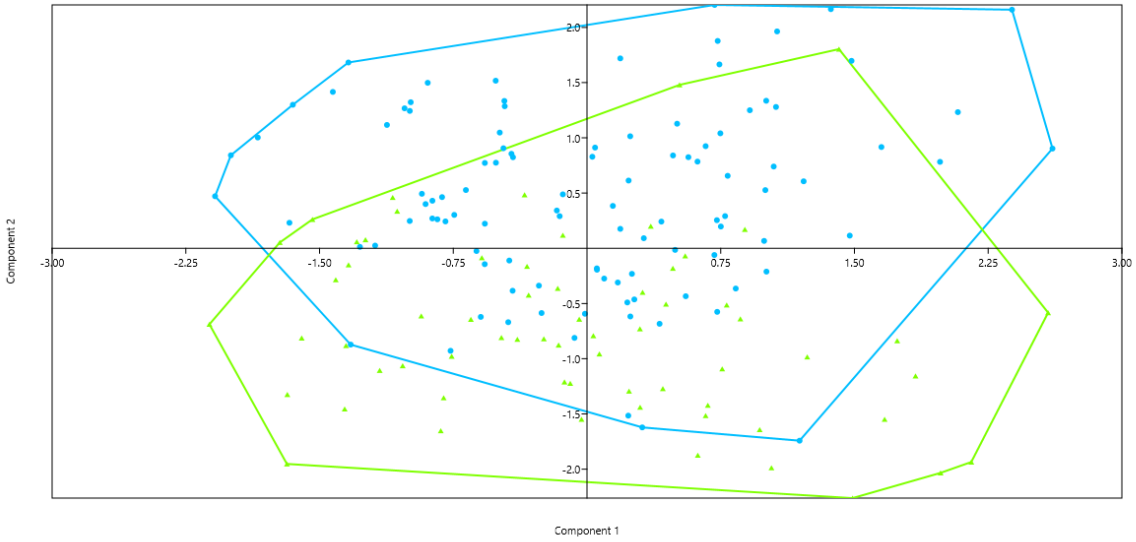


Figura 5. Análisis de Componentes Principales (ACP) con 12 variables morfométricas de *Microryzomys*. *M. altissimus* (Polígono azul) y *M. minutus* (Polígono verde). Los primeros dos componentes principales mostraron en total 52,90 % de la variación al extraer al grupo *Oreoryzomys.* El CP1 aportó un 37,95 % y el CP2 aportó el 14,94 % (Tabla 6).

Los primeros dos componentes capturaron la mayoría de la variación entre estos dos agrupamientos, con 37,95 % para el primer componente y 14,94 % para el segundo componente (Tabla 6). En el primer componente (PC1), el ancho de la placa zigomática (BZP), amplitud de los arcos zigomáticos (ZB), longitud del diastema (LD), la longitud del postpaladar (PPL) y el alto de la mandíbula (MH) tienen los valores de carga mayores, influenciando la posición de los individuos en ese eje (Figura 6). Sin embargo, la diferencia es mínima entre los dos grupos.

En el segundo componente (PC2), la amplitud del rostro (BR), longitud del diastema (LD), longitud de la hilera dental (LM1-3) y el ancho del primer molar (WM1) fueron las variables más explicativas (Figura 7). La agrupación de *M. minutus* tiene una tendencia de distribución hacia la parte inferior del eje del componente principal 2, que presenta las variables amplitud del rostro (BR) y longitud del diastema (LD) más grande en relación con los individuos de *M. altissimus,* que tienden hacia la parte superior del componente 2, con una hilera dental más larga (LM1-3) y un primer molar más ancho(WM1).

Tabla 6. Aportes de las 12 variables morfométricas cráneo-dentales al Análisis de Componentes Principales. Porcentajes de diferenciación entre los grupos de *M. altissimus y M. minutus*.

VARIABLES	COMPONENTE	
	1	2
BZP	0,31148	0,20906
ZB	0,38758	-0,19209
HBC	0,19477	0,27162
BR	0,27594	-0,37021
LD	0,36258	-0,33854
LBP	0,27358	-0,093995
PPL	0,3681	-0,15054
BM1S	0,30301	-0,071974
LIF	0,26565	0,13192
LM1.3	0,24008	0,52438
WM1	0,22369	0,51185
MH	0,16378	0,053943
Valor propio	4,55499	1,79358
% varianza	37,958	14,946

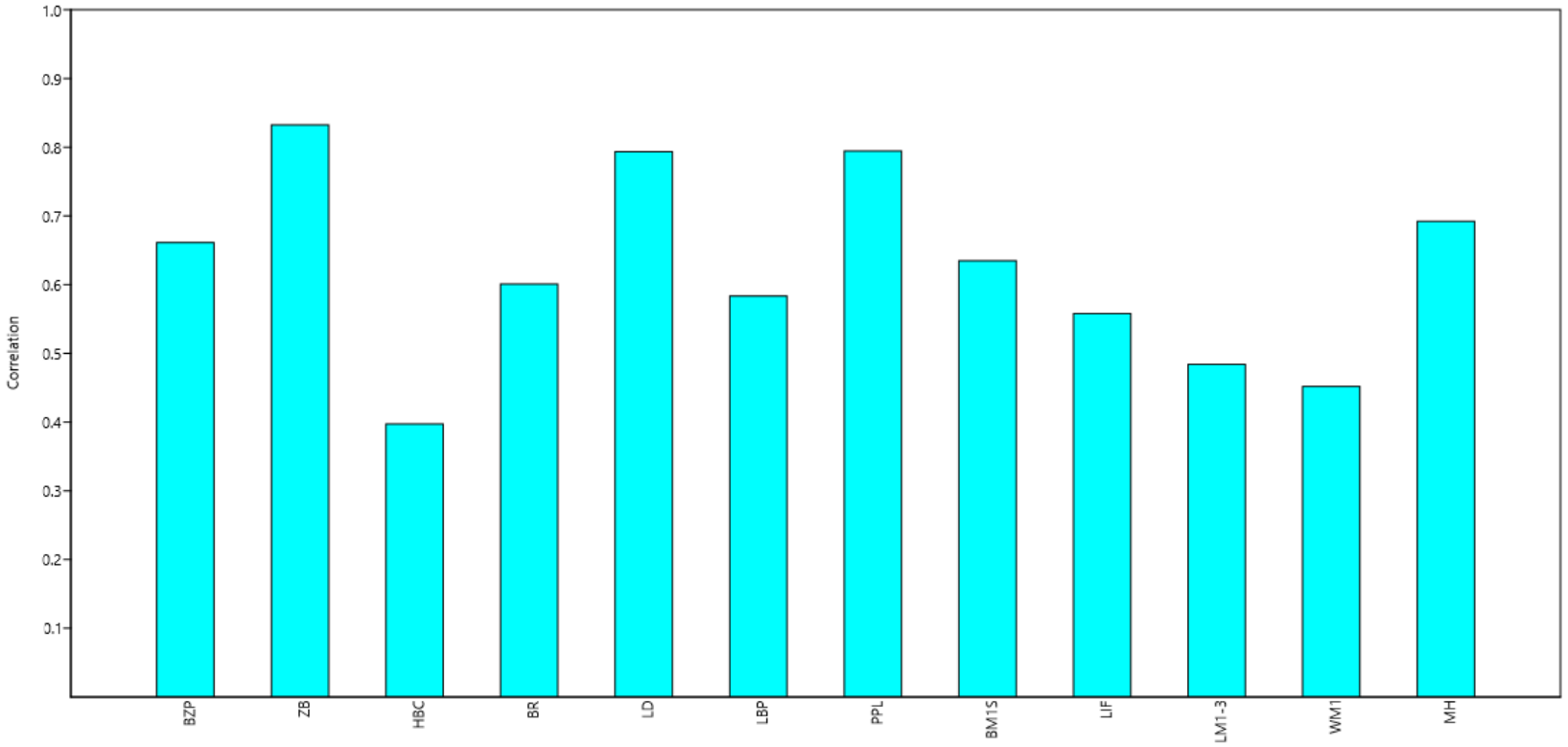


Figura 6. Correlación de las variables con el CP1 en relación a dos agrupaciones morfométricas. Se demuestra una asociación positiva entre las variables para determinar diferencias entre las dos especies del género *Microryzomys*; las variables más representativas son BZP, ZB, LD, PPL, BM1S y MH (descripción de las variables en el Anexo 4).

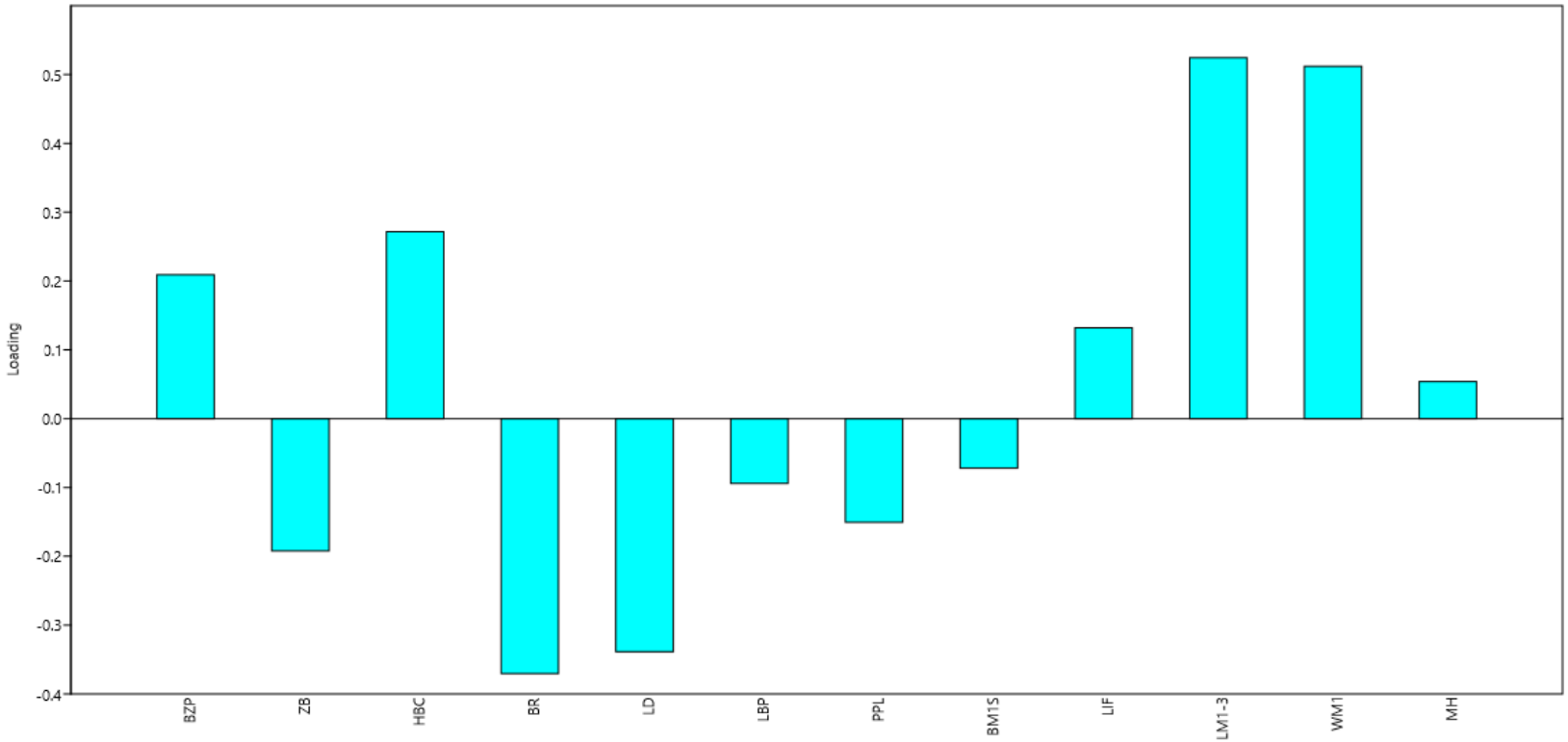


Figura 7. Correlación de las variables con el CP2 en relación a dos agrupaciones morfométricas. Se demuestra una asociación positiva entre las variables para determinar diferencias entre las dos especies del género *Microryzomys;* las variables más representativas son BR, LD, LM1-3, WM1 (descripción de las variables en el Anexo 4)

Sin embargo, al presentarse un solapamiento entre las dos especies de *Microryzomys* y un valor total bajo entre los dos componentes de 52,89 %, similar al valor obtenido en el estudio de Carleton y Musser (1989) con 55,9 % de la variación de *Microryzomys*, se demuestra que las variables morfométricas no son suficientes para explicar la variación entre estas especies. Dado que las diferencias morfométricas no son evidentes entre las dos especies ya reconocidas morfológicamente, fue aún más desafiante encontrar agrupaciones geográficas o dimorfismo sexual, mediante el análisis de ACP para *M. altissimus*. Otros estudios con roedores Sigmodontinos han obtenido en sus análisis de componentes principales porcentajes relativamente bajos. Boada (2013) determinó, mediante análisis moleculares, tres linajes nuevos de *Thomasomys paramorum,* y obtuvo solo un 39,56 % de la varianza en los dos primeros componentes principales en su ACP; por su parte, Chávez (2012) obtuvo un 60 % de la variación en total con tres componentes principales para *Reithdontomys mexicanus.*

Por otro lado, en cuanto al dimorfismo sexual, tampoco se encontró variación entre las dos especies de *Microryzomys*, ni en las poblaciones de *M. altissimus*. La ausencia de éste concuerda con el estudio de Carleton y Musser (1989), que mencionan que el cráneo de *Microryzomys* exhibe poco dimorfismo sexual y que solo la longitud de la cola de *M. minutus* contribuyó a la separación de las muestras en el primer componente, por lo que interpretaron sus resultados como un indicativo de solo dos especies biológicas.

Además, dentro de la tribu Oryzomyini, el dimorfismo sexual es notable solo en algunas partes del cráneo del género *Oligoryzomys* y en algunas poblaciones de *Aegialomys* y *Cerradomys* (Prado y Percequillo, 2011). Incluso dentro de otras familias, como Muridae, existe poca variación en dimorfismo sexual (Davis, 1983). Bird, Fernandez, Skillings y Toonen (2012) citan a Bolnick y Doebeli (2003), quienes sugieren que, si unas poblaciones no tienen dimorfismo sexual, la especiación es más probable y, que, si evoluciona el dimorfismo, la especiación es aún más posible pero menos probable, pues la división adaptativa podría favorecer el dimorfismo sexual, donde cada sexo divide el recurso en lugar de la evolución del aislamiento reproductivo con dos linajes que dividan el recurso (Bird et al., 2012).

En el estudio de Prado y Percequillo (2011), con *Aegialomy*s, se menciona que es más importante evaluar la variación relacionada al sexo y a la edad que revisar la variación geográfica, debido a que estas fuentes de variación fenotípica intraespecífica podrían confundir

los análisis de semejanza y diferencia entre poblaciones. Otros autores como Carleton y Musser (1989) con *Microryzomys* y Voss (1991) con *Zygodontomys,* detectaron diferencias morfológicas a nivel craneal conforme a la edad; es decir, se muestra mayor variación conforme el animal va envejeciendo.

5.3.4. NÚMERO ÓPTIMO DE AGRUPACIONES

El método de Silueta mostró que el número óptimo de agrupaciones es de dos, al igual que el método de NbClust, en contraste con el método de Brecha que solo arrojo un grupo con los datos de ambas especies de *Microryzomys*, lo que demuestra la gran similaridad morfométrica de estas dos especies (Figura 8).

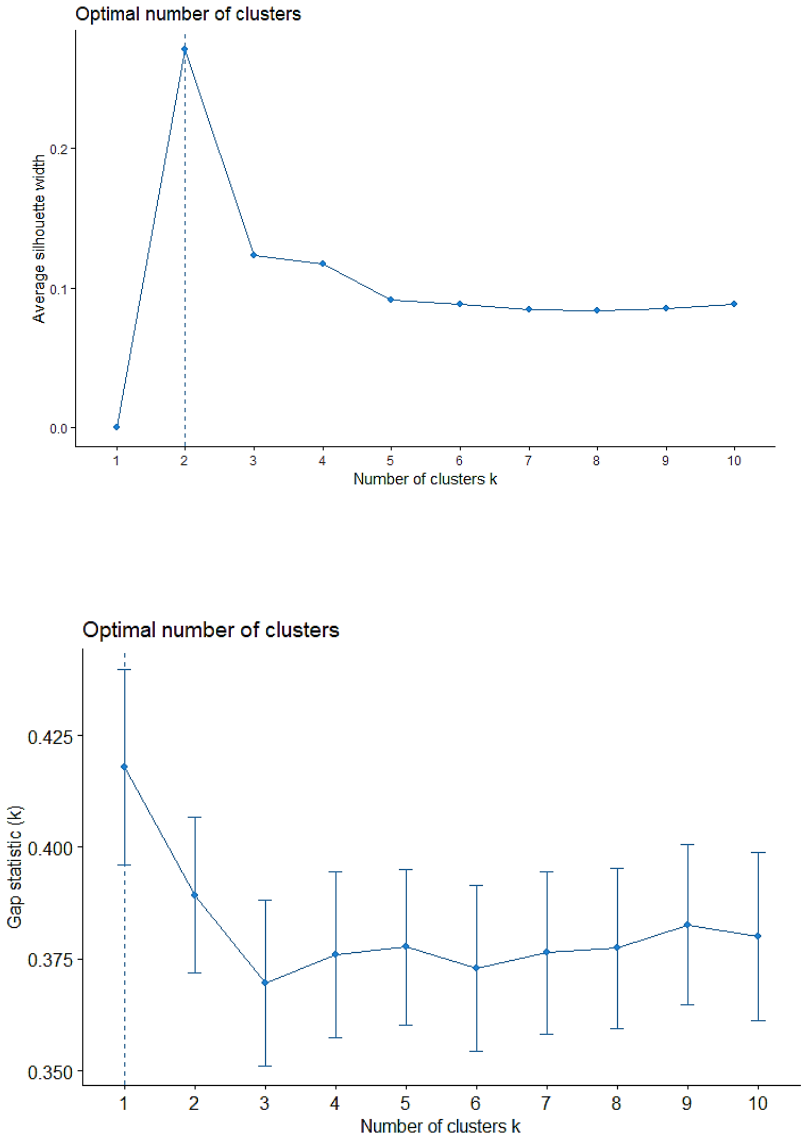


Figura 8. Determinación del número óptimo de agrupaciones según el método Silhoutte y Gap Stat. El criterio de Silhoutte determina dos agrupaciones correspondientes a *M. altissimus* y *M. minutus*, mientras que el método Gap Stat no encuentra diferencias suficientes para clasificar los datos en dos agrupaciones y muestra solo un grupo para las dos especies.

A modo exploratorio, se realizó una matriz de confusión mediante el método K-means, donde se estableció que los datos se agrupen en dos grupos, referentes a las dos especies en comparación: *M. altissimus*, *M. minutus*, para analizar si mediante este método los individuos que ya se tenía identificados *a priori* en cada especie, se posicionaban dentro de los grupos

resultantes. Se determinó que, al agrupar los datos en dos grupos, los datos no se mostraron asignados a un grupo específico, sino que se mezclaron en los dos grupos correspondientes a ese género (Tabla 7), lo que sugiere que los individuos de ambas especies tienen características muy similares, impidiendo discriminarlas, por lo que fue poco informativo al analizar los datos solo de *M. altissimus.* Dicho análisis se utilizó en este estudio con propósito exploratorios para argumentar hipótesis relacionadas a la estructura de los individuos (Hair et al., 2013).

Tabla 7. Matriz de confusión de dos especies del género *Microryzomys* mediante el algoritmo K-means. Clasificación de 169 individuos de dos especies (*M. altissimus, M. minutus*). La tabla indica que no hay diferencias suficientes para clasificar a cada especie en un solo grupo.

AGRUPACIÓN ASIGNADA	AGRUPACIÓN PREDICHA		
	1	2	TOTAL
1. *M. altissimus*	44	60	104
2. *M. minutus*	30	35	65
TOTAL	74	95	169

5.4. ANÁLISIS DE LAS VARIABLES CUALITATIVAS

5.4.1. MORFOLOGÍA CRANEAL

De los 169 especímenes analizados, 104 correspondieron por la morfología a *Microryzomys altissimus,* según las características descritas por Carleton y Musser (1989), Weksler (2006), Lee et al. (2015) y Burneo (2015). En el presente estudio, mediante fotografías de alta resolución, se hallaron diferencias morfológicas entre las poblaciones de *M. altissimus* en el norte y sur del Ecuador, que podrían respaldar los análisis moleculares que indicaron que *M. altissimus* probablemente presente dos formas geográficas (Figura 9) siendo la forma del norte un linaje genéticamente diferente no descrito. Además de observar varias características que diferencian a *M. altissimus* de *M. minutus*, reportadas por Carleton y Musser (1989) como son: la longitud y ancho del foramen incisivo, el ancho del puente palatino y el proceso capsular de la mandíbula; se proponen otras como: la amplitud interorbital, la muesca cigomática, el

tamaño y grosor del incisivo superior, el tamaño del proceso coronoides y el grosor del proceso condilar (Figura 10 y 11).

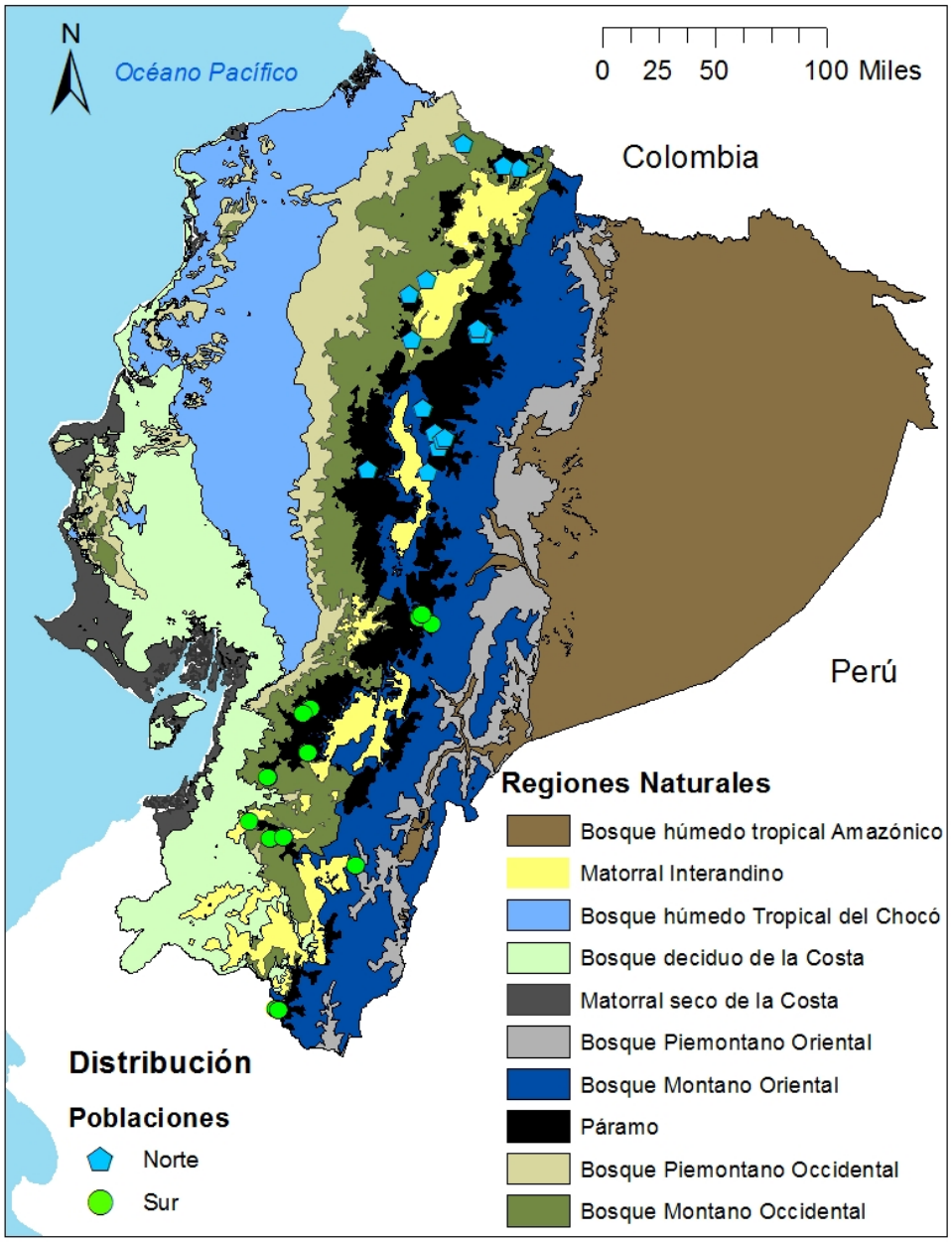


Figura 9. Mapa de distribución según las regiones naturales de dos poblaciones de *M. altissimus* en base a la morfología. Se observa la presencia de estas poblaciones del norte y del sur del país en los parches de páramo.

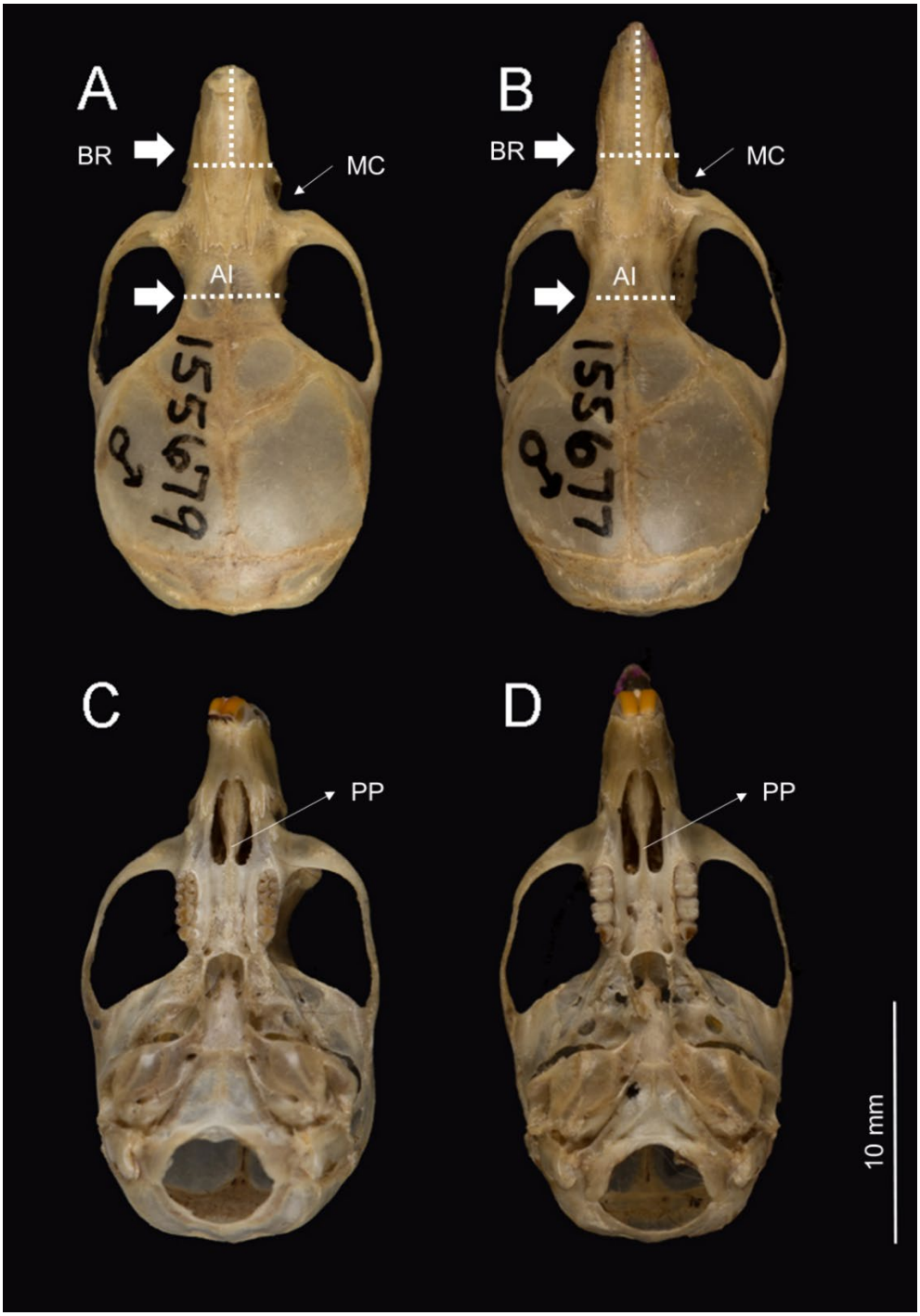


Figura 10. Vistas dorsal y ventral de los cráneos de *Microryzomys minutus* y *Microryzomys altissimus*. A y C corresponden a *M. minutus* (QCAZ-M 155679); B y D, a *M. altissimus* (QCAZ-M 155677). Las flechas indican en A y B la longitud y la amplitud del rostro (BR), la amplitud del interobital (AI), y la amplitud de la muesca cigomática (MC). Las flechas indican en C y D, el proceso del palatino (PP).

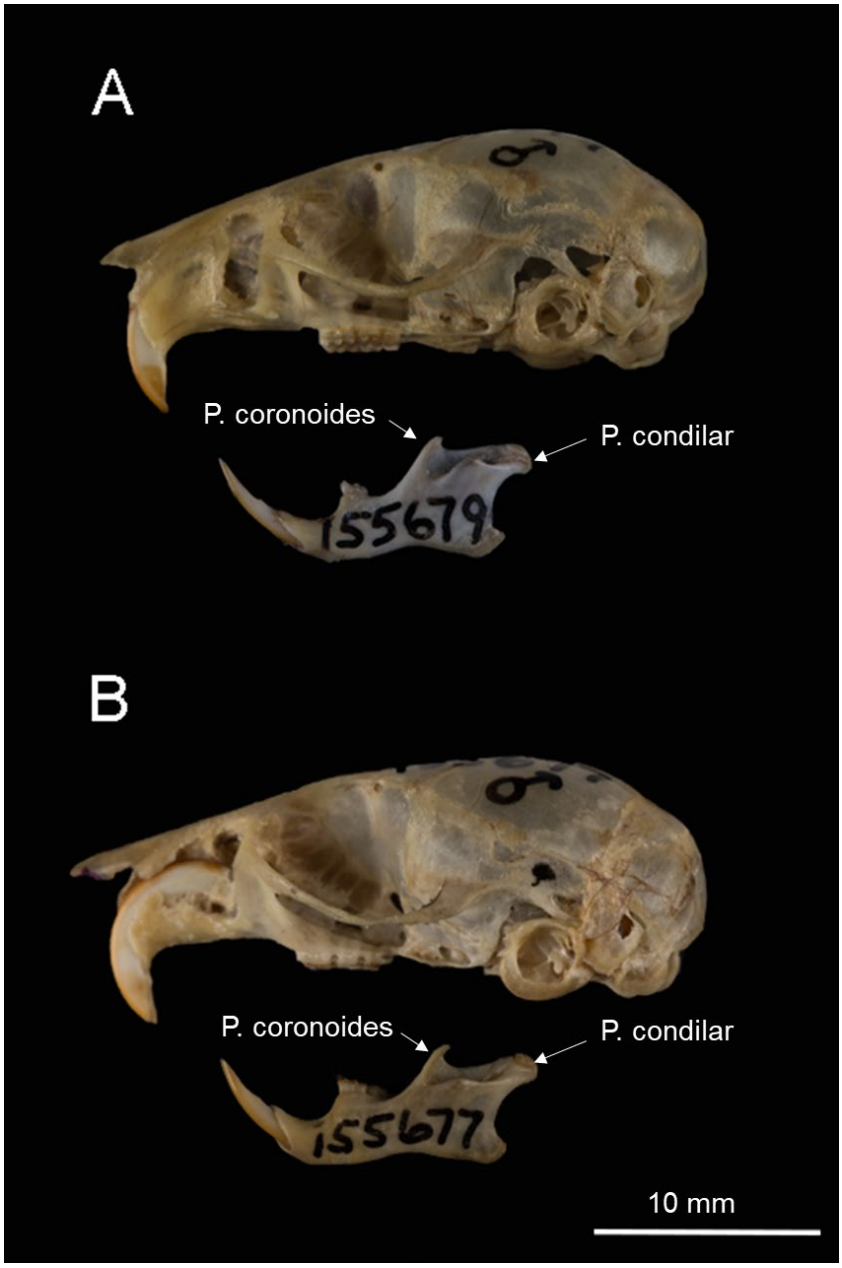


Figura 11. Vista lateral del cráneo y mandíbula de *Microryzomys minutus* y de *M*icroryzomys *altissimus*. A, corresponden a *M. minutus* (QCAZ-M 155679); B, a *M. altissimus* (QCAZ-M 155677*)*. Las flechas señalan la diferencia en el tamaño del incisivo superior, el tamaño del proceso coronoides y el ancho del proceso condilar.

Al observar la morfología craneal de las poblaciones del norte y del sur, se encontraron ciertos caracteres craneales distinguibles, característicos de cada población. En vista dorsal, los especímenes del Norte presentan un rostro largo y estrecho, una caja craneal amplia y con

paredes redondeadas y un hueso occipital con mayor porción dorsal (Figura 12A). Los especímenes del sur, por otro lado, presentan el rostro largo y muy estrecho, la caja craneal más amplia que los individuos del norte con paredes redondeadas y un mayor tamaño del hueso occipital (Figura 12B).

En vista ventral, se puede observar en la población del norte un proceso del palatino estrecho, y una la fosa mesopterigoidea estrecha y con paredes redondeadas; las poblaciones del sur muestran el proceso del palatino amplio y la fosa mesopterigoidea estrecha y con paredes rectangulares (Figura 12).

En la vista lateral del cráneo se observa, en la población del norte, un hueso occipital más pronunciado en el que en las poblaciones del sur (Figura 13). En la mandíbula se observa, en las poblaciones del norte, un proceso condilar amplio y corto, mientras que en las poblaciones del sur es estrecho y largo (Figura 13).

Las características encontradas en las poblaciones de norte y sur de *M. altissimus* coinciden con las características craneales de los roedores omnívoros reportadas por Williams y Kay (2001) y Samuels (2009) que corresponden a una hilera de dientes moderada, rostro más corto (en comparación a insectívoros y herbívoros), arcos cigomáticos más robustos, cráneo más estrecho y menos profundo, incisivos más cortos y típicamente ortodontos o moderadamente procumbentes y dientes molariformes.

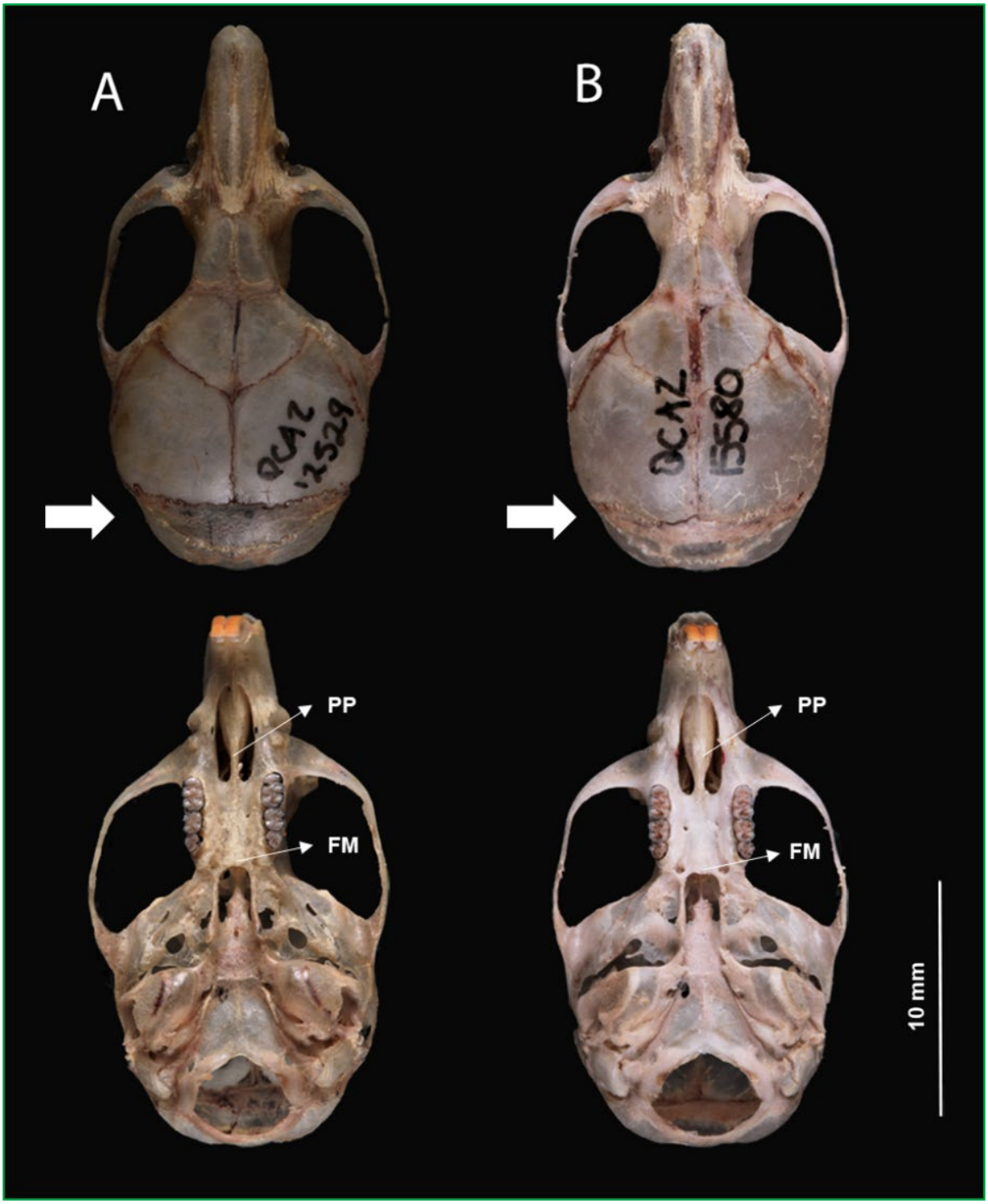


Figura 12. Vista dorsal y ventral de los cráneos de las poblaciones de *Microryzomys altissimus*. A. *M. altissimus* del norte, provincia del Carchi (QCAZ-M 12529). B. *M. altissimus* del sur, provincia de Loja (QCAZ-M 15580). Imagen superior: vista dorsal del cráneo, se puede observar diferencias en el tamaño del hueso occipital. Imagen inferior: vista ventral del cráneo, se puede observar la forma de la fosa mesopterigóidea (FM) y el ancho del proceso del palatino (PP).

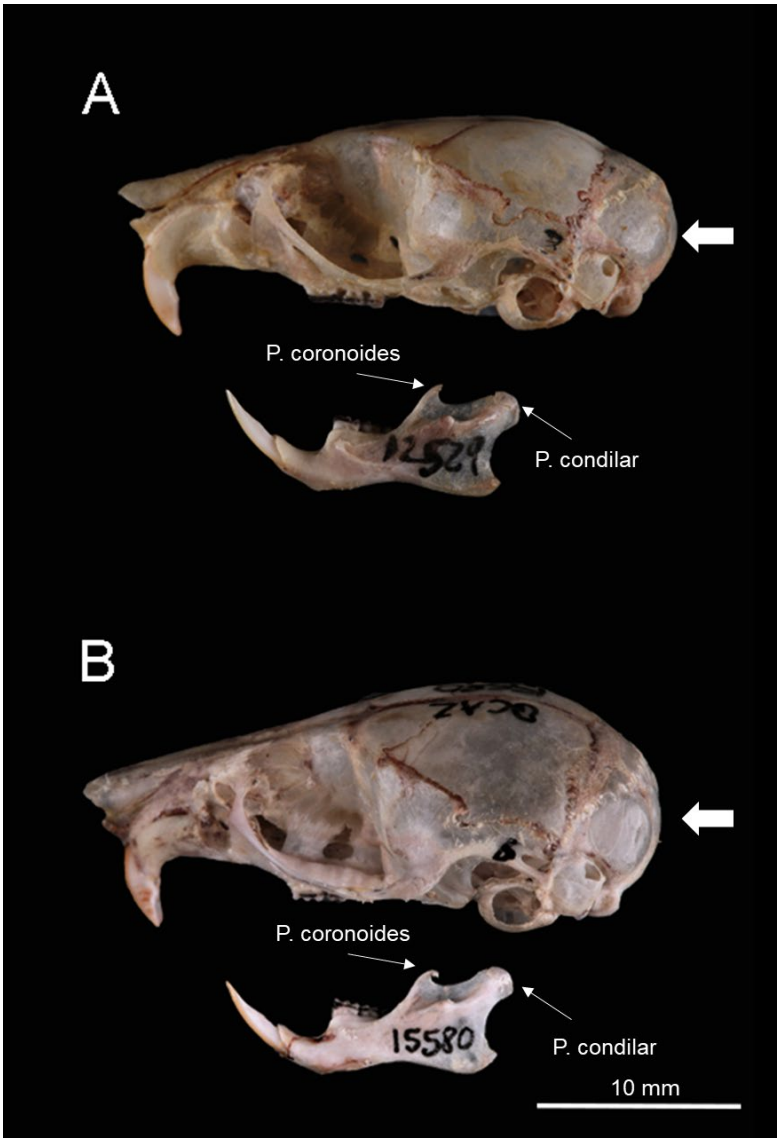


Figura 13. Vista lateral del cráneo y mandíbula de las poblaciones *Microryzomys altissimus*. A. *M. altissimus* del norte, provincia del Carchi (QCAZ-M 12529). B. *M. altissimus* del sur, provincia de Loja (QCAZ-M 15580). En ambos casos, imagen superior: vista lateral del cráneo, se puede observar la proyección del occipital; imagen inferior: vista lateral de la mandíbula, se observa el ancho del proceso condilar.

La gran mayoría de roedores son herbívoros u omnívoros, aunque Landry (1970) menciona que consumen carne de manera oportunista. Un roedor omnívoro puede tener dietas variadas en diferentes ambientes; al ser oportunistas, pueden sobrevivir con casi cualquier

alimento. Se ha sugerido que los roedores ancestrales eran omnívoros y ha sido demostrado que la morfología cráneo-dental refleja los hábitos alimenticios y predice aspectos de la dieta (Laundry 1970; Samuels, 2009).

La morfología craneal es de gran importancia, debido a que la mayor parte de caracteres diagnósticos de los Sigmodontinos se encuentra en el cráneo (Cordeiro et al., 2006). Muchos estudios se centran en la variación morfológica del cráneo por ser considerado como centro de percepción sensorial para interactuar con el ambiente y para la obtención de alimentos (Grieco y Rizk, 2010; Sánchez, 2017). La relación funcional entre características del ambiente y variación del cráneo ha sido demostrada en aspectos relacionados a la biomecánica de la masticación con diferentes tipos de dietas (Nicola et al., 2003; Lalis et al., 2009). En 2009, Samuels realizó un estudio con un enfoque ecomorfológico, donde afirma que los roedores con dietas similares demuestran convergencia a gran escala en forma del cráneo, lo que evidencia un fuerte efecto ecológico en la morfología craneal y dental de los roedores (Samuels, 2009).

Noblecilla y Pacheco (2012) analizaron el contenido estomacal de cinco especies de roedores Sigmodontinos, entre ellas *M. altissimus* y *M. minutus* de los bosques montanos de Huánuco en Perú. Sus resultados afirman que tanto *M. altissimus* como *M. minutus* tienen tendencia hacia la omnivoría, lo que correspondería también con su morfología craneana (Samuels, 2009). *M. altissimus* consume 51,2 % de materia vegetal y 35,92 % de artrópodos adultos; mientras que *M. minutus* consume 45,4 % de materia vegetal y 26,58 % de artrópodos adultos. No encontraron una marcada competencia por recursos alimenticios, sino más bien una tendencia a utilizar la disponibilidad de estos, lo que les permite coexistir, resaltando así los hábitos omnívoros (Pizzimenti y De Salle 1980).

Pizzimenti y De Salle (1980) observaron que las dietas de ciertos roedores omnívoros, a menudo, muestran cambios clinales geográficos. Por ejemplo, Phyllotis *darwini* a los 4000 m disminuye el consumo de semillas, esto corresponde a la distribución de semillas anuales que no sobrepasan esa altitud (Pearson y Ralph, 1978); además, muestra un aumento de consumo de insectos conforme aumenta la altitud, demostrando una tendencia a incrementar la insectivoría con el aumento altitudinal (Pizzimenti y De Salle, 1980). De esta manera, las poblaciones de *M. altissimus,* a pesar de ser omnívoras, podrían estar difiriendo en la cantidad de materia vegetal y artrópodos que consumen. Al norte de Ecuador, por encontrarse en montañas más altas

(MAE, 2013), podrían estar consumiendo más insectos, y al sur, más materia vegetal. Se han observado cambios en la dieta y rasgos morfológicos relacionados con la elevación en otros ratones cricétidos (Pizzimenti, 1980; Myers, Wridringan, Gillespie y Zelditch, 1996) como en *Peromyscus maniculatus gambelii,* que mostró un patrón de flexión en el que el ángulo de la base craneal disminuye a altas elevaciones (Grieco y Rizk, 2010).

Las especies con un amplio nicho alimenticio probablemente estarían geográficamente más extendidas, serían más abundantes y variables, en comparación con las especies con nichos estrechos, debido a que se podrían adaptar a varios ambientes (Grant, 1971; Pizzimenti, 1980). Los omnívoros, como *Microryzomys,* son más abundantes, más ampliamente distribuidos y más variables morfométricamente que las especies insectívoras.

Los resultados respecto a las variaciones morfológicas de los individuos de *Microryzomys* del norte y sur de los Andes de Ecuador son comparables con los hallados para *Akodon mollis,* otro roedor sigmodontino ampliamente distribuido en condiciones ambientales dispares incluyendo las regiones montañosas de Ecuador (Alvarado, Luna y Knowles, 2013). Para este roedor encontraron diferencias morfológicas del cráneo solo a altas elevaciones, posiblemente y, en parte, por las restricciones ambientales y dietéticas extremas de altas elevaciones, o porque podría tratarse de un complejo de especies, con cierto grado de aislamiento genético que se puede originar, incluso, entre poblaciones cercanas (Rosenblum y Harmon, 2010). Pardiñas y colaboradores (2015) mencionan la existencia de tres subespecies de *A. mollis*, pero aún no hay un estado taxonómico claro.

5.4.2. PATRONES DE COLORACIÓN

Al revisar los especímenes del norte y del sur se observaron diferencias cromáticas leves, pero consistentes con las descripciones del estudio de Carleton y Musser (1989). El pelaje dorsal es tricolor, grisáceo en la parte base, marrón con reflejos amarillentos o anaranjados en la banda media y negro en la punta. Sin embargo, en la población del sur, el pelaje dorsal es más oscuro, coincidiendo con la descripción de *M. altissimus* de Carleton y Musser (1989). El pelaje ventral es contrastante al dorsal, bicolor grisáceo en la base y de color crema en la punta en ambas poblaciones (Figura 14). Este pelaje contrastante es una condición general de los individuos de

la familia Cricetidae (Wilson et al., 2017). Esta poca diferenciación se debe, en gran parte, a su rápida radiación, lo que provocó que las especies de la familia Cricetidae presenten caracteres similares, dificultando su identificación (Tirira, 2017).

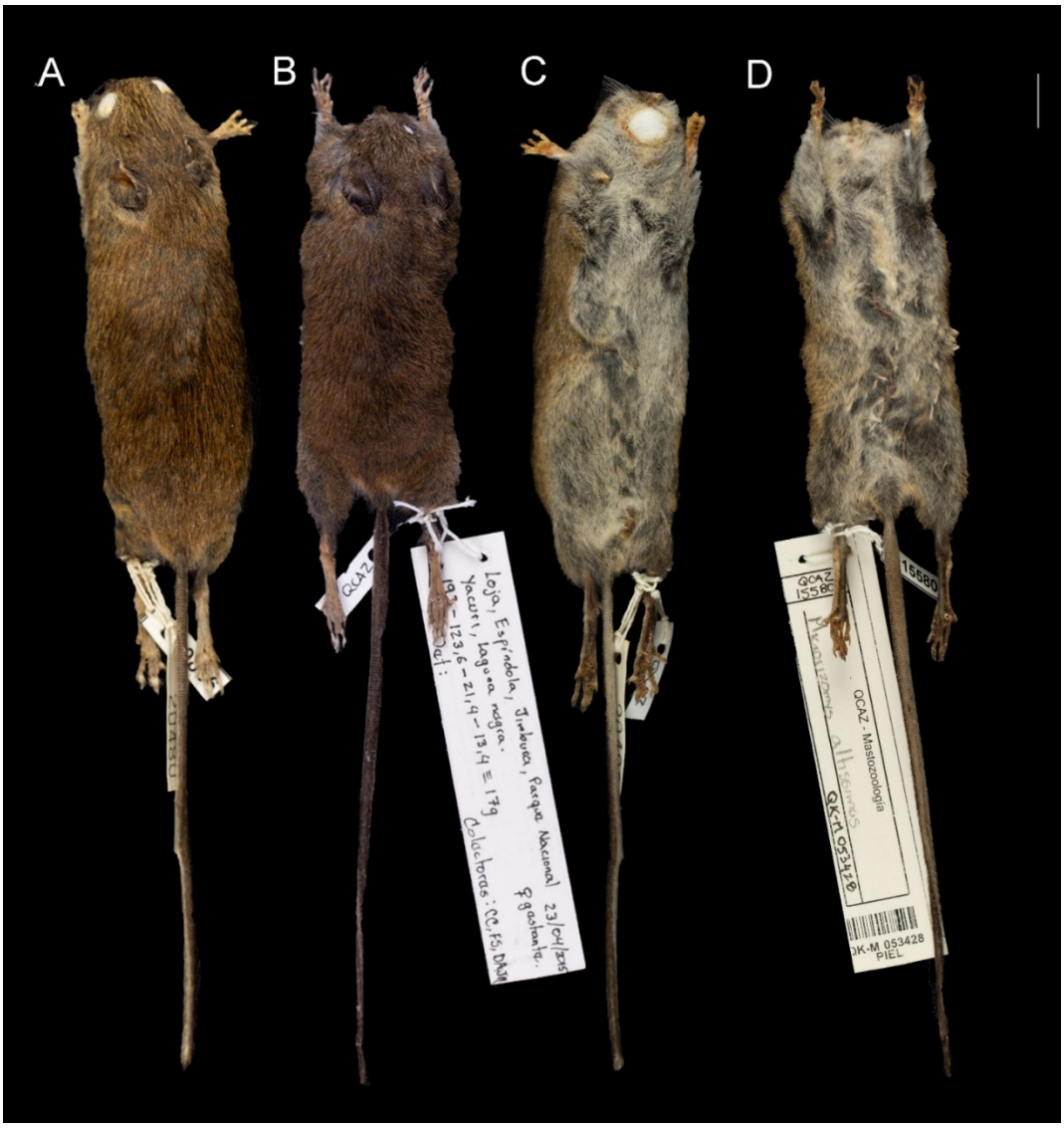


Figura 14. Patrones de coloración de las poblaciones *Microryzomys altissimus*. A y C. *M altissimus* del norte, provincia del Carchi (QCAZ-M 9836). B y D. *M. altissimus* del sur, Provincia de Loja (QCAZ-M 15580). Se puede observar que en la vista dorsal el pelaje es más claro en los especímenes del norte.

Caro (2005) afirma que la evolución de la coloración de varias especies en distintas partes del cuerpo está sujeta a diferentes presiones selectivas y responden a adaptaciones para

el ocultamiento y la comunicación entre conespecíficos, aunque no es claro el significado de estas señales y la regulación de procesos fisiológicos involucrados en la regulación térmica.

El color general del cuerpo tiende a asemejarse al color del hábitat o a coincidir con los patrones de luz y oscuridad del entorno. El ocultamiento se puede lograr mediante una coloración disruptiva llamada sombreado obliterativo, que consiste en el contraste de colores o marcas irregulares; por ejemplo, en las subespecies del Sigmodontino *Peromyscus polionotus*, donde el color del pelaje se relaciona al color del sustrato, independientemente de la relación genética (Caro, 2005; Wilson et al., 2017).

Según lo mencionado anteriormente, el pelaje de las poblaciones de *M. altissimus* coincide con su entorno, puesto que se refugian entre la vegetación arbustiva espesa, cavidades del suelo, entre troncos, cerca de paredes rocosas o dentro de bosques de *Polylepis* y en pajonales (Brito, Tesca y Ojala, 2015; Vallejo y Boada, 2018), aunque existe una discusión en cuanto a si la coincidencia con el entorno significa camuflaje o termorregulación (Belk y Smith, 1996; Caro, 2005). Sin embargo, se ha evidenciado un patrón en el que las especies de roedores presentan colores pálidos, como *M. altissimus,* en ambientes desérticos y abiertos (como los páramos), especies rojas y grises, como *M. minutus,* en hábitats rocosos y especies oscuras en ambientes cerrados y bosques densos o tropicales, como *Scolomys melanops* (Caro, 2005). Probablemente, la variación de coloración de las poblaciones de *M. altissimus* del norte con respecto al sur, se deba a que el entorno vegetativo en el norte y en el sur difieren (De la Torre, Navarrete, Muriel, Macía y Balslev, 2008), aspecto que se discutirá más adelante.

Las diferencias de pelaje entre las poblaciones de *M. altissimus* del norte y sur del país podrían deberse, por otro lado, a adaptaciones locales diferentes a las climáticas como, por ejemplo, la depredación, que puede ser causa de variación fenotípica entre poblaciones y especies. Wilson y colaboradores (2017) mencionan que, en ciertos individuos de roedores nocturnos y solitarios, como es el caso de *M. altissimus* (Tirira, 2007; Brito et al., 2018), el color del pelaje puede interpretarse como adaptación para evitar la depredación, al combinarse con el entorno. La variación geográfica en coloración y morfología ha sido estudiada en roedores en términos de selección natural, donde la depredación actuaría como presión selectiva en ambientes que difieren la coloración del entorno (Hancock, 1996; Eklov y Syanback, 2006; Sánchez, 2017).

Además, la competencia podría ser otro factor de presión selectiva ya que origina diferencias en el uso de recursos, llevando a que las especies difieran para evitarla (Gutiérrez et al., 2014; Sánchez, 2017). Por lo tanto, los cambios en el pelaje también podrían haber evolucionado en respuesta a las estrategias alimenticias (Pizzimenti, 1980). Probablemente estas presiones selectivas estarían influyendo en las diferencias morfológicas internas y externas de las poblaciones de *M. altissimus*.

Hershkovits (1940) vio diferencias en el color del pelaje y el tamaño del cráneo de especímenes de *M. altissimus* de Ecuador, caracteres que usó para separar a *M. altissimus* en las subespecies *M. a. chotanus* a 2000 m en Imbabura con un espécimen (UMMZ 77222) y *M. a. hylaeus* a 2900 m en Carchi, con dos especímenes (UMMZ 77224 y UMMZ 77223). Hershkovits caracterizó a *M. a. chotanus* como el más grande y de pelaje dorsal más pálido, una foramina infraorbital y un rostro más grande que *M. a. hylaeus*. Aunque posteriormente se invalidaron estas subespecies, algunas de las características mencionadas en cuanto al pelaje más pálido de *M. a. chotanus* corresponderían a las poblaciones del norte encontradas en el presente estudio, que es un linaje genéticamente diferente, pero que no está formalmente descrito; mientras que la forma geográfica del sur correspondería, por sus características morfológicas, a *M. altissimus sensu stricto*. Maestri y colaboradores (2016) sugieren que la variación morfológica dentro de cada clado hermano fue formada en ambientes similares, permitiendo poca diferencia morfológica, como se evidencia en los clados de las poblaciones de *M. altissimus* del norte y sur del país.

Se ha sugerido que el patrón de alta riqueza de especies, junto con la ausencia de una asociación clara entre la divergencia morfológica y ecológica, puede ser común en radiaciones rápidas de roedores (Maestri et al., 2016). Describir patrones de variación en caracteres morfológicos y genéticos entre y dentro de poblaciones es de gran importancia para detectar subunidades evolutivas independientes (Reis, Pessôa y Strauss, 1990), como se pudo encontrar en el presente estudio. A pesar de que los análisis moleculares ayudan a acelerar la identificación de especies, las descripciones morfológicas de los especímenes se deben incluir en las revisiones y descripciones de éstas (Cordeiro et al., 2006).

5.5. CARACTERÍSTICAS ÚNICAS DE LOS PÁRAMOS

M. altissimus, en Ecuador, está distribuido en la región Sierra, en las estribaciones a ambos lados de los Andes. La especie habita en bosques templados alto andinos y en páramos arbustivos y de pajonal, con mayor frecuencia sobre los 2800 m hasta 4000 m (Tirira, 2017; Brito et al., 2018). La región Sierra está dividida en la subregión norte y centro que se extiende desde el límite con Colombia hasta el valle Girón Paute en la provincia de Azuay; y la subregión sur, que va desde el sur de ese valle hasta el límite con Perú. En esta subregión sur, los Andes son menos elevados y con menor humedad y no hay una marcada actividad volcánica, lo que tiene impacto en los suelos (Josse et al., 2012). Se ha sugerido que este valle es una división que coincide con el límite de distribución de especies de flora y fauna (De la Torre et al., 2008) y se ha hipotetizado que la subregión norte y centro es diferente de la del sur, ya que muchos tipos de vegetación de la subregión norte y centro no se extienden hasta la subregión sur como *Azorella sp.* y *Puya sp*. (De la Torre et al, et al., 2008; Beltrán et al., 2009).

En el Ecuador, los ecosistemas de páramos se ubican en mayor proporción en la región Sierra sobre los 3500 m al norte, y a los 3000 m al sur del país, que varía según la geología, condiciones antrópicas y el clima (Beltrán et al., 2009; Ministerio del Ambiente, 2013; Hosfte et al., 2014). En la cordillera de los Andes ecuatorianos, la variación climática diaria en las cumbres puede ser extrema, con velocidades del viento altas. La variabilidad de temperatura depende de la altura y en el páramo está influenciada por la gradiente altitudinal y la humedad del aire determinados por el clima local; estos factores abióticos como la temperatura, precipitación, humedad, etc., juegan un rol clave en el ensamblaje de poblaciones en las montañas tropicales como los Andes (Pourrut, 1983; Beltrán et al., 2009; Barros y Troncoso, 2010; Ministerio del Ambiente de Ecuador, 2012; Varela y Ron, 2019).

Los mamíferos pequeños, al tener cortos periodos de vida, corto tiempo de gestación, reproducción temprana y tamaños grandes de camada, podrían tener una respuesta rápida a estas marcadas variaciones ambiental (Pianka, 2000; Sobral y Oliviera, 2014) de los páramos, tal como y que pudo haber pasado con las poblaciones de *M. altissimus* al norte y sur del país. Hay evidencia de que en ratones ocurren rápidos cambios morfológicos relacionados a la temperatura y precipitación; la heterogeneidad espacial de un hábitat puede provocar que las poblaciones locales se organicen espacialmente, haciendo que los individuos con características

morfológicas y genéticas similares se ubiquen en unidades espaciales definidas (Wolf et al., 2009). Esto podría estar influyendo en que las poblaciones de *M. altissimus* se hayan separado en norte y sur.

Se sabe que los páramos del norte y centro de la cordillera occidental y oriental son muy parecidos, pero estos últimos son más húmedos (De la Torre et al., 2008), y al sur desde Chimborazo (límite norte de distribución de la población de *M. altissimus* sur), más secos, por la disminución de humedad relativa. Por ende, la Cordillera Occidental desde el Chimborazo hasta el sur es más seca y está dominada por pajonales y por montañas de menores elevaciones. Esta parte de la Cordillera, además, está muy intervenida (Podowojewski et al., 2002; Hofstede, Segarra y Mena, 2003). Otro aspecto para destacar que varía de norte a sur y que influye para que en estos dos extremos los ecosistemas de páramo sean diferentes es la vegetación del páramo, con notables extremos, como el caso del páramo de frailejones en las provincias de Carchi e Imbabura y los páramos secos de la Reserva Chimborazo (Padrón, Wilcox, Crespo y Célleri, 2015), que inciden sobre el desarrollo de los seres vivos que intentan vivir ahí.

Beltrán y colaboradores (2009) presentan un mapa de distribución espacial de los sistemas ecológicos del páramo, agrupados en nueve unidades fisiográficas (Anexo 5). Según esta clasificación, las poblaciones de *M. altissimus* del norte están en la unidad fisiográfica "Páramos del norte de la Cordillera Oriental" que se caracteriza por tener páramos cubiertos por musgos y hierbas. En la cordillera Oriental se pueden encontrar penachos de gramíneas remplazados por arbustos y, en zonas más húmedas, por almohadillas y frailejones que en la provincia de Tungurahua constituyen el límite sur del género *Espeletia* (De la Torre et al., 2008). Por su lado, las poblaciones del sur están en la unidad fisiográfica de "Páramos del Sur de la Cordillera Oriental" (Beltrán et al., 2009), donde estos ecosistemas son arbustivos, de gramíneas bambusoide y ciperáces (De la Torre et al., 2008). Teniendo en cuenta lo mencionado, se sugiere que la variación de la vegetación, tanto en los páramos del norte como del sur, así como la humedad del norte y la sequía al sur, podrían estar influyendo en la diferenciación morfológica que se observó entre las poblaciones, pudiéndose tratar la población del norte del país como una unidad taxonómica candidata no descrita, ya que es un linaje genéticamente diferente con respecto a la población del sur tomada como *M. altissimus sensu stricto.*

Según la filogenia con Citocromo b, el límite de las poblaciones coincide con los límites de las dos unidades fisiográficas antes mencionadas, aunque cabe mencionar que en la filogenia hay pocas secuencias del norte y solo de las provincias del Carchi y Tungurahua. Sin embargo, al posicionarse las secuencias de estos especímenes en el mismo clado y conociendo que la unidad fisiográfica de los páramos del norte está conectada desde la provincia de Carchi hasta la provincia de Tungurahua, se sugiere que ese el límite del linaje del norte de Ecuador. Estas poblaciones pudieron haber experimentado especiación alopátrica quedando separadas en norte y sur, por los períodos glaciales e interglaciales del Pleistoceno, donde la línea forestal superior bajaba al punto de conectar los páramos, y luego se retraía separándolos (Flantua et al., 2019). Esta conectividad desencadenó la diversificación a través de la dispersión y asentamiento en nuevas áreas lo que condujo, a su vez, a distribuciones cambiantes de las especies de montaña, generando nuevos linajes. La predisposición para especiarse en aislamiento alopátrico se esperaría que resulte en la riqueza de especies sin gran variación morfológica (Losos y Mahler, 2010; Flantua et al., 2019) como se puede observar con las poblaciones de *M. altissimus* de los páramos del norte y sur de la cordillera Oriental. Este sistema de conectividad parpadeante es único para cada cadena montañosa de los Andes norte (Flantua et al., 2019), por lo que quizás los especímenes identificados como *M. altissimus* de Colombia, que también es parte de los Andes del norte, sean distintos a los especímenes identificados como *M. altissimus* de Ecuador y de Perú (localidad tipo de *M. altissimus*).

Como resultado de estas secuencias de unión y aislamiento de áreas de páramo, también habría unión y aislamiento de especies, lo que favoreció procesos de especiación y pudo provocar mayor aislamiento seguido de mayor conectividad de las poblaciones, generando pulsos de diversificaciones. Además, las radiaciones evolutivas y el ensamble del ecosistema de páramo se formaron en el momento en que los páramos oscilaban dentro y fuera de diferentes grados de conectividad (Knowles, 2000; Hofstede, Segarra y Mena, 2003; Beltrán et al., 2009; Flantua y Hooghiemstra, 2018). Esto podría explicar que las poblaciones de *M. altissimus* del norte, a pesar de su distribución actual a modo de parches en los páramos occidentales norte, alguna vez estuvieran juntas con el complejo de páramos orientales norte; de igual forma en las poblaciones del sur, y solo se separaron en páramos de norte y sur tanto por el río Pastaza como por el retroceso del glacial (Hofstede et al, 2003). Este aislamiento ocurriría por más tiempo en estos dos parches de páramo más grandes (unidades fisiográfica Orientales norte y sur).

Knowles (2000) y Flantua et al. (2019) mencionaron que la conectividad y fragmentación entre páramos se dio en diferentes momentos a lo largo del tiempo, lo que facilitó la migración gradual, aunque irregular, de especies, dando lugar a varias sub-radiaciones con aislamiento alopátrico. Esta conectividad también se evidencia en el estudio de Jiménez et al. (2018) de regionalización del páramo, el cual corrobora la hipótesis de Van der Hammen (1997) sobre cómo durante los diferentes períodos glaciales los páramos de las cordilleras estuvieron conectados y se separaron durante períodos interglaciares.

Las consecuencias para las especies ya adaptadas a condiciones frías de las cumbres se vuelven inciertas (Rahbek et al., 2019) y podría ser el caso para *M. altissimus* dado que las líneas de bosques, al ser susceptibles a los cambios de temperatura, se verán afectadas con el cambio climático y provocará que las especies de montaña se dirijan cuesta arriba (Steinbauer et al.,2018). Las especies de más altas elevaciones son las más amenazadas debido a las pocas áreas donde pueden migrar al incrementar la temperatura como pasa en la actualidad (Madriñan et al., 2013).

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Microryzomys altissimus en Ecuador presenta dos clados, según el análisis con el gen mitocondrial Citocromo b. El análisis filogenético resultó informativo para las relaciones de las poblaciones de esta especie y es congruente con el análisis morfológico. El primer clado es un linaje genéticamente diferente no descrito que está distribuido en el norte del país desde la provincia de Carchi a Tungurahua y posiblemente se trate de la subespecie *M. altissimus chotanus* mencionada por Hershkovitz (1940). El segundo clado correspondería a *M. altissimus sensu stricto,* distribuido en el sur del país desde la provincia de Chimborazo a Loja. La población del norte pudo quedar separada de la del sur por los períodos de fragmentación del páramo.

Los ecosistemas de páramo en Ecuador entre norte y sur difieren en cuanto a humedad, vegetación y altura, lo que podría estar promoviendo la diferenciación de las poblaciones de *M. altissimus* en norte y sur.

Los análisis de las medidas morfométricas no aportaron diferencias significativas, incluso entre *Microryzomys altissimus* y *Microryzomys minutus,* especies ya confirmadas morfológicamente por Carleton y Musser (1989), por lo que no se pudo encontrar grupos que indiquen variaciones geográficas dentro de la especie de *M. altissimus*, en contraste a los análisis morfológicos de cráneo y patrones de coloración, en los que se puede observar variaciones de estructuras craneales y cromáticas y que soportarían los análisis moleculares.

El clado correspondiente a *Microryzomys minutus sensu estricto* de Ecuador, no se encuentra dentro del clado identificado como *Microryzomys minutus* de Perú, por lo que posiblemente se trate de una especie candidata para el género no analizada en el presente estudio.

Probablemente *M. altissimus* se trate de un complejo de especies, por lo que en estudios posteriores al presente se deberían incluir secuencias de *M. altissimus* de Colombia y Perú para aclarar los patrones de diversidad, debido a que si resulta que los individuos de Colombia y Perú muestran distancias genéticas altas, se tendría un indicio de posible especiación con respecto a los individuos de Ecuador, lo que significaría que el verdadero *M. altissimus* se encuentra en Perú, y el de Ecuador y Colombia debería ser renombrado.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abadi, S., Azouri, D., Pupko, T. y Mayrose, I. (2019). Model selection may not be a mandatory step for phylogeny reconstruction. *Nature communications*, *10*(1), 1-11.

Alfaro, M., Bolnick, D. y Wainwright, P. (2004). Evolutionary dynamics of complex biomechanical systems: An example using the four-bar mechanism. *Evolution, 58*, 495-503.

Alvarado-Serrano, D. (2005). Caracterización morfométrica y distribución del género *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae) en Ecuador. Thesis. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Faculta de Ciencias Exactas y Naturales, Quito.

Alvarado-Serrano, D. y D'Elía, G. (2013). A new genus for the Andean mice *Akodon latebricola* and *A. bogotensis* (Rodentia: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy, 94*(5), 995-1015.

Alvarado-Serrano, D., Luna, F. y Knowles, L. (2013). Localized versus generalist phenotypes in a broadly distributed tropical mammal: how is intraspecific variation distributed across disparate environments?. *BMC evolutionary biology*, *13*(1), 160.

Anderson, T. (2003). An Introduction to Multivariate Statistical Analysis (3rd Editio ed.). New York: Wiley.

Arellano, E., González-Cozátl, F. y Rogers, D. (2005). Molecular systematics of Middle American harvest mice *Reithrodontomys* (Muridae), estimated from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *37*(2), 529-540.

Argollo, J. (2006). Aspectos geológicos. *Botánica Económica de los Andes Centrales. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz*, 1-10.

Avise, J. y Walker, D. (1999). Species realities and numbers in sexual vertebrates: Perspectives from an asexually transmitted genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 96*, 992-995.

Baker, R. y Bradley, R. (2006). Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy, 87*(4), 643-662.

Barros López, J. y Troncoso Salgado, A. (2010). *Atlas climatológico del Ecuador.* Escuela Politécnica Nacional, Facultad de Ingeniería Civil y Ambiental.

Baskin, J. (1989). The initial origin and diversification of the Neotropical Sigmodontinae (Rodentia: Muridae)—a perspective from the North American fossil record. *Fifth International Theriological Congress, Rome*, 263-264.

Beheregaray, L. y Caccone, A. (2007). Cryptic biodiversity in a changing world. *Journal of Biology*, 6(4),9.

Belk, M. y Smith, M. (1996). Pelage Coloration in Oldfield Mice (*Peromyscus polionotus*): Antipredator Adaptation? *Journal of Mammalogy*, 882-890.

Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-Yánez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E. y Velástegui, A. (2009). Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador. *Quito: EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCAZ*.

Benítez, H. y Püschel, T. (2014). Modelando la varianza de la forma: Morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, 998-1008.

Benson, D., Boguski, M, Lipman, D., Ostell, J., Ouellette, B., Rapp, B. A. y Wheeler, D. (1999). GenBank. *Nucleic acids research*, *27*(1), 12-17.

Bilton, D. y M. Jaarola. (1996). Isolation and purification of vertebrate DNAs. In: Clapp JP, editor. Species diagnostics protocols: PCR and other nucleic acid methods in molecular biology. Totowa, NJ: Humana Press. 25-37.

Bird, C., Fernandez-Silva, I., Skillings, D. y Toonen, R. (2012). Sympatric Speciation in the Post "Modern Synthesis" Era of Evolutionary Biology. *Evolutionary Biology*, 158-180.

Boada-Terán, C. (2013). *Genetic and morphological variability of the páramo Oldfield mouse Thomasomys paramorum Thomas, 1898 (Rodentia: Cricetidae): evidence for a complex of species.* PUCE, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Bolnick, D. y Doebeli, M. (2003). Sexual dimorphism and adaptive speciation: Two sides of the same ecological coin. *Evolution*, 2433-2449.

Bradley, R. y Baker, R. (2001). A Test of the Genetic Species Concept: Cytochrome-b Sequences and Mammals. *Journal of Mammalogy, 82*, 960-973.

Brito, J., Tesca, W. R. y Ojala-Barbour, R. (2015). Guía de campo de los Pequeños Mamíferos del Bosque de *Polylepis* y páramo de frailejón del norte de Ecuador. Instituto Nacional de Biodiversidad. Guías Rápidas de Campo Nro. 3. Quito-Ecuador.

Brito, J., Camacho, M. A., Romero, V. y Vallejo, A. (2019). Mamíferos del Ecuador. Versión 2019.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Brown, J. y Wilson., D. (1994). Natural History and Evolutionary Ecology. *Natural History and Evolutionary Ecology*. Library of the Museum of Comparative Zoology Harvard University, 377-397.

Burgin, C., Colella, J., Kahn, P. y Upham, N. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, *99*(1), 1-14.

Burneo, F. (2015). Small Mammals of Guandera Biological Reserve, Carchi Province, Ecuador and Comparative Andean Small Mammal Ecology. Natural Sciences Research Laboratory. Texas Tech University, *334.*

Butlin, R., Bridle, J. y Schluter, D. (2009). *Speciation and patterns of diversity.* Cambridge University Press.

Carleton, M. (2002). A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from Mexico. With generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forest. *Proceedings of the Biological Society of 115*, (págs. 488-533).

Carleton, M. y Musser, G. (1989). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History, 191*.

Caro, T. (2005). The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience, 55*(2), 125-136.

Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V. y Niknafs, A. (2014). Nbclust: An R package for determining the relevant number of clusters in a data set. *Journal of Statistical Software*.

Chávez, D. (2012). Diferenciación morfológica y genética de las poblaciones del ratón cosechador mexicano *Reithrodontomys mexicanus* Saussure, 1860 (Rodentia Cricetidae) en los Andes del Ecuador. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

Check, E. (2005). Patchwork people. *Nature, 7062*, 1084-1086.

Chuncho, C. y Chuncho, G. (2019). Páramos del Ecuador, importancia y afectaciones: Una revisión. *Bosques Latitud Cero*, 9(2): 71-83.

Coltorti, M. y Ollier, C. (2000). Geomorphic and tectonic evolution of the Ecuadorian Andes. *Geomorphology,* 32(1-2), 1-19.

Cordeiro-estrela, P., Baylac, M., Denys, C. y Marinho-filho, J. (2006). Interspecific patterns of skull variation between sympatric Brazilian vesper mice: geometric morphometrics assessment. *Journal of Mammalogy, 87*(6), 1270-1279.

Costa, D., M., B., Geise, L., Pereira, L. y Costa, L. (2011). Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy, 92*(5), 945-962.

De la Torre, L., Navarrete, H., Muriel, P., Macía, M. J., & Balslev, H. (2008). *Enciclopedia de las Plantas Útiles del Ecuador (con extracto de datos): La diversidad de ecosistemas en el Ecuador*. Herbario QCA de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador & Herbario AAU del Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Aarhus, 28-38.

D'Elía, G, y Pardiñas., U. (2015). Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843. En G. D'Elía, U. Pardiñas., I. Patton, U. Pardiñas, y G. D'Elía (Edits.). Volume 2 – Rodents. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois: Mammals of South America.63-70.

D'Elía, G., Ojeda, A., Mondaca, F. y Gallardo, M. (2006). New data of the long-clawed mouse *Pearsonomys annectens* (Cricetidae, Sigmodontinae) and additional comments on the distinctiveness of Pearsonomys. *Mammalian Biology, 71*(1), 39-51.

Darken, C. y Moody, J. (1990). Fast adaptive k-means clustering: some empirical results. InIJCNN international joint conference on neural networks (IEEE), 233-238.

Davis, S. (1983). Morphometric variation of populations of House mice *Mus domesticus* in Britain. *J. Zool, Lond, 199*, 521-534.

Días, P. (1996). Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*(8), 326-330.

Ehlers, J., Gibbard, P. y Hughes, P. (2011). Quaternary Glaciations–Extent and Chronology: A Closer Look. Elsevier: Oxford, UK, *15*, 151-163.

Engel, S., Hogan, K., Taylor, J. y Davis, S. (1998). Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution, 15*(1), 35-49.

Fabre, P., Hautier, L., Dimitrov, D. y Douzery, E. (2012). A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC evolutionary biology, 12*(1), 88.

Faccenna, C., Oncken, O., Holt, A. F. y Becker, T. W. (2017). Initiation of the Andean orogeny by lower mantle subduction. *Earth and Planetary Science Letters*, *463*, 189-201.

Fitzpatrick, B., Fordyce, J. y Gavrilets, S. (2008). What, if anything, is sympatric speciation? *Journal of evolutionary biology, 21*(6), 1452-1459.

Fosdick, J., Graham, S. y Hilley, G. (2014). Influence of attenuated lithosphere and sediment loading on flexure of the deep-water Magallanes retroarc foreland basin, Southern Andes. *Tectonics, 33*(12), 2505-2525.

Flantua, S. y Hooghiemstra, H. (2018). Historical connectivity and mountain biodiversity. *Mountains, climate and biodiversity*, 171-185.

Flantua, S. G., O'dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C. y Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, *46*(8), 1808-1825.

Flynn, L., Jacobs, L., y Lindsay, E. (1985). Problems in muroid phylogeny: relationship to other rodents and origin of major groups. In *Evolutionary relationships among rodents.* Springer, Boston, 589-616.

Gallego, R. (2003). Introducción al análisis de datos experimentales: tratamiento de datos en bioensayos (Vol. 4). *Publicacions de la Universitat Jaume I.*

Gómez, S. (2002). El Análisis Cluster en Investigación de Marketing: Metodología y Critica. *ESIC Market, 113*, 9-34.

Gómez-Laverde, M., Montenegro-Díaz, O., López-Arévalo, H., Cadena, A. y Bueno, M. (1997). Karyology, morphology, and ecology of *Thomasomys laniger* and *T. niveipes* (Rodentia) in Colombia. *Journal of Mammalogy, 78*(4), 1282-1289.

González-Cózatl, F. X., Rogers, D. S. y Arellano, E. (2009). Diversidad críptica en la CNMA: descubriendo nuevas especies de roedores mexicanos. *FA Cervantes, J. Vargas-Cuenca, and Y. Hortelano-Moncada, editors*, *60*, 55-64.

Grajales, T. (2000). El Análisis factorial. *Extraido de: http://tgrajales. net/estfactorial. pdf Consulta*, *20*(02).

Grant, P. (1971). Variation in the tarsus length of birds in island and mainland regions. *Evolution, 19*(25), 596-599.

Grieco, T. y Rizk, O. (2010). Cranial shape varies along an elevation gradient in Gambel's white-footed mouse (*Peromyscus maniculatus gambelii*) in the Grinnell Resurvey Yosemite transect. *Journal of morphology, 271*(8), 897-909.

Gutiérrez, E., Boria, R. y Anderson., R. (2014). Can biotic interactions cause allopatry? *Niche models, competition and distributions of South American mouse oposums. Ecography, 37*, 741-753.

Hair, J., Black, W., Babin, B. y Anderson, R. (2013). Multivariate data analysis: Pearson new international edition. En J. Hair, W. Black, B. Babin, y R. Anderson. Pearson Higher Ed.

Hammer Ø., H. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *4*(1), 9.

Hancock, D. (1996). Swallowtail butterflies of the Americas: A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics, and conservation [Book Review]. *Australian Entomologist, 23*(4), 132.

Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of animal ecology*, 151-162.

Hershkovitz, P. (1940). Four new oryzomyine rodents from Ecuador. *Journal of Mammalogy, 21*(1), 78-84.

Hofstede, R., Segarra, P. y Mena, P. (2003). *Los páramos del mundo.* Global Peatland Initiative/NC-IUCN/ EcoCiencia: Quito, Ecuador.

Hofstede, R., Calles, J., López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J. y Cerra, M. (2014). Los Páramos Andinos ¿Qué sabemos? Estado de Conocimiento Sobre el Impacto del Cambio Climático en el Ecosistema Páramo. UICN: Quito, Ecuador. *Google Scholar*.

Hurtado, M. y Silvente, V. (2012). Cómo aplicar las pruebas paramétricas bivariadas t de Student

Jenkins, P., Kilpatrick, C., Robinson, M. y Timmins, R. (2005). Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. *Systematics and Biodiversity, 2*(4), 419-454.

Jiménez, C., García, J., Quijano, M., Daza, J. y Morrone, J. (2018). A new biogeographical regionalisation of the Páramo biogeographic province. *Australian systematic botany, 31*(4), 296-310.

Johns, G. y Avise, J. (1998). A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Ecology and Evolution, 15*, 1481-1490.

Josse, C., Camacho, F., Navarro, G., Barrena, V., Becerra, M., Cabrera, E. y Tovar, A. (2012). Geografía física y ecosistemas de los andes tropicales. *Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales*, 177.

Kaiser, M. (1974). Kaiser-Meyer-Olkin measure for identity correlation matrix. *Journal of the Royal Statistical Society, 52*, 296-298.

Katoh, K. y Toh, H. (2010). Parallelization of the MAFFT multiple sequence alignment program. *Bioinformatics*, *26*(15), 1899-1900.

Kaufman, L. y Rousseeuw, P. (1990). Partitioning around medoids (program pam). *Finding groups in data: an introduction to cluster analysis, 344*, 68-125.

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S. y Thierer, T. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, *28*(12), 1647-1649.

Kendall, D. (1977). The diffusion of shape. *Advances in applied probability, 9*(3), 428-430.

Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of molecular evolution*, *16*(2), 111-120.

Knowles, L. (2000). Tests of Pleistocene speciation in montane grasshoppers (genus Melanoplus) from the sky islands of western North America. *Evolution, 54*(4), 1337-1348.

Kumar, S., Tamura, K. y Nei, M. (1994). MEGA: molecular evolutionary genetics analysis software for microcomputers. *Bioinformatics, 10*(2), 189-191.

Lalis, A., Baylac, M., Cosson, J., Makundi, R., Machang'u, R. y Denys, C. (2009). Cranial morphometric and fine scale genetic variability of two adjacent *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae) populations. *Acta theriologica, 54*(2), 171-181.

Landry, S. (1970). The Rodentia as omnivores. *Quarterly Review of Biology, 45*, 351-372.

Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. y Guindon, S. (2012). PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*.

Lee, T., Boada, C., Scott, A., Burneo, S. y Hanson, J. (2015). Small mammals of Sangay National Park, Chimborazo Province and Morona Santiago Province, Ecuador. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University, 305,1-16.

Lemey, P., Salemi, M. y Vandamme, A. (2009). *the phylogenetic handbook: a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Cambridge University Press.

Linares, O. (1998). Mamíferos de Venezuela. O. Linares, y M. Aguilera Ed. *Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela*. Caracas, 691.

Losos, J. y Mahler, D. (2010). Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. *Evolution since Darwin: The First 150 Years*. Sunderland, 381-420.

Losos, J. y Miles, D. (2002). Testing the hypothesis that a clade has adaptively radiated: iguanid lizard clades as a case study. *The American Naturalist, 160*(2), 147-157.

Luckett, W. y Hartenberger, J. (1985). Evolutionary relationships among rodents: comments and conclusions. En W. Luckett, y J. Hartenberger, *Evolutionary relationships among rodents*. Boston: Springer, 658-712.

Luteyn, J., Churchill, P., Griffin, D., Gradstein, S., Sipman, H. y Gavilanes, A. (1999). Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Bronx, New York, USA: *New York Botanical Garden Press,* 84, 278.

Maddison, W. y Maddison, D. (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. *Version, 2*(75), 2011.

Madriñán, S., Cortés, A. y Richardson, J. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics, 4*, 192.

Maestri, R., Monteiro, L., Fornel, R., Upham, N., Patterson, B. y De Freitas, T. (2017). The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive? *Evolution, 71*(3), 610-632.

Mallet, J. (2008). Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2971-2986.

Marzluff, J. y Dial, K. (1991). Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology, 72*(2), 428-439.

Medina, G. y Mena, V. P. (2001). Los páramos en el Ecuador. Los Páramos del Ecuador. Particularideades, Problemas y Perspectivas. *Proyecto Páramo. Quito. Fundación Ecuatoriana de Estudios Ecológicos*.

Miller, M., Pfeiffer, W. y Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop* (GCE). IEE, New Orleans, 1-8.

Millien, V., y Damuth, J. (2004). Climate change and size evolution in an island rodent species: new perspectives on the island rule. *Evolution, 58*(6), 1353-1360.

Ministerio del Ambiente de Ecuador. (2013). Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Quito: Subsecretaría de Patrimonio Natural.

Mora, A., Baby, P., Roddaz, M., Parra, M., Brusset, S., Hermoza, W. y Espurt, N. (2010). Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*, 38-60.

Morales, J. y Estévez, V. (2006). El páramo: ¿ecosistema en vía de extinción? *Revista Luna Azul*, (22), 39-51.

Moravec, J., Šmíd, J., Štundl, J. y Lehr, E. (2018). Systematics of Neotropical microteiid lizards (Gymnophthalmidae, Cercosaurinae), with the description of a new genus and species from the Andean montane forests. *ZooKeys*, (774), 105.

Muñoz-Tobar., S. y Caterino, M. (2020). Mountains as Islands: Species Delimitation and Evolutionary History of the Ant-Loving Beetle Genus *Panabachia* (Coleoptera, Staphylinidae) from the Northern Andes. *Insects*, *11*(1), 64.

Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Da Fonseca, G. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*(6772), 853.

Myers, P., Lundrigan, B., Gillespie, B. y Zelditch, M. (1996). Phenotypic plasticity in skull and dental morphology in the prairie deer mouse (*Peromyscus maniculatus bairdii*). *J Morphol., 229*, 229-237.

Nicola, P., Monteiro, L., Pessôa, L., Zuben, V., J., F., Rohlf, F. y F., D. (2003). Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in

spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society, 80*(3), 385-396.

Noblecilla, M. y Pacheco, V. (2012). Dieta de roedores Sigmodontinos (Cricetidae) en los bosques montanos tropicales de Huánuco, Perú. *Revista peruana de biología, 19*(3), 317-322.

Nosil, P. y Feder, J. (2012). Genomic divergence during speciation: causes and consequences.*The Royal Society*, 367, 332-342.

Osgood, W. (1933). The South American Mice Referred to Microryzomys and Thallomyscus. *Field Museum of Natural History (Zoology), 20*, 1-8.

Padrón, R., Wilcox, B., Crespo, P. y Célleri, R. (2015). Rainfall in the Andean Páramo: new insights from high-resolution monitoring in Southern Ecuador. *Journal of Hydrometeorology*, *16*(3), 985-996.

Pacheco, V. (2015). Genus *Thomasomys* Coues, 1884. Mammals of South America, 2, 617-682.

Parada, A., D'Elía, G. y Palma., R. (2015). The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. *BMC Evolutionary Biology, 15*, 172-189.

Parada, A., Pardiñas, U., Salazar-bravo, J., D'Elía, G. y Palma, R. (2013). Dating an impressive Neotropical radiation: molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular phylogenetics and Evolution, 66*(3), 960-968.

Pardiñas, U., y Teta, P. (2005). Roedores Sigmodontinos del Chaco húmedo de Formosa. *Historia Natural y paisaje de la Reserva el Bagual, provincia de Formosa, Argentina*, 501-517.

Pardiñas, U., D'Elía, G. y Ortiz., P. (2002). Sigmodontinos fosiles (Rodentia: Muroidea, Sigmodontinae) de America del Sur: estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neo tropical, 9*, 209-252.

Patton, J., y da Silva, M. (1995). A review of the spiny mouse genus *Scolomys* (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae) with the description of a new species from the. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, *108*(2), 319-337.

Patton, J., Pardiñas, U. y D'Elía, G. (2015). *Mammals of South America, volume 2: rodents (Vol. 2).* Chicago: University of Chicago Press.

Pearson, O. y Ralph, C. (1978). The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. Dirección Universitaria de Biblioteca y Publicaciones: Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Pearson, O. y Smith, M. (1999). Genetic similarity between *Akodon olivaceus* and *Akodon xanthorhinus* (Rodentia: Muridae) in Argentina. *Journal of Zoology, 247*(1), 43-52.

Percequillo, A. R., & Vivo, M. D. (2003). Sistemática de *Oryzomys* Baird, 1858: definição dos grupos de espécies e revisão taxonômica do grupo albigularis (Rodentia, Sigmodontinae).

Percequillo, A., Weksler, M. y Costa, L. (2011). A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society, 161*(2), 357-390.

Pfenninger, M. y Schwenk, K. (2007). Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC evolutionary biology, 7*(1), 121.

Pianka, E. (2000). Evolutionary Ecology (6th Editio ed.). Addison Wesley Longman Inc.-HarperCollins College Publishers.

Pinto, C., Ojala-Barbour, R., Brito, J., Menchaca, A., Carvalho, A. L., Weksler, M. y Lee Jr, T. E. (2018). Rodents of the eastern and western slopes of the Tropical Andes: phylogenetic and taxonomic insights using DNA barcodes. *Therya*, *9*(1), 15-27.

Pizzimenti, J. y De Salle, R. (1980). Dietary and morphometric variation in some Peruvian rodent communities: the effect of feeding strategy on evolution. *Biological Journal of the Linnean Society, 13*(4), 263-285.

Pourrut, P. (1983). Los climas del Ecuador: fundamentos explicativos. *ORSTOM y Programa Nacional de Regionalización Agraria del Ministerio de Agricultura y Ganadería. Quito, Ecuador*.

Prado, J. y Percequillo, A. (2011). Ontogenetic and sexual variation in cranial characters of *Aegialomys xanthaeolus* (Thomas, 1894) (Cricetidae: Sigmodontinae) from Ecuador and Peru. *Papéis Avulsos de Zoologia, 51*(9), 155-177.

Pulliam, H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters, 3*(4), 349-361.

Rahbek, C., Borregaard, M., Colwell, R., Dalsgaard, B., Holt B. G., M.-h. y Fjeldså, J. (2019). Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, 1108-1113.

Ramírez, R., D'Armas, R., Farias, R., Diaz,J., Franco, O., Carrasquero, E. y Bermeo, J. (2017). Análisis Multivariante: Teoría y práctica de las principales técnicas.

Rambaut, A. (2014). FigTree 1.4. 2 software. *Institute of Evolutionary Biology, Univ. Edinburgh*.

Rambaut, A., Drummond, A. J., & Suchard, M. (2013). Tracer v1. 6. MCMC trace analysis package. *Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, UK*.

Reig, O. A. (1986). Deversity Patterns and Differntiation of High Andean Rodents. *High altitude tropical biogeography.*Oxford University Press*, 439-404.*

Reis, D., F., S., Pessôa, L. y Strauss, R. (1990). *Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation.* Revista Brasileira de Genética, 13(3), 509-520.

Rivas, B. y Péfaur, J. (1999). Variación geográfica en poblaciones venezolanas de Oryzomys albigularis (Rodentia: Muridae). *Mastozoología Neotropical, 6*, 47-59.

Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, V., Darling, A. y Huelsenbeck, J. (2012). MrBayes 3.2: efficient {B}ayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology, 61*(3), 539-542.

Rosenblum, E. y Harmon, L. (2011). "Same same but different": replicated ecological speciation at white sands. *Evolution, 65*, 946-960.

Sábado, J. (2010). *Fundamentos de bioestadística y análisis de datos para enfermería* (Vol. 2). Universidad Autónoma de Barcelona.

Salazar-bravo, J. y Yates, T. (2007). A new species of *Thomasomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) from central Bolivia. *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*, 747-774.

Salazar-bravo, J., Pardiñas, U. y D'Elía, G. (2013). A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, C ricetidae) with emphasis on Phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta, 42*(3), 250-261.

Samuels, J. (2009). Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society, 156*(4), 864-888.

Sánchez, J. (2016). Introducción a la Estadística en las Ciencias Biológicas. *Giro Creativo*(214).

Sánchez, P. (2017). Variación Demográfica y Morfológica de Especies de Roedores Cricétidos en Ecosistemas Altoandinos de la Cordillera Oriental Colombiana. Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá.

Serrano-Giné, D. y Galárraga-Sánchez, R. (2015). The Andean páramo: geographic characterization and state of their environment. An interdisciplinary contribution. *Estudios Geográficos, 76*(278), 369-393.

Sharma, N., Bajpai, A. y Litoriya, R. (2012). Comparison the various clustering algorithms of weka tools. *International Journal of Emerging Technology and Advanced Engineering, 2*(5), 73-80.

Sklenář, P., Hedberg, I. y Cleef, A. (2014). Island biogeography of tropical alpine floras. Journal of Biogeography, *41*(2), 287-297.

Smith, M. y Patton, J. (1993). The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society, 50*(3), 149-177.

Smith, M. y Patton, J. (2007). Molecular phylogenetics and diversification of South American grass mice, genus *Akodon*. *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson. University of California Publications in Zoology*, *134*, 1-981.

Sobral, G. y Oliveira., J. (2014). Annual age structure and reproduction in the Caatinga red-nosed mouse, Wiedomys pyrrhorhinos (Rodentia, Sigmodontinae). *Therya, 5*(2), 509-534.

Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics, 22*(21), 2688-2690.

Steinbauer, M., Grytnes, J., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H. y Bjorkman, A. (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature, 556*(7700), 231.

Team, R. (2018). *R: A language and environment for statitcal computing.* Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

Thomas, O. (1917). *Preliminary diagnoses of new mammals obtained by the Yale-National Geographic Society Peruvian Expedition (Vol. 68).* Smithsonian Institution.

Tinoco-López, N. (2015). Caracterización molecular, morfológica y morfometrica del complejo *Nephelomys albigularis* Tomes, 1860 (Rodentia: Cricetidae), y su distribución en el Ecuador. PUCE. Quito.

Tirira, D. (2007). *Mamíferos del Ecuador*. Guía de campo. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación Especial de los Mamíferos del Ecuador 6. Quito.

Tirira, D. (2017). Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. (A. de Mastozoología, Ed.). Editorial Murciélago Blanco.Quito.

Tirira, D., Brito, J., Burneo, S. y Comisión de Diversidad de la AEM. (2020). Mamíferos del Ecuador: lista actualizada de especies. Versión 2020.1. Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. Quito. ‹http://aem.mamiferos delecuador.com›

Toro, M., Manriquez, G. y Suazo, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology, 28*(4), 977-990.

Valencia, E., Avaria, J., Muñoz, C., Boric, N. y Hernández, C. (2011). Patrones de distribución geográfica de la riqueza de especies de roedores de la tribu Oryzomyini (Rodentia: Sigmodontinae) en Sudamérica: Evaluando la importancia de los procesos de colonización y extinción. *Revista chilena de historia natural, 84*(3), 365-377.

Vallejo, A. y Boada, C. (2018). *Microryzomys altissimus* En: Brito, J., Camacho, M. A., Romero, V. Vallejo, A. F. (eds). Mamíferos del Ecuador. Version 2018.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Disponible en https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/FichaEspecie/Microryzomys%20altissimus. Consultado 25 de febrero de 2019.

Van der Hammen, T. (1997). Ecosistemas terrestres: páramo. *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad, Instituto Humboldt*, 9-37.

Varela, L. y Ron, S. (2018). Geografía y clima del Ecuador. BIOWEB. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Disponible en <https://bioweb.bio/geoclima/> Consultado: 29 de mayo 2020.

Vieites, D. R., Wollenberg, K. C., Andreone, F., Köhler, J., Glaw, F. y Vences, M. (2009). Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(20), 8267-8272.

Voss, R. (1988). Systematics and ecology of Ichthyomyine rodents (Muroidea): Patterns of Morphological evolution in a small adaptive radiation. *American Museum of Natural History, 188*(2), 269-492.

Wang, D., Kumar, S. y Hedges, S. (1999). Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animals and fungi. Proceedings of the Royal Society of London. *Series B: Biological sciences, 266*(1415), 163-171.

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, 69*(8), 1-150.

Weksler, M., Percequillo, A. y Voss, R. (2006). Ten New Genera of Oryzomyine Rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates,* 3537:1-29.

Weksler, M. y Percequillo, A. (2011). Key to the genera of the tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical, 18*(2), 281-292.

Williams, S. y Kay, R. (2001). A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents. *Journal of Mammalian Evolution, 8*, 207-229.

Wilson, D. y Reeder, D. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (Vol. 1).* JHU Press.

Wilson, D. (2009). Class Mammalia. En D. Wilson, D. Wilson. y R. Mittermeir (Edits.), *Handbook of the mammals of the world. Volume 1: Carnivores* (págs. 17-47). Barcelona: Lynx Editions.

Wilson, D., Lacher, T., Jr. y Mittermeier, R.eds. (2017). *Handbook of the Mammals of the World*. Vol.7. Rodentes II. Lynx.

Wolff, J. y Sherman, P. (2008). *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective.* Chicago: University of Chicago Press.

Zelditch, M., Li, J., Tran, L. y Swiderski., D. (2015). Relationships of diversity, disparity, and their evolutionary rates in squirrels (Sciuridae). *Evolution, 69*, 1284-1300.

8. ANEXOS

Anexo 1. Especímenes usados en la filogenia

Especie	GenBank	Voucher	Localidad	Recurso
M. minutus	En este estudio	QCAZ 13196	Zamora Chinchipe	En este estudio
M. minutus	En este estudio	QCAZ 13280	Zamora Chinchipe	En este estudio
Oreoryzomys	GU126535.1	AMNH268144	Perú	Percequillo et al.(2011)
Oreoryzomys	EU579510.1	AMNH268144	Perú	Hanson y Bradley (2008)
Oreoryzomys	EU258534.1	TEL1854	Ecuador	Hanson (2007)
Oreoryzomys	En este estudio	QCAZ 7738	Napo	En este estudio
Microryzomys sp.	En este estudio	QCAZ 16707	Carchi	En este estudio
Oreoryzomys	En este estudio	QCAZ 7756	Napo	En este estudio
Oreoryzomys	En este estudio	QCAZ 7798	Napo	En este estudio
Oreoryzomys	En este estudio	QCAZ 7787	Napo	En este estudio
Oreoryzomys	En este estudio	QCAZ 7677	Napo	En este estudio
M. minutus	En este estudio	QCAZ 15924	Napo	En este estudio
M. minutus	EU258535.1	MVZ166666	Perú	Hanson (2007)
M. minutus	AF108698.1	MVZ173975	Perú	Smith y Patton (1998)
M. minutus	U58387		Perú	Patton y da Silva (1996)
M. minutus	En este estudio	QCAZ 11661	Imbabura	En este estudio
M. minutus	En este estudio	QCAZ 11935	Chimborazo	En este estudio
Oreoryzomys	En este estudio	QCAZ 13226	Zamora Chinchipe	En este estudio
Microryzomys sp.	En este estudio	TEL 2790	Carchi	En este estudio
Microryzomys sp.	En este estudio	TEL 2789	Carchi	En este estudio
Microryzomys sp.	En este estudio	JBM 1295		En este estudio
M. minutus	En este estudio	MECN 5393		En este estudio
M. minutus	En este estudio	MECN5397		En este estudio
Microryzomys sp.	En este estudio	JBM 1649	Carchi	En este estudio
M. minutus	En este estudio	QCAZ 15671	Tungurahua	En este estudio
M. minutus	En este estudio	QCAZ 15670	Tungurahua	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 9836	Carchi	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 9839	Carchi	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 16705	Carchi	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 15604	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 15606	Loja	En este estudio

M. altissimus	En este estudio	TEL 3037	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2908	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2852	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2965	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2963	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2960	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2929	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2937	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3025	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2854	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2948	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3039	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3044	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2944	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3024	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2889	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2855	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2943	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 15605	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 15609	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 15607	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 15608	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2872	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2978	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3049	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3043	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2964	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2875	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3049	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3043	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2964	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2875	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 3038	Loja	En este estudio
M .altissimus	En este estudio	TEL 3000	Loja	En este estudio

M. altissimus	En este estudio	TEL 2952	Loja	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	TEL 2988	Loja	En este estudio
Microryzomys sp.	En este estudio	QCAZ 11933	Chimborazo	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 8411	Chimborazo	En este estudio
M. altissimus	En este estudio	QCAZ 8416	Chimborazo	En este estudio
M .altissimus	EU579502.1	QCAZ8353	Azuay	Hanson y Bradley (2008)
Oligoryzomys	KC841388.1	OMNH 34399		Coyner et al. (2013)
Oligoryzomys	KC841389.1	OMNH 34497		Coyner et al. (2013)
Oligoryzomys	JQ013757.1	MN75597		Agrellos et al. (2012)
Oligoryzomys	GU126529.1	AMNH257262	Venezuela	Percequillo et al. (2011)
Oligoryzomys	GU126528.1	CRB1430	Brasil	Percequillo et al. (2011)
Oligoryzomys	KR822254.1	NK96860	Chile	Palma (2015)
Oligoryzomys	GQ259906.1	LBCE6470	Brasil	Agrellos y Bonvicino (2009)
N. paracou	KP778309	ROM:114143		Almendra et al.(2015)
N. cf. amoenus	KX792044	MRR 799		Patton et al.(2016)
N. dubosti	FM 210775	CM 76835		Tilak (2008)
N. musseri	EU 579503	AMNH272676	Perú	Hanson y Bradley (2008)
N. rosalinda	KY 859760	MUSM 44969	Perú	Sánchez et al.(2017)

Anexo 2. Especímenes usados en los análisis de las variables cuantitativas y cualitativas.

Número	Especie	Provincia	Latitud	Longitud	Altitud
QCAZ-M16175	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	
QCAZ-M16167	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M15589	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M16177	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M16194	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3422
QCAZ-M15580	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M16187	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M16184	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M16191	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3422
QCAZ-M16249	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M16165	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M15609	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M16200	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M16248	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M16183	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71167	-79,4403	3226
QCAZ-M15591	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M15579	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M15592	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M15602	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M15121	*Microryzomys altissimus*	Loja	-3,61636	-79,4862	3487
QCAZ-M15123	*Microryzomys altissimus*	Loja	-3,61636	-79,4862	3487
QCAZ-M15585	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M15588	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M15125	*Microryzomys altissimus*	Loja	-3,61636	-79,4862	3487
QCAZ-M15605	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M15586	*Microryzomys altissimus*	Loja	-4,71318	-79,4303	3400
QCAZ-M6681	*Microryzomys altissimus*	Cotopaxi	-0,849536	-78,4958	3100
QCAZ-M8458	*Microryzomys altissimus*	Cotopaxi	-0,849536	-78,4958	2000
QCAZ-M8449	*Microryzomys altissimus*	Cotopaxi	-0,849536	-78,4958	3450
QCAZ-M9839	*Microryzomys altissimus*	Carchi	0,697661	-77,8774	3765

QCAZ-M9836	*Microryzomys altissimus*	Carchi	0,697661	-77,8774	3750
QCAZ-M9840	*Microryzomys altissimus*	Carchi	0,697661	-77,8774	3765
QCAZ-M12529	*Microryzomys altissimus*	Carchi	0,71878	-77,9803	2900
QCAZ-M15894	*Microryzomys altissimus*	Zamora Chinchipe	-3,7849982	-78,9313862	1100
QCAZ-M15893	*Microryzomys altissimus*	Zamora Chinchipe	-3,7849982	-78,9313862	1100
QCAZ-M8410	*Microryzomys altissimus*	Chimborazo	-2,20614	-78,4716	3450
QCAZ-M11929	*Microryzomys altissimus*	Chimborazo	-2,17714	-78,5075	3400
QCAZ-M8411	*Microryzomys altissimus*	Chimborazo	-2,20614	-78,4716	3450
QCAZ-M5713	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-0,109836	-78,5888	
QCAZ-M12528	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-0,0191	-78,4785	2900
QCAZ-M5790	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,09732	-78,3938	3600
QCAZ-M15668	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,23915	-78,8546	3901
QCAZ-M15665	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,25938	-78,4664	3677
QCAZ-M15667	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,23915	-78,8546	3901
QCAZ-M4378	*Microryzomys altissimus*	Bolívar	-1,72553	-78,9806	3050
QCAZ-M4334	*Microryzomys altissimus*	Bolívar	-1,72553	-78,9806	3050
QCAZ-M12780	*Microryzomys altissimus*	Napo	-0,371426	-78,1046	
QCAZ-M6264	*Microryzomys altissimus*	Napo	-0,37546	-78,1455	3660
QCAZ-M4152	*Microryzomys altissimus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4168	*Microryzomys altissimus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4151	*Microryzomys altissimus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4178	*Microryzomys altissimus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4129	*Microryzomys altissimus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M8353	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,58249	-78,4141	3100
QCAZ-M5998	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,78023	-79,2237	3810
QCAZ-M5994	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,78023	-79,2237	3810
QCAZ-M5030	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,21929	-79,4975	3300
QCAZ-M6008	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,78023	-79,2237	3810
QCAZ-M5027	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,21929	-79,4975	3300
QCAZ-M5996	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,78023	-79,2237	3810
QCAZ-M5032	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,21929	-79,4975	3300
QCAZ-M6001	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,78023	-79,2237	3810
QCAZ-M5997	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,78023	-79,2237	3810
QCAZ-M5034	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,21929	-79,4975	3300

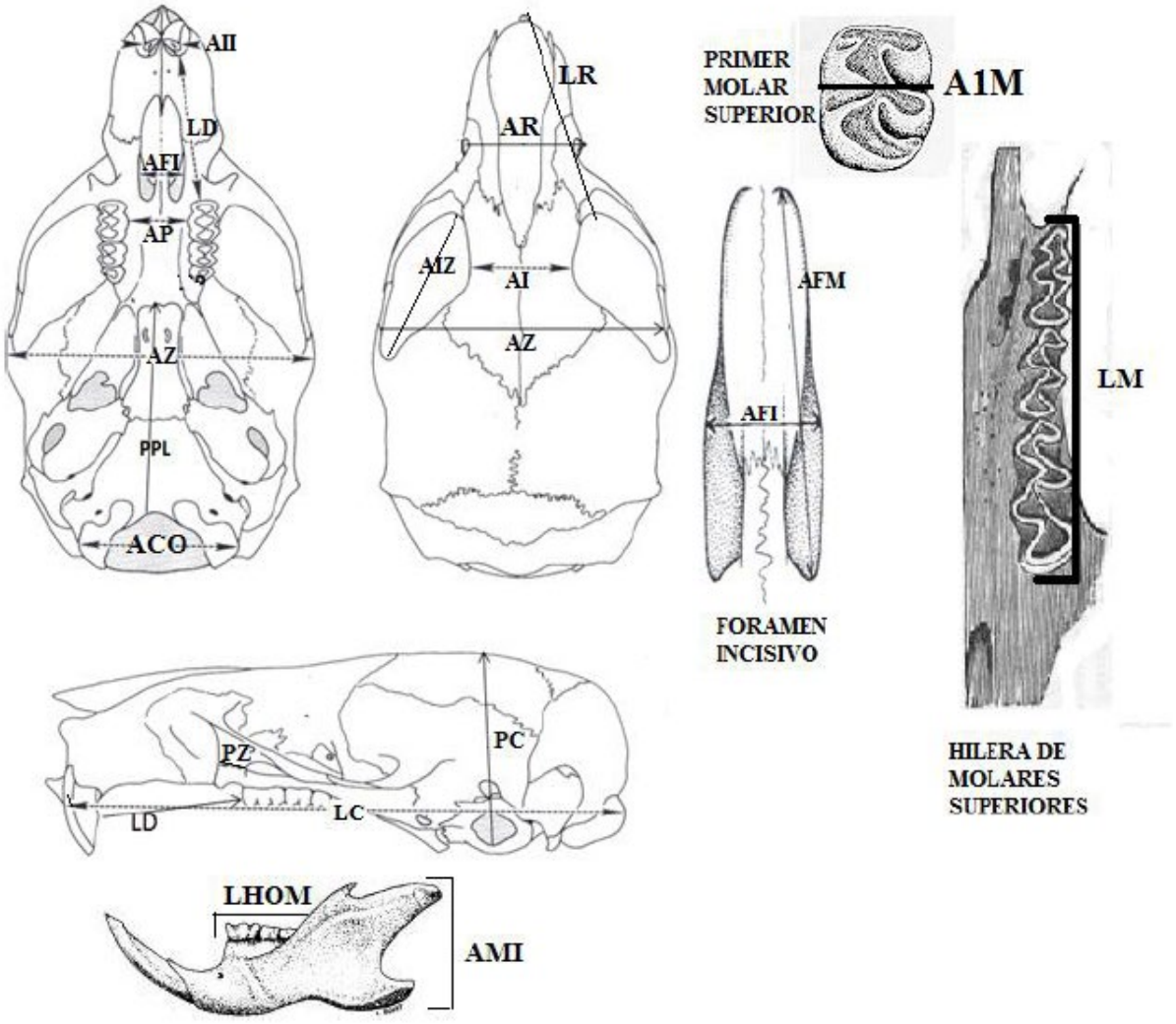
QCAZ-M6003	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,78023	-79,2237	3810
QCAZ-M17912	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,05972222	-79,23666667	-
QCAZ-M17913	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,05972222	-79,23666667	-
QCAZ-M17908	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,05972222	-79,23666667	-
QCAZ-M17911	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,05972222	-79,23666667	-
QCAZ-M17918	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-	-	-
QCAZ-M17915	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,05972222	-79,23666667	-
QCAZ-M17917	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-3,05972222	-79,23666667	-
MECN1510	*Microryzomys altissimus*	Chimborazo	-2,187475	-78,519134	-
MECN1524	*Microryzomys altissimus*	Chimborazo	-2,19	-78,52	-
MECN1697	*Microryzomys altissimus*	Cotopaxi	-1,000061	-78,423197	-
MECN1727	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,048781	-78,369608	-
MECN1728	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,048781	-78,369608	-
MECN1729	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,048781	-78,369608	-
MECN1755	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,048781	-78,369608	-
MECN1760	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,048781	-78,369608	-
MECN3737	*Microryzomys altissimus*	Carchi	0,712202	-77,981639	-
MECN3810	*Microryzomys altissimus*	Morona Santiago	-2,230194	-78,445028	-
MECN4704	*Microryzomys altissimus*	Loja	-3,603861	-79,397778	3664
MECN4708	*Microryzomys altissimus*	Loja	-3,603861	-79,397778	3664
MECN4745	*Microryzomys altissimus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4754	*Microryzomys altissimus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN5643	*Microryzomys altissimus*	Chimborazo	-2,173583	-78,502917	3671
MECN59	*Microryzomys altissimus*	Azuay	-2,812212	-79,267934	3700
MECN5232	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-0,407391	-78,56599	2787
MECN4828	*Microryzomys altissimus*	El Oro	-3,504444	-79,615278	-
MECN4407	*Microryzomys altissimus*	Tungurahua	-1,033	-78,36	-
MEPN10483	*Microryzomys altissimus*	Carchi	-	-	3581
MEPN9983	*Microryzomys altissimus*	Carchi	-	-	3480
MEPN10490	*Microryzomys altissimus*	Carchi	-	-	3581
MEPN6640	*Microryzomys altissimus*	Napo	-	-	-
MEPN10489	*Microryzomys altissimus*	Carchi	-	-	-
MEPN10885	*Microryzomys altissimus*	Carchi	-	-	3581
MEPN6760	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-	-	-

MEPN6923	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-	-	3650
MEPN6763	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-	-	-
MEPN6901	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-	-	3650
MEPN7196	*Microryzomys altissimus*	Napo	-	-	3200
MEPN6900	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-	-	-
MEPN6412	*Microryzomys altissimus*	Napo	-	-	-
MEPN6884	*Microryzomys altissimus*	Napo	-	-	-
MEPN6609	*Microryzomys altissimus*	Napo	-	-	-
MEPN10651	*Microryzomys altissimus*	Zamora Chinchipe	-	-	2330
MEPN12512	*Microryzomys altissimus*	Loja	-	-	3691
MEPN5840	*Microryzomys altissimus*	Pichincha	-	-	-
MECN4756	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN5173	*Microryzomys minutus*	Pichincha	-0,407391	-78,56599	2787
MECN3811	*Microryzomys minutus*	Morona Santiago	-2,230194	-78,445028	-
MECN5234	*Microryzomys minutus*	Pichincha	-0,407391	-78,56599	3000
MECN2483	*Microryzomys minutus*	Pichincha	0,01835032	-78,63724	2342
MECN5235	*Microryzomys minutus*	Pichincha	-0,407391	-78,56599	3000
MECN2500	*Microryzomys minutus*	Pichincha	0,01835032	-78,63724	2342
MECN2494	*Microryzomys minutus*	Pichincha	0,01835032	-78,63724	2342
MECN5179	*Microryzomys minutus*	Pichincha	-0,407391	-78,56599	3000
MECN1107	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,329964	-78,080878	2550
MECN1106	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,329964	-78,080878	2550
MECN1890	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,962417	-78,220361	2590
MECN928	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,668056	-77,897222	2200
MECN1104	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,329964	-78,080878	2550
MECN1108	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,329964	-78,080878	2550
MECN4810	*Microryzomys minutus*	El Oro	-3,543693	-79,67176	-
MECN4339	*Microryzomys minutus*	Morona Santiago	-2,206139	-78,452694	-
MECN5609	*Microryzomys minutus*	Imbabura	0,342024	-78,412935	2990
MECN3026	*Microryzomys minutus*	Pichincha	0,023729	-78,632612	1975
MECN4355	*Microryzomys minutus*	Morona Santiago	-2,206139	-78,452694	-
MECN4357	*Microryzomys minutus*	Morona Santiago	-2,206139	-78,452694	-
MECN4356	*Microryzomys minutus*	Morona Santiago	-2,206139	-78,452694	-
MECN4351	*Microryzomys minutus*	Morona Santiago	-2,206139	-78,452694	-

MECN4350	*Microryzomys minutus*	Morona Santiago	-2,206139	-78,452694	-
MECN4953	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,849796	-78,234767	2350
MECN5315	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	2350
MECN4753	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN5025	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	-
MECN4954	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,849796	-78,234767	2350
MECN4700	*Microryzomys minutus*	Loja	-3,603861	-79,397778	3664
MECN5609	*Microryzomys minutus*	Imbabura	0,342024	-78,412935	2990
MECN1100	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,329964	-78,080878	2550
MECN620	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,981086	-78,245939	2830
MECN5233	*Microryzomys minutus*	Pichincha	-0,407391	-78,56599	3000
MECN5232	*Microryzomys minutus*	Pichincha	-0,407391	-78,56599	2787
MECN4742	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4749	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4734	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4738	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4755	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4744	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4759	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4743	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4746	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4736	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4735	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4747	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4748	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4757	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
MECN4739	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,853841	-78,2376	1550
QCAZ-M15049	*Microryzomys minutus*	Carchi	0,589167	-77,7053	3340
QCAZ-M11661	*Microryzomys minutus*	Imbabura	0,193064	-78,0528	3154
QCAZ-M2653	*Microryzomys minutus*	Cotopaxi	-0,4189	-79,0039	2000
QCAZ-M4349	*Microryzomys minutus*	Bolívar	-1,71667	-78,9666	2900
QCAZ-M15669	*Microryzomys minutus*	Tungurahua	-1,25938	-78,4664	3630
QCAZ-M15670	*Microryzomys minutus*	Tungurahua	-1,25918	-78,7703	3684
QCAZ-M15671	*Microryzomys minutus*	Tungurahua	-1,25918	-78,7703	3684

QCAZ-M13195	*Microryzomys minutus*	Zamora Chinchipe	-3,97254	-79,0924	2634
QCAZ-M13197	*Microryzomys minutus*	Zamora Chinchipe	-3,80401	-79,0403	2519
QCAZ-M6261	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,37009	-78,1408	3380
QCAZ-M8918	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,569833	-77,594	2400
QCAZ-M8919	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,569833	-77,594	2400
QCAZ-M4198	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4164	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4163	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4165	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M7609	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,716905	-77,9311	2500
QCAZ-M4172	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M4175	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,33422	-78,1433	3400
QCAZ-M8920	*Microryzomys minutus*	Napo	-0,569833	-77,594	2500
MEPN12541	*Microryzomys minutus*	Zamora Chinchipe	-	-	2950
MEPN9240	*Microryzomys minutus*	Napo	-	-	2050
MEPN10650	*Microryzomys minutus*	Zamora Chinchipe			
MEPN11201	*Microryzomys minutus*	Zamora Chinchipe	-	-	-
MEPN12515	*Microryzomys minutus*	Loja	-	-	2403
MEPN6644	*Microryzomys minutus*	Napo	-	-	-
MEPN6516	*Microryzomys minutus*	Bolívar	-	-	-
QCAZ-M13198	*Oreoryzomys balneator*	Zamora Chinchipe	-3,80401	-79,0403	2519
QCAZ-M13280	*Oreoryzomys balneator*	Zamora Chinchipe	-3,44991	-78,9366	2223
QCAZ-M13193	*Oreoryzomys balneator*	Zamora Chinchipe	-3,97254	-79,0924	2634
QCAZ-M13196	*Oreoryzomys balneator*	Zamora Chinchipe	-3,80401	-79,0403	2519
QCAZ-M15932	*Oreoryzomys balneator*	Napo	-0,60077	-77,8883	2100
QCAZ-M15925	*Oreoryzomys balneator*	Napo	-0,60077	-77,8883	2100
QCAZ-M15924	*Oreoryzomys balneator*	Napo	-0,60077	-77,8883	2100
QCAZ-M15922	*Oreoryzomys balneator*	Napo	-0,60077	-77,8883	2100
QCAZ-M15928	*Oreoryzomys balneator*	Napo	-0,60077	-77,8883	2100
QCAZ-M15935	*Oreoryzomys balneator*	Napo	-0,60077	-77,8883	2100
QCAZ-M15934	*Oreoryzomys balneator*	Napo	-0,60077	-77,8883	2100

Anexo 3. Medidas craneodentales registradas en presente estudio. Tomado de Voss (1988) y Musser et al. (1988). Descripción de las abreviaturas en el Anexo 4.



Anexo 4. Medidas cráneo-dentales. Definición de 16 medidas.

VARIABLES MORFOMÉTRICAS		
ABREVIATURA	NAME/NOMBRE	DEFINICIÓN
ONL	Occipitonasal length / Longitud occipitonasal	Distancia desde el cóndilo occipital (extremo más posterior del supraoccipital) hasta el borde más anterior de los nasales.
ZB	Greatest zygomatic breadth/ Amplitud de los huesos cigomáticos	Distancia más ancha entre los dos arcos zigomáticos, latera al hueso lacrimal, y el margen anterior del hueso nasal.
IOB	Interorbital breadth / Acho interorbital	Distancia mínima de la constricción interorbital.
BR	Breadth of rostrum length / Ancho del rostro	Distancia entre las cápsulas nasolacrimales.
BBC	Breadth of braincase / Ancho del cráneo	Distancia máxima entre el borde justo anterior a las raíces escamosas del arco zigomático y su borde correspondiente al otro lado del cráneo.
HBC	Height of braincase / Altura del cráneo	De la fosa mesopterigoidea (vista ventral) hasta el inicio de los huesos parietales (vista dorsal).
BZP	Breadth of zigomatic plate/ Ancho de la placa zigomática	Porción más ancha entre el margen posterior y anterior de la placa zigomática.
LD	Length of diastema / Longitud del diastema	Distancia entre el margen anterior de la raíz del primer molar superior y el margen posterior de los incisivos superiores.
LBP	Length of bony palate / Longitud de la placa ósea	Distancia entre el borde posterior del foramen incisivo y el borde más anterior de la fosa mesopterigoidea.
PPL	Postpalatal length / Longitud postpalatal	Distancia entre el borde anterior de la fosa mesopterigoidea y el borde más anterior del foramen magnum.

BPB	Breadth of bony palate bridge / Ancho del puente palatino	Distancia entre los protoflexus de los primeros molares superiores.
LIF	Length of incisive foramina / Longitud del foramen incisivo	Máxima distancia interna entre los bordes anterior y posterior del. foramen incisivo.
BIF	Breadth of incisive foramina/Ancho del foramen incisivo	Ancho entre ambos lados de la sutura de la maxila y premaxila.
LM1-3	Crown length of maxillary toothrow / Longitud occlusal de la hilera dental maxilar	Distancia entre las coronas de los molares superiores uno y tres.
WM1	Width of first upper molar / Ancho del primer molar superior	Distancia entre el paraflexus y protolexus del molar superior.
MH	Height of maxillary / Altura mandibular	Distancia entre el borde más superior del proceso condilar y el borde más inferior del proceso angular de la mandíbula.

Anexo 5. Mapa de unidades fisiográficas del páramo. Tomado de Beltrán et al. (2009).

