

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

Evaluación de la distribución geográfica y estado de conservación de ratones bolseros  
(Rodentia: Heteromyidae) en Ecuador.

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

RUBÉN D. JARRÍN E.

Quito, 2013

*Esta tesis es en homenaje al amigo, compañero y profesor, siempre estás presente y más cuando visitamos Guajalito, serás recordado por lo que fuiste e hiciste.*

**Jaime Jaramillo**

## I. AGRADECIMIENTOS

A mis padres y mi hermana que han sido lo mejor del mundo, por su apoyo, comprensión y paciencia.

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por apoyarnos con los recursos para el desarrollo del proyecto.

Al M.Sc. Santiago Burneo por la oportunidad de trabajar bajo su guía, apoyo y ayuda.

Al Dr. Tjitte De Vries y al Ing. Julio Sánchez por sus acertados consejos e invaluable opiniones sobre este trabajo.

A mi amigo y colega Carlos Boada por su amistad y ayuda incontables veces.

Agradecimientos al Dr. Luis Albuja V., curador del Museo de la Escuela Politécnica Nacional y a Pablo Moreno, curador del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales/Mastofauna por aportar a esta investigación.

A Karina Hidalgo, Juan E. Iglesias, Andrés Iglesias y Augusto Sola, por apoyarme en los momentos que más necesité de su ayuda.

Agradecimientos especiales también a Dr. Robert P. Anderson por su aporte a esta investigación.

A mis asistentes de campo: Pablo Loaiza, Nicolás Tinoco, Neli Muñoz, Andrea Narváez, Daniel Chávez, Mariano Soley, Viviana Narváez, Juan P. Santos, Andrés Bastidas y Fernanda Solórzano, a los cuales les agradezco por apoyarme en las diferentes salidas de campo.

A Noemí Cevallos por estar siempre ahí conmigo en las buenas y malas, por ser mi compañera y amiga, y todos mis amigos a los cuales les agradezco por brindarme su sincera amistad.

## II. TABLA DE CONTENIDOS

<b>I. AGRADECIMIENTOS .....</b>	<b>iv</b>
<b>II. TABLA DE CONTENIDOS.....</b>	<b>v</b>
<b>III. LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>vii</b>
<b>IV. LISTA DE TABLAS .....</b>	<b>ix</b>
<b>V. LISTA DE ANEXOS.....</b>	<b>x</b>
<b>1. RESUMEN .....</b>	<b>1</b>
<b>2. ABSTRACT .....</b>	<b>2</b>
<b>3. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>3</b>
3.1. NICHOS ECOLÓGICOS.....	6
3.2. MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICOS.....	7
3.3. MÉTODOS DE MODELAMIENTO.....	8
3.4. ESTADO DE CONSERVACIÓN.....	9
<b>4. OBJETIVOS .....</b>	<b>12</b>
4.1. OBJETIVO GENERAL .....	12
4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	12
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>13</b>
5.1 ZONAS DE MUESTREO.....	13
5.2 METODOLOGÍA DE CAMPO.....	15
5.2.1 Preparación y preservación de los individuos.....	16
5.3 MORFOMETRÍA Y CARACTERÍSTICAS.....	16
5.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	18
5.5 ANÁLISIS GEOGRÁFICO.....	19
<b>6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>22</b>
6.1. MUESTREOS DE CAMPO.....	22
6.2. ANÁLISIS MORFOLÓGICO.....	24
6.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	25

6.4. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN.- .....	27
6.4.1 Modelo final .-.....	29
<b>7. CONCLUSIONES .....</b>	<b>32</b>
<b>8. RECOMENDACIONES .....</b>	<b>34</b>
<b>9. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>35</b>
<b>10. FIGURAS .....</b>	<b>40</b>
<b>11. TABLAS .....</b>	<b>73</b>
<b>12. ANEXOS .....</b>	<b>87</b>

### III. LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de las siete salidas realizadas en la fase de campo del proyecto.....	41
Figura 2. Zona de Muestreo Cristóbal Colón. ....	42
Figura 3. Zona de Muestreo Flavio Alfaro. ....	43
Figura 4. Zona de Muestreo Jatunsacha – Bilsa. ....	44
Figura 5. Zona de Muestreo La Maná – Malqui. ....	45
Figura 6. Zona de Muestreo Santo Domingo de los Tsáchilas – Vía Quevedo.....	46
Figura 7. Zona de Muestreo Estación Científica “Río Guajalito”.....	47
Figura 8. Zona de Muestreo Bucay – Cumandá. ....	48
Figura 9. Morfometría craneal:.....	49
Figura 10. Mapa de las Provincias del Ecuador con los puntos de colección de <i>Heteromys</i> :.....	50
Figura 11. Individuos de <i>Heteromys</i> en Ecuador: .....	51
Figura 12. Vista dorsal de las pieles:.....	52
Figura 13. Vista ventral de las pieles: .....	53
Figura 14. Vista lateral de las pieles:.....	54
Figura 15. Vista dorsal del cráneo y forma del hueso interparietal:.....	55
Figura 16. PCA Gráfico de los componentes en el espacio rotado: .....	56
Figura 17. PCA Gráfico de la distribución de los puntos:.....	57
Figura 18. DFA Diagrama de dispersión:.....	58
Figura 19. Promedio de sensibilidad vs. 1 - especificidad del modelo de evaluación para <i>Heteromys australis</i> :.....	59
Figura 20. Promedio de sensibilidad vs. 1 - especificidad del modelo de evaluación para <i>Heteromys teleus</i> : .....	60
Figura 21. Promedio de sensibilidad vs. 1 - especificidad del modelo de evaluación para <i>Heteromys</i> (como una sola especie): .....	61
Figura 22. Modelo final de <i>Heteromys australis</i> :.....	62
Figura 23. Nicho fundamental de <i>H. australis</i> : .....	63
Figura 24. Figura 25. Mapa del nicho fundamental y remanentes de vegetación: .....	64
Figura 25. Modelo final de <i>Heteromys teleus</i> : .....	65
Figura 26. Nicho fundamental de <i>H. teleus</i> :.....	66
Figura 27. Mapa del nicho fundamental y remanentes de vegetación: .....	67

Figura 28. Mapa del nicho fundamental de <i>H. australis</i> y <i>H. teleus</i> : .....	68
Figura 29. Mapa conjunto del nicho fundamental y remanentes de vegetación para <i>H. australis</i> y <i>H. teleus</i> : .....	69
Figura 30. Modelo final de <i>Heteromys</i> (como una sola especie): .....	70
Figura 31. Nicho fundamental de <i>Heteromys</i> (como una sola especie) y registros de presencia: .....	71
Figura 32. Mapa del nicho fundamental y remanentes de vegetación: .....	72

#### IV. LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Individuos de <i>Heteromys</i> en Ecuador usados para los modelamientos:.....	74
Tabla 2. Variables BioClim (fuente: WorldClim, Hijmans et al., 2005).....	76
Tabla 3. Resultados del análisis de componentes principales. ....	77
Tabla 4. PCA (Matriz de los componentes): .....	78
Tabla 5. DFA (Estructura de la Matriz):.....	79
Tabla 6. DFA (Lambda de Wilks):.....	80
Tabla 7. DFA (Clasificación de los resultados):.....	81
Tabla 8. Tabla de referencias de los modelos de evaluación y sus resultados. ....	82
Tabla 9. Contribución en porcentaje de las variables climáticas para el modelo de evaluación de <i>H. australis</i> . ....	83
Tabla 10. Contribución en porcentaje de las variables climáticas para el modelo de evaluación de <i>H. teleus</i> . ....	84
Tabla 11. Contribución en porcentaje de las variables climáticas para el modelo de evaluación de <i>Heteromys australis</i> y <i>Heteromys teleus</i> (como una especie). ....	85
Tabla 12. Umbrales acumulativos y logarítmicos con su respectiva descripción de los modelos desarrollados en los dos escenarios.....	86

## V. LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Tabla de referencias, medidas del cuerpo y morfometría craneal los individuos del Museo QCAZ – PUCE, MEPN y MECN.....	88
Anexo 2. Tabla de referencias con medidas utilizadas en los análisis estadísticos PCA y DFA. ....	91
Anexo 3. Individuo de <i>Heteromys australis</i> , hembra adulta, localidad Milpe Pachijal – Pacto (EPN 9610); .....	94
Anexo 4. Individuo de <i>Heteromys australis</i> , localidad Playa de Oro (MECN 2756); .....	95
Anexo 5. Individuo de <i>Heteromys teleus</i> , localidad Otonga (QCAZ 1788) ); .....	96
Anexo 6. Individuo de <i>Heteromys teleus</i> , localidad Chalpi – Pacto (MECN 2661); .....	97
Anexo 7. Individuo de <i>Heteromys</i> sp., macho, localidad Mashpi – Pacto (MECN 2557); .....	98
Anexo 8. Individuo de <i>Heteromys</i> sp., hembra, localidad Mashpi – Pacto (Mashpi – Pacto (MECN 2558); .....	99

## 1. RESUMEN

La familia Heteromyidae es considerada como una de las más representativas de roedores, con tres subfamilias: Dipodomysinae, Heteromyinae y Perognathinae, con seis géneros y 59 especies, distribuidas desde el extremo sur de Texas (Estados Unidos) a Ecuador. De las tres subfamilias, Heteromyinae con dos géneros existentes *Heteromys* y *Liomys*, siendo *Heteromys* el único género en colonizar al oeste de la Cordillera de los Andes en América del Sur como resultado del origen nórdico del grupo y a factores históricos relacionados a esta subsecuente colonización. De la familia Heteromyidae en el Ecuador el único género presente es *Heteromys* con dos especies; el ratón bolsero austral, *Heteromys australis*, Thomas (1901), y el recientemente descrito ratón bolsero ecuatoriano, el cual es endémico, *Heteromys teleus* (Anderson y Jarrín-V, 2002).

Este estudio evaluó el estado de conservación, ecología y hábitat idóneo de estas dos especies en Ecuador, usando modelos predictivos de distribución geográfica para aportar al manejo y conservación de áreas vulnerables relacionadas con su distribución.

Se realizaron análisis morfométricos de las muestras mediante un análisis de componentes principales y análisis discriminantes para aclarar la divergencia de estas dos especies en el Ecuador.

Para el desarrollo de los modelos predictivos se usaron herramientas de Sistemas de Información Geográfica y algoritmos de máxima entropía, las cuales permiten estimar la distribución potencial del nicho de las especies abordando su relación con el ambiente por medio de variables climáticas y puntos de presencia conocidos.

De acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, se observaron ligeras diferencias entre *Heteromys australis* y *Heteromys teleus* en cuanto a su morfometría y distribución, tomando en cuenta que el bajo número de registros podrían estar sesgando estos resultados.

Por eso es necesario obtener más información de su distribución y morfometría, siendo necesario realizar análisis moleculares y filogenéticos para complementar el entendimiento de la situación taxonómica de estas dos especies, lo que conlleva a decisiones de conservación importantes.

**Palabras Clave:** Conservación, Ecuador, *Heteromys*, modelamiento, morfometría.

## 2. ABSTRACT

The family Heteromyidae is considered one of the most representative of rodents, with three subfamilies: Dipodomyinae, Heteromyinae and Perognathinae, with six genera and 59 species, distributed from the southern tip of Texas (United States) to Ecuador. Of the three subfamilies, Heteromyinae with two existing genera *Heteromys* and *Liomys*, being *Heteromys* the only genus that colonized the western part of the Andes in South America as a result of Nordic origin of the group and historical factors related to this subsequent colonization.

Heteromyidae in Ecuador is the only genus with two species *Heteromys*; southern spinypocket mouse *Heteromys australis*, Thomas (1901), and the recently described ecuadoran spiny pocket mouse, which is endemic, *Heteromys teleus* (Anderson and Jarrin, 2002).

This study assessed the conservation status, ecology and habitat suitable for these species in Ecuador, using predictive models of geographic distribution to provide the management and conservation of vulnerable areas in their distribution .

Morphometric analyzes were performed in samples by principal component analysis and discriminant analysis to clarify the divergence of these two species in Ecuador.

To develop predictive models are tools used in Geographic Information Systems and maximum entropy algorithms, which allow to estimate the potential distribution of the species niche, addressing their relationship with the environment through climate variables and points of presence known.

According to the results obtained in this study, slight differences between *Heteromys australis* and *Heteromys teleus* in their morphometry and distribution were observed, considering the low number of records could be biasing the results.

Therefore it is necessary to obtain more information about their distribution and morphometry, being necessary to perform molecular and phylogenetic analyzes to complement the understanding of the taxonomic status of these two species which entails significant conservation decisions.

**Key Words:** Conservation, Ecuador, *Heteromys*, modeling, morphometry.

### 3. INTRODUCCIÓN

El Orden Rodentia abarca alrededor de 2 113 especies reconocidas hasta 1992 y 155 especies nuevas observadas actualmente y una expectativa de 142 especies nuevas existentes, dentro de 30 a 35 familias, con un total de 2 410 especies, siendo aproximadamente el 42% de la biodiversidad de mamíferos actual (Reeder *et al.*, 2007; Wilson y Reeder, 2005). Es un grupo de distribución cosmopolita, excepto la Antártida, Nueva Zelanda y unas pocas islas oceánicas (Feldhamer *et al.*, 2007). Este orden está muy bien adaptado y es uno de los grupos ecológicamente más diversos con especies de hábitos acuáticos, semi-acuáticos, fosoriales, terrestres y arbóreos (Wilson y Reeder, 2005).

Una de las características que define a todos los roedores es el poseer un par de incisivos superiores y un par de incisivos inferiores, los cuales tienen la función de abrir y roer semillas ya que la gran mayoría de especies de este grupo incluyen este tipo de alimento en su dieta. Otra característica de algunos roedores es la de poseer bolsas internas o externas en las mejillas que les permiten transportar y almacenar alimento temporalmente. Los roedores por lo general tienen hábitos alimenticios de herbivoría u omnivoría, dependiendo de la estación y la disponibilidad de alimento (Feldhamer *et al.*, 2007).

Dentro del orden Rodentia, la familia Heteromyidae (ratones bolseros, ratones y ratas canguro) comprende tres subfamilias: Dipodomysinae, Heteromyinae y Perognathinae, con seis géneros y alrededor de 59 especies, siendo originaria de Norteamérica y distribuyéndose exclusivamente en el Nuevo Mundo (Wilson y Reeder, 2005), desde el suroeste de Canadá, todo el oeste de Estados Unidos, México, América Central y el noroeste de América Sur (Nowak, 1999).

Dentro de cada subfamilia se reconocen dos géneros; En Heteromyinae (*Heteromys* y *Liomys*), en Perognathinae (*Perognathus* y *Chaetodipus*) y en Dipodomysinae (*Microdipodops* y *Dipodomys*), de los cuales los géneros *Heteromys*, *Liomys*, *Perognathus* y *Chaetodipus* son roedores muy parecidos mientras que *Microdipodops* y *Dipodomys* son altamente modificados para una locomoción por salto, teniendo sus extremidades posteriores largas y fuertes, extremidades anteriores reducidas, una cola larga y bien

adherida (en todos los miembros de la familia) y el pelaje con una combinación entre aterciopelado, suave, duro y espinoso (Nowak, 1999).

Dentro de la subfamilia Heteromyinae, los géneros *Heteromys* y *Liomys* son considerados principalmente roedores granívoros, recolectores y consumidores de frutos y semillas, que pueden incluir ocasionalmente en sus dietas material vegetal (restos de flores, tallos y hojas), hongos, artrópodos (cuando estos se encuentran disponibles) y pequeños vertebrados por encontrar restos óseos de aves y reptiles (Sánchez-Giraldo y Díaz, 2010).

Aunque mucha de la biología e historia natural de esta familia se ha basado en las especies de Norteamérica se puede especular por su anatomía y fisiología que cumplen una función ecológica similar, transportando y almacenando semillas y frutos duros a distancias relativamente amplias, lo que permite una dispersión de semillas y una sucesión natural del bosque (Anderson y Jarrín-V, 2002).

En el género *Heteromys* se han reconocido 11 especies actualmente (Rogers y González, 2010): *H. oresterus* (Harris, 1932), la cual es endémica de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica central; *H. anomalus* (Thompson, 1815), el cual se distribuye en la costa del Caribe de Colombia, Venezuela y Trinidad y Tobago; *H. australis* (Thomas, 1901), el cual se distribuye desde el oeste de Venezuela y este de Panamá hasta el noreste de Ecuador; *H. desmarestianus* (Gray, 1868), que habita en el extremo noroeste de Colombia en la Sierra del Darién; *H. gaumeri* (Allen y Chapman, 1897), el cual es endémico de la Península del Yucatán (México), norte de Belice y Guatemala; *H. oasicus* (Anderson, 2003) el cual solo se encuentra en el Cerro Santa Ana y la Fila de Monte Cano en la península de Paraguaná en el noroeste de Venezuela; *H. teleus* (Anderson y Jarrín-V, 2002) el cual se distribuye en el centro oeste de la costa ecuatoriana; *H. nubicolens* (Anderson y Timm, 2006) que está restringida a elevaciones medias y altas de la cordillera de Tilarán y Guanacasta en Costa Rica; *H. catopterus* (Anderson y Gutiérrez, 2009) conocido sólo de la cordillera de la costa del centro norte y el noreste de Venezuela; *H. goldmani* (Merriam, 1902) localizado al sur de México en el estado de Veracruz; *Heteromys (Xilomys) nelsoni* (Merriam, 1902), el cual se distribuye solo al sur de Chiapas (México) y oeste de Guatemala (Schmidt *et al.*, 1989; Anderson, 2003a; Anderson y Martínez-Meyer, 2004; Wilson y Reeder, 2005; Anderson y Timm, 2006; Anderson y Gutiérrez, 2009 ).

Sin embargo, la riqueza de especies dentro del género es probablemente más alta, debido a que varios estudios han indicado que el extendido *H. desmarestianus* representa un complejo de varias especies similares externamente, considerando la variación existente

en los cariotipos, aloenzimas y morfología craneal (Anderson y Martinez-Meyer, 2004; Anderson y Timm, 2006; Anderson *et al.*, 2006).

Este género habita en bosques semiáridos tropicales y subtropicales (Anderson y Jansa, 2007), teniendo su origen y el centro de su diversidad en Norte y Centro América, las poblaciones de *Heteromys* probablemente solo han experimentado uno o pocos periodos glaciales durante el Pleistoceno en la región (Anderson y Soriano, 1999), haciendo que éste género sea el único representante de un grupo de Norteamérica y restringido a la partenoroeste del Sudamérica (Anderson, 2003b).

De la familia Heteromyidae en el Ecuador el único género presente es *Heteromys* con dos especies:

***Heteromys australis***(ratón bolsero austral), Thomas (1901):Con medidas de: Cabeza-Cuerpo: 108 – 145 mm; Longitud cola: 95 – 143 mm; Longitud pata posterior: 30 – 34 mm; Longitud oreja: 11 – 16 mm; Peso 49 - 68 g. Posee un pie más corto que la otra especie presente en Ecuador, medidas y proporciones del cráneo distintivas, con un rostro más delgado y un cráneo menos robusto, así como el hueso interparietal, en la parte dorsal del cráneo, más ancho y con forma de diamante (Tirira, 2007).

Dentro del país las poblaciones de *Heteromys australis* están restringidas por la humedad a áreas interestacionales del bosque del Chocó y a las adyacentes estribaciones en el extremo noroeste de la Cordillera de los Andes (Anderson y Martinez-Meyer, 2004) pudiendo ser encontrada a una altura de 50 a 1 400 msnm (Tirira, 2007).

***Heteromys teleus*** (ratón bolsero ecuatoriano), Anderson y Jarrín-V (2002): Endémico del Ecuador. Con medidas de:Cabeza-Cuerpo: 121 – 148 mm; Longitud cola: 124 – 161 mm; Longitud pata posterior: 35 – 40 mm; Longitud oreja: 17 mm; Peso 88 g. En relación a *H. australis* posee una mayor longitud del pie, proporciones craneales y del rostro más anchas y robustas, y con un hueso interparietal, en la parte posterior del cráneo, angosto y redondeado (Tirira, 2007).

Esta especie puede ser encontrada en el centro oeste de la costa del Ecuador, en áreas de tierras bajas que mantienen bosques siempreverdes, bosques deciduos, bosques xerofíticos y tipos de vegetación no forestada, que reciben poca precipitación y es una área más estacional.

En adición a este hábitat de tierras bajas, *H. teleus* es también encontrado en las estribaciones del lado oeste de la Cordillera de los Andes y en la aislada Cordillera de Chongón Colonche, la cual es una extensión sur de la Cordillera de la costa, las cuales son

nutridas por bruma y niebla que viene del Océano Pacífico, creando parches aislados de bosque siempre verde, siendo esta especie encontrada en un rango de entre 50 y 2 000 msnm (Anderson y Martínez-Meyer, 2004).

Los sitios de ocurrencia y los vastos datos climáticos, sugieren que las diferencias entre las áreas en las que habitan estas dos especies corresponden a una fuerte gradiente de precipitación de norte a sur en el oeste del Ecuador (Anderson y Martínez-Meyer, 2004).

Los datos de distribución de estas dos especies en el Ecuador, se basaron en información de colecciones de diferentes museos, tanto ecuatorianos como del extranjero (Anderson *et al.*, 2002a). En el presente estudio, se ha combinado la información existente con nuevos registros de campo, que han aportado con más y nuevas localidades de distribución a lo largo de la costa ecuatoriana.

### **3.1.NICHO ECOLÓGICO.-**

El nicho ecológico corresponde a un hipervolumen de  $n$  dimensiones o variables ambientales, siendo un espacio multidimensional donde las tolerancias, requerimientos físicos y bióticos interactúan para definir las condiciones y recursos necesarios que permiten la sobrevivencia indefinida de una especie (Hutchinson, 1957; Peterson *et al.*, 2011).

Las mayores diferencias en los conceptos de nicho dependen de la formulación y la relativa importancia que se le da a tres puntos interrelacionados: 1) el significado de "existencia indefinida", 2) el tipo de variables que constituyen el hipervolumen, y 3) la naturaleza de los ciclos de retroalimentación entre las especies y de las variables que componen el hipervolumen. Las definiciones de nicho se basan en las especificaciones de funcionamiento de los tres puntos anteriores (Peterson *et al.*, 2011).

Para cualquier especie este hipervolumen o nicho fundamental definirás sus propiedades ecológicas (Hutchinson, 1957), mientras que el nicho efectivo será un subconjunto del nicho fundamental y se define como la porción del nicho fundamental que realmente ocupa la especie, debido a la influencia humana, interacciones bióticas (competencia interespecífica o depredación), o barreras geográficas que obstaculizan la dispersión, colonización (dinámica de poblacional), siendo todos estos factores los que predecirían los patrones biogeográficos observados (Guisan y Thuiller, 2005; Phillips *et al.*, 2006).

Todos estos factores e interacciones influyen la distribución de los organismos y son importantes en su ecología, historia natural y conservación (Manel *et al.*, 2001); porque para proteger una especie amenazada, primero se necesita conocer sus requerimientos ambientales, es decir, su nicho ecológico (Dudik *et al.*, 2007),

Pulliam (2000), propuso cuatro acercamientos teóricos de la relación entre el nicho y la distribución:

- a) el nicho de Grinnell o nicho fundamental, donde una especie ocurre cuando las condiciones ambientales son adecuadas (con una población que crece a una tasa mayor o igual a 1),
- b) el nicho efectivo de Hutchinson, donde una especie es excluida de parte de este nicho fundamental por un competidor o un predador,
- c) la dinámica de fuente-sumidero, donde una especie comúnmente ocurre en un hábitat sumidero donde esta población crece a una tasa menor a 1, y por lo tanto, esta podría desaparecer sin una inmigración constante de los hábitats de origen,
- d) la limitación de dispersión, donde una especie está frecuentemente ausente de un hábitat adecuado, debido a eventos de extinción recurrentes y la habilidad de dispersión limitada que previene una total recolonización.

### **3.2. MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICOS.-**

El modelamiento de nicho ecológico permite estimar la distribución potencial de las especies, permitiendo dividir a las regiones de estudio en áreas habitables vs. no habitables por una especie determinada (Anderson *et al.*, 2003) de acuerdo a la idoneidad del hábitat. Posteriormente estos modelos son evaluados utilizando métodos estadísticos en base a datos de ocurrencia conocidos y características ambientales en forma de capas climáticas de alta resolución espacial (Graham, 2006; Anderson *et al.*, 2002a; Hijmans *et al.*, 2005), obtenidos de estaciones meteorológicas de todo el mundo. Estas capas climáticas han convertido al modelamiento de nicho ecológico en una poderosa herramienta para predecir la distribución potencial de las especies con modelos que se ajustan a diferentes requerimientos ecológicos (Anderson *et al.*, 2002b).

Aunque la naturaleza es compleja y heterogénea para ser predicha con exactitud en muchos aspectos del tiempo y espacio por un solo, aunque complejo modelo (Guisan y Zimmermann, 2000), los Sistemas de Información Geográfica (SIG) han provisto importantes respuestas con innovadoras herramientas e importantes aplicaciones para

resolver problemas de biogeografía, conservación, ecología evolutiva, manejo de especies invasivas y salud pública (Anderson *et al.*, 2003), así como la relación entre los parámetros medio ambientales y la riqueza de especies, patrones de biodiversidad, características y configuración espacial de hábitats donde persisten las especies, la distribución de especies en el pasado, los futuros climas, la ecología y la diferencia geográfica de la distribución de especies cercanamente relacionadas (Graham *et al.*, 2006).

En el modelamiento se utilizan datos de especies que pueden ser registros de presencia, presencia-ausencia u observaciones de abundancia basada en remuestreos aleatorios o estratificados, datos de campo u observaciones obtenidas oportunamente de colecciones de museos de historia natural (Graham *et al.*, 2004; Guisan y Thuiller, 2005).

Para la mayoría de especies, los datos de ausencia no están disponibles, debido a que la ausencia puede deberse a la interacción de muchos factores de los cuales se desconoce la información, como: extinciones, depredación, competencia, fragmentación o falta de muestreo; generalmente los datos de presencia de museos y herbarios constituyen la primaria documentación en la distribución geográfica de una especie (Anderson y Martínez-Meyer, 2004), pero tanto el tamaño de muestra como la precisión son esenciales para asegurar la consistencia del modelo, debido a que estos pueden afectar enormemente la distribución de las especies. Esto también permite reducir el costo y el tiempo del esfuerzo de muestreo en estudios de biodiversidad (Stockwell y Peterson, 2002).

### **3.3.MÉTODOS DE MODELAMIENTO.-**

El número de métodos adecuados para los patrones de modelamiento de distribución de especies es inmenso y la evaluación del rendimiento relativo de los diferentes métodos sigue siendo un continuo desafío en la ecología y la biología de la conservación (Tsoar *et al.*, 2007).

El primer grupo de métodos usan solo registros de presencia: El Bioclim (Sistema de Predicción y Análisis Bioclimático) el cual trata a los valores de los datos ambientales en las localidades de ocurrencia de la especie como múltiples distribuciones percentiles de una cola, es decir, que crea una distribución percentil para cada variable de tal forma que, por ejemplo, el quinto percentil se trata de igual manera que el percentil 95 (Hijmans y Graham, 2006; Elith *et al.*, 2006). Domain y LIVES son metodos que evalúan nuevos sitios en términos de su similitud del medio ambiente a los sitios de presencia conocidos, estos dos métodos difieren tanto en sus supuestos teóricos como para los procedimientos

utilizados para el cálculo de las similitudes (Elith *et al.*, 2006). Habitat, MD (distancia Mahalanobis) y ENFA (análisis factorial del nicho ecológico) son métodos basados en el concepto de nicho ecológico, donde algunas reglas o algoritmos matemáticos son usados para definir el nicho ecológico de las especies basado en la distribución de los registros de las especies en un espacio ambiental multidimensional produciendo un mapa predictivo (Elith *et al.*, 2006; Tsoar *et al.*, 2007; Graham *et al.*, 2008).

El segundo grupo de modelos incluyen varios métodos de regresión: los GLMs (modelos lineales generalizados) y los GAMs (modelos aditivos generalizados), los cuales son usados por su fuerte fundamento estadístico y habilidad para crear modelos reales ecológicos, BRUTO que proporciona un método rápido para identificar tanto las variables a incluir y el grado de suavizado que se aplica a un modelo GAM (sólo se ha utilizado recientemente en aplicaciones ecológicas), MARS (regresiones adaptativas multivariadas) el cual es un método alternativo de regresión no lineal de las respuestas, utilizando segmentos lineales encajados en lugar de funciones suaves, GARP con dos versiones (DK-GARP y OM-GARP) los cuales utilizan algoritmos genéticos para seleccionar un conjunto de reglas que predigan mejor la distribución de las especies y el MAXENT (estimación de distribución de especies por la distribución de la máxima entropía) (Elith *et al.*, 2006), el cual fue el método utilizado en este trabajo y que estima la probabilidad de una distribución basada en el principio de la máxima entropía, que es la distribución más generalizada o la más cercana a lo uniforme, sujeta a un conjunto de restricciones que representan la información incompleta de dicha distribución y que permite, junto con datos de colección y un set de variables ambientales, predecir las áreas más idóneas de distribución de *Heteromys australis* y *Heteromys teleus* en el Ecuador (Phillips *et al.*, 2006).

### **3.4. ESTADO DE CONSERVACIÓN.-**

Actualmente uno de los grandes problemas que afectan a las dos especies de la familia Heteromyidae en el Ecuador es la sobre explotación de recursos naturales, debido a que, en las zonas donde se encuentran, las estribaciones y tierras bajas del oeste del país, la expansión de cultivos, ganadería y la extracción de madera han reducido el hábitat natural que podrían ocupar potencialmente.

Por un lado, al extremo noroeste del Ecuador donde se encuentra *Heteromys australis*, su hábitat se ha visto menos afectado por la deforestación (por la extracción de

madera) y la agricultura (por el cultivo de palma africana), debido a que en esta región aún existen grandes áreas protegidas como la Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas y la Reserva Ecológica Mache-Chindul (Anderson y Martínez-Meyer, 2004), mientras que, el hábitat de *Heteromys teleus* se ha visto drásticamente reducido por la deforestación y a una larga historia de agricultura y ganadería que ha sufrido la zona centro de la costa ecuatoriana (ya sea por plantaciones de banano o la siembra de pasto para cría de ganado) reflejando una distribución más fragmentada en parches y dentro de pequeñas reservas privadas como Jauneche, Cerro Manglar Alto, Río Palenque Science Center y Bosque Protector La Perla (Anderson y Martínez-Meyer, 2004; Anderson y Jarrín-V, 2002), por lo que la condición actual de *H. teleus* es poco conocida.

Aunque las especies del género *Heteromys* se han caracterizado por ser encontradas en bosques de dosel cerrado, actualmente existen datos de colección de *H. australis* y *H. teleus* en zonas disturbadas, tomando en cuenta que éstas pueden variar de acuerdo al uso y a la actividad, pudiendo poseer aun pequeños remanentes o relictos de vegetación original (Anderson y Jarrín-V, 2002).

Dentro del Libro Rojo de los Mamíferos del Ecuador, *Heteromys australis* se encuentra en la categoría de Vulnerable (VU), debido a que se estima que su extensión de presencia es menor a 20 000 km<sup>2</sup>, tomando en cuenta que su población se encuentra severamente fragmentada y el número de localidades es menor o igual a diez, con subcriterios que se enfocan en la disminución de la extensión de su presencia, área de ocupación y/o calidad de hábitat (Tirira y Burneo, 2011a). El estado de conservación global (IUCN) de esta especie se encuentra en una categoría de preocupación menor (LC) debido a que se encuentra ampliamente distribuida, en áreas protegidas, tolera un cierto grado de perturbación de su hábitat y porque es poco probable que su población este en declive (IUCN, 2011).

Por otro lado, *Heteromys teleus* dentro de Conservación Nacional, se encuentra en la categoría de en peligro (EN) debido a su reducida extensión de presencia, estimada en alrededor de 8 000 km<sup>2</sup>, la que se encuentra severamente afectada por la reducción de su área ocupacional y calidad de hábitat por la deforestación, situación que no disminuirá en el futuro próximo, por lo que se estima que su población se reducirá en la próximas décadas en no menos de un 50% (Tirira y Burneo, 2011b).

Con respecto al estado de conservación global (IUCN), esta especie se encuentra en la categoría de Vulnerable (VU), debido a su limitado alcance de incidencia (menos de 20

000 km<sup>2</sup>), menos de diez localidades de presencia y una disminución constante del área de ocupación y el hábitat (UICN, 2011).

Al conocer la biogeografía de estas dos especies: *Heteromys australis* y *Heteromys teleus*, se podría entender de mejor manera a que tipo de hábitat se encuentran restringidas (Anderson, 2003b), debido a que si se logra comprobar la presencia o la no presencia (con más razón) de estas dos especies, especialmente la de *Heteromys teleus*, se podrían planear estrategias de conservación lo que permitiría ahondar esfuerzos por preservar los casi extintos bosques de la costa ecuatoriana y estribaciones, ya que podrían llegar a ser los últimos refugios de estas especies.

## 4. OBJETIVOS

### 4.1.OBJETIVO GENERAL

- Evaluar el estado de conservación de *Heteromysaustralis* y *Heteromys teleus* por medio de la validación de modelos predictivos de nicho ecológico.

### 4.2.OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Modelar la distribución potencial para determinar el hábitat idóneo de *Heteromys australis* y *Heteromys teleus* en el Ecuador.
- Evaluar los sitios de mayor idoneidad predichos por el modelo.
- Revisar mediante la elaboración de modelos de distribución y análisis estadísticos de morfométríacraneal aspectos taxonómicos de *H. australis* y *H. teleus*.

## 5. MATERIALES Y METODOS

### 5.1 ZONAS DE MUESTREO.-

Se realizaron modelamientos exploratorios previos a cada salida de campo con datos conocidos para poder identificar posibles zonas de muestreo. Los resultados de estos modelamientos se contrastaron con capas de remanentes de vegetación de la costa (Cerón *et al.*, 1999), para determinar nuevos sitios de muestreo, ya que las especies de *Heteromys* se caracterizan por habitar en bosques de dosel cerrado (Anderson y Martínez-Meyer, 2004). Realizándose siete salidas al campo con el objetivo de registrar *Heteromys* (Figura 1).

**Cristóbal Colon:** Se realizó del 5 al 24 de agosto del 2008, con coordenadas de ubicación (Y: 0.474620; X: -79.158380) y a una altura de 155 a 395 msnm. Se ubica en el noroccidente de la costa ecuatoriana en la Provincia de Esmeraldas rodeada de bosques siempre verdes de tierras bajas, con presencia de árboles de dosel de más de 30 m, epífitas, trepadoras y un estrato bajo y denso de herbáceas (Cerón *et al.*, 1999; Vargas, 2002). Esta zona se caracteriza por tener un clima cálido y húmedo con presencia de nubosidad y precipitaciones que pueden superar los 6 000 mm, con suelos de origen aluvial y volcánico, y cuencas hidrográficas haciéndolo un suelo rico en nutrientes (Vargas, 2002; Figura 2).

Esta zona se encuentra en el área de amortiguamiento de la Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas lo que ha ayudado a mantener los bosques y su diversidad.

**Flavio Alfaro (Descanso de los Romeros):** Se realizó del 13 al 22 de diciembre del 2008, con coordenadas de ubicación (Y: -0.498289; X: -79.855688) y a una altura de 150 a 470 msnm. Esta localidad se encuentra ubicada en la subregión centro de la costa ecuatoriana (seca y húmeda) en la provincia de Manabí, conformada en su mayoría por sabanas producto de la pérdida de vegetación original, que correspondería a bosques deciduos de tierras bajas (Cerón *et al.*, 1999; Figura 3).

El muestreo se enfocó en los alrededores de quebradas y pendientes donde se encontraron remanentes de vegetación, ya que las restantes zonas eran pastizales y cacaotales.

**Jatunsacha (Bilsa):** Se realizó del 18 de enero del 2009 al 7 de febrero del 2009, con coordenadas de ubicación (Y: 0.346677; X: -79.711278) y a una altura de 500 a 576 msnm. Esta zona se encuentra ubicada en la subregión norte en la parte tropical noroccidental la costa ecuatoriana en la Provincia de Esmeraldas en la Cordillera Costera de Mache-Chindul (Cerón *et al.*,1999; Vargas, 2002) la cual separa la parte húmeda del norte de la parte seca del sur de la costa, siendo conformada por Bosques siempreverdes piemontanos, con una vegetación arbórea de más de 30 metros, bejucos, epifitas y herbáceas (Cerón *et al.*,1999;Figura 4).

**La Maná(Malqui):** Esta salida se realizó del 13 al 28 de abril del 2009 con coordenada de ubicación (Y: -0.759228; X: -79.061761) a una altura de 1100 a 1270 msnm. Esta localidad se encuentra ubicada en la subregión centro de la costa ecuatoriana (seca y húmeda) en el sector de las Estribaciones de la Cordillera Occidental en la Provincia de Cotopaxi, siendo conformada principalmente por bosques siempreverdes piemontanos, las cuales son zonas de alto endemismo, con árboles que pueden alcanzar los 30 metros de altura, con una gran concentración de epifitas, un sotobosque arbustivo y herbáceas abundantes (Cerón *et al.*,1999;Figura 5).

**Santo Domingo de los Tsáchilas – Vía Quevedo:** Esta salida se realizó del 20 de julio del 2009 al 4 de agosto del 2009, con coordenadas de ubicación (Y: 0.351596; X: -79.214285) y a una altura de 387 a 467msnm. Esta localidad se encuentra ubicada en la subregión norte en la parte tropical noroccidental la costa ecuatoriana en la Provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas (Cerón *et al.*,1999; Vargas, 2002), al pie de las estribaciones de la Cordillera Occidental, caracterizada por una dominancia de especies arbóreas, con un dosel que puede alcanzar los 30 o más metros de altura, con arboles cubiertos de orquídeas, bromelias, helechos y aráceas (Cerón *et al.*,1999;Figura 6).

**Estación Científica “Río Guajalito”:** Esta salida se la realizó del 18 al 26 de septiembre del 2009 con coordenadas de ubicación (Y: - 0.230800; X: - 78.821467) y a una altura de 1798 – 1976msnm. La estación se encuentra ubicada en la vía antigua Quito – Chiriboga - Santo Domingo, en la subregión norte-centro de la Cordillera Occidental de la Provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas (Cerón *et al.*,1999). Conformada principalmente por bosque de neblina montano, en el cual los árboles están cargados de

abundantes musgos y epifitas (orquídeas, bromelias y helechos) con un dosel que puede alcanzar de los 20 a 40 metros de altura (Cerón *et al.*,2009; Jaramillo y Grijalva, 2010;Figura 7)

**Bucay y Cumandá:** Esta salida se realizó del 12 al 29 de marzo del 2010 con coordenadas de ubicación (Y: -2.200294; X: -79.145701) y a una altura de 314 a 752 msnm. Esta zona se encuentra localizada en la subregión centro de la costa ecuatoriana en el sector de las Estribaciones de la Cordillera Occidental, conformada principalmente por bosque siempreverde piemontano, las cuales son zonas de alto endemismo, con árboles que alcanzan los 30 metros de altura con gran concentración de epifitas y un sotobosque arbustivo y herbáceo (Cerón *et al.*,1999;Figura 8).

## 5.2METODOLOGÍA DE CAMPO.-

Para poder desarrollar la fase de campo primero se realizaron los modelos predictivos de distribución y, de acuerdo a los resultados previos, se planificaron las salidas al campo de aproximadamente 18 días de duración cada una.

Dentro de cada zona de estudio, se escogieron los lugares de muestreo más apropiados para comprobar la presencia de las dos especies, siguiendo los criterios de Anderson y Jarrín-V (2002), quienes proponen que los mejores lugares de colecta son dentro de bosques primarios, con árboles de dosel, palmas y cerca a cuerpos de agua.

Se utilizaron entre 200 y 300 trampas tipo Sherman, efectivas para capturar pequeños mamíferos terrestres. Se dividió el muestreo en subestaciones de diez trampas cada una, para poder abarcar una mayor distancia y área. El esfuerzo de muestreo se calculó multiplicando el número de trampas por el número de días que se trabajó.

El tipo de cebo utilizado estuvo compuesto por mantequilla de maní, avena y esencia de vainilla, debido a los buenos resultados que se han tenido en estudios similares (Tirira, 1998), siendo este también modificado con la inclusión de verde rallado, semillas secas (almendras y nueces) y pasas, ya que en otros estudios con roedores se han obtenido buenos resultados incluyendo este tipo de semillas.

En la preparación y preservación de los individuos colectados, se extrajo tejido muscular y hepático conservándolo en alcohol etílico al 95% (Tirira, 1998), para realizar

futuros análisis genéticos ya que la identificación de roedores basada en la morfología externa es difícil debido a la existencia de especies similares.

### **5.2.1 Preparación y preservación de los individuos.-**

Se tomarán datos de morfología y morfometría, tomando en cuenta también sexo, peso, edad reproductiva, presencia de endo y ectoparásitos, etc. En morfometría se midió: longitud total, longitud de la cola, longitud cabeza-cuerpo, largo de la oreja y largo de la pata posterior (Simmons y Voss, 2005).

La preservación se realizó en una de las dos formas posibles: 1) de cuerpo entero o en fluido, en etanol al 70% con la extracción previa de tejido hepático y muscular, preservado en etanol al 90%; 2) piel, esqueleto y cráneo en seco, para conservar mejor los colores del pelaje del individuo para su análisis e identificación, el resto del cuerpo (esqueleto y cráneo) son preservados en etanol al 70%, para ser limpiados y preservados en laboratorio en la Sección de Vertebrados del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ; Simmons y Voss, 2005).

## **5.3 MORFOMETRÍA Y CARACTERÍSTICAS.-**

Se revisaron alrededor de 53 individuos de la familia Heteromyidae, tanto de *Heteromys australis* (n = 42), *Heteromys teleus* (n=7) y 4 individuos no identificados, de colecciones en campo y museos, de los cuales se obtuvieron datos de colección, georeferenciación, medidas morfológicas y si era posible ecológicas. Los individuos fueron registrados con fotografías individuales del cráneo en su plano dorsal, ventral y lateral, y una foto adicional del plano lateral de la mandíbula inferior.

Se registraron medidas morfológicas del cuerpo y se tomaron datos morfométricos craneales de los individuos. Dentro de las morfológicas se registraron las siguientes: LT (longitud total), CC (cabeza-cuerpo), LP (largo de la cola), O (oreja) y P (peso), mientras que, para las morfométricas nos basamos en el artículo de Anderson y Timm (2006), añadiendo una medida adicional (DLMI) (Anexo 1; Figura 9), la cual se tomó en cuenta en este estudio, sin estar presente en otros estudios similares, debido a que ésta distancia es influenciada por la forma del hueso interparietal la cual es una característica que permite diferenciar a estas dos especies.

- **Longitud occipitonasal (ONL):** La mayor distancia entre la proyección más anterior de los huesos nasales a la parte más posterior del hueso occipital.
- **Amplitud zigomática (ZB):** La mayor anchura a través de los arcos cigomáticos en ángulo recto al eje longitudinal del cráneo.
- **Longitud rostral (RL):** La mayor distancia de la muesca lateral del hueso lagrimal a la proyección más anterior del hueso nasal en el mismo lado del cráneo.
- **Longitud nasal (NL):** La mayor distancia de la proyección más anterior del hueso nasal a su proyección más posterior (no necesariamente a la sutura media entre las nasales).
- **Constricción interorbital mínima (IOC):** El ancho a través de la constricción interorbital en ángulo recto al eje longitudinal del cráneo.
- **Amplitud escuamosal (SB):** El ancho a través del escuamosal anterior al meato auditivo externo en ángulo recto al eje longitudinal del cráneo.
- **Longitud de la hilera de dientes maxilar (MTR):** Distancia del borde anterior del alveolo del premolar al borde posterior del alveolo del tercer molar.
- **Ancho interparietal (IW):** La mayor anchura transversal medida a partir de las proyecciones más laterales del hueso interparietal en ángulo recto al eje longitudinal del cráneo.
- **Longitud interparietal (IL):** Es la mayor distancia de la proyección más anterior del hueso interparietal a la frontera más posterior del hueso interparietal, siempre tomada a lo largo de la línea media del cráneo incluso cuando la muesca presenta en el borde posterior.
- **Amplitud parietal (PB):** La mayor anchura a través de las crestas parietales en ángulo recto al eje longitudinal del cráneo.
- **Profundidad del cráneo (SD):** Es la mayor distancia del punto más dorsal del cráneo al plano horizontal que pasa a través de las fronteras ventrales de los molares del maxilar y bordes ventrales de los cóndilos occipitales.
- **Distancia entre la línea media del cráneo y el interparietal (DLMI):** Es la distancia entre la línea media del cráneo y el borde anterior del hueso interparietal.

## 5.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.-

Para los análisis se aplicaron métodos multivariados de ordenación y clasificación de datos, en los cuales se tomaron en cuenta únicamente a los individuos que presentaban información morfométrica completa (Anexo 2). Se utilizó el PCA para determinar si las diferencias morfométricas entre las especies corresponden a una gradiente, mientras que el DFA, al contar con una clasificación a priori de los individuos basadas en las características morfométricas, se lo utilizó para determinar cuáles de estas variables contribuyen a diferenciar a estos grupos, obteniendo como resultado un modelo parsimonioso.

**PCA (Análisis de Componentes Principales).**-El cual es un método de ordenación de datos que permite sintetizar las variables sobre las cuales se agrupan las especies (Sánchez, 2008), además es un sistema que permite analizar, interpretar y clasificar medidas morfométricas y corporales, determinando las relaciones entre estas variables. Así mismo identifica las variables estratégicas o determinantes, las interacciones más importantes y el efecto ponderado en el modelo generalizado del sistema con el fin de generar subgrupos homogéneos, permitiendo también comprender mejor la estructura de correlación existente entre las variables y estableciendo hipótesis sobre la interrelación existente entre las mismas.

Para el análisis de componentes principales se tomaron en cuenta 44 individuos de la familia Heteromyidae, de los cuales 36 individuos pertenecen a *Heteromys australis*, cinco a *Heteromys teleus* y tres a *Heteromys* sp. Como variables se utilizaron 13 medidas: LP= largo de la pata, la cual es importante para diferenciar entre las dos especies y 12 de morfometría craneal, siendo tomados en cuenta los individuos que poseen un mínimo de ocho variables.

**DFA (Análisis de la función Discriminante).**-Para el análisis del discriminante se utilizaron el mismo número de individuos y las mismas variables utilizadas en el PCA.

El DFA es un método de clasificación de datos que permite establecer la diferenciación de grupos, pudiendo estos estar relacionados a poblaciones o subpoblaciones determinadas. De esta forma se puede clasificar a los individuos dentro de diferentes grupos por sus características, como resultado del análisis de las variables

consideradas, en otras palabras, las variables que aporten más a discriminar a los sujetos determinarán a priori los grupos de clasificación. Este análisis también permite obtener varias funciones discriminantes, también llamadas raíces canónicas o variables latentes, que no son otra cosa que la combinación lineal de las variables discriminantes. Estas funciones o ejes son similares a las de la regresión múltiple, pero los coeficientes discriminantes o ponderaciones estimadas a partir de los datos originales, maximizan la distancia o diferencia entre los grupos o medida de la variable criterio (dependiente). De este modo los grupos de clasificación que presentan mayor valor hacia una u otra función están determinados por las variables que definen dicha función (Sánchez, 2008).

Dentro del DFA se obtiene el estadístico Lambda de Wilks el cual expresa la proporción de variabilidad total no debida a las diferencias entre los grupos, si no que contrasta si los centroides (medias multivariantes de los grupos) son iguales, basándose en el principio de razón de verosimilitud generalizada. Es decir, que a medida que los grupos se vayan separando más y más en el espacio multidimensional, la variabilidad inter-grupos ira aumentando y la variabilidad intra-grupos se ira haciendo comparativamente menor respecto a la variabilidad total. Por tanto, los valores próximos a 1 indicaran un gran parecido entre los grupos, mientras que, valores próximos a 0 indicarán una gran diferencia entre ellos (Ruiz y Pardo, 2001).

## **5.5 ANALISIS GEOGRÁFICO.-**

Para realizar los modelos de distribución de *Heteromys australis* y *Heteromys teleus* se verificaron previamente todos los especímenes taxonómicamente, tanto por morfometría como por registros fotográficos craneales y se definieron las localidades únicas de distribución, 23 para *Heteromys australis* y siete para *Heteromys teleus* (Figura 10; Tabla 1)

Se utilizó el paquete DIVA 5.4 para evaluar los puntos de georeferenciación validados y para proyectar las capas derivadas de las 19 variables bioclimáticas obtenidas de la base de datos del WorldClim, las cuales reflejan diversos aspectos de la temperatura, la precipitación y la estacionalidad (Hijmans *et al.*, 2005; Hijmans y Graham, 2006; Anderson y Gonzalez, 2011; Tabla 2), teniendo como resultado 19 archivos con formato GRID de las 19 variables bioclimáticas.

Posteriormente estos archivos de las 19 variables bioclimáticas y los puntos de ocurrencia de *Heteromys australis* y *Heteromys teleus* con formato GRID se exportarán con formato ASCII para que sean leídos por el paquete Maxent 3.3.3k, con los cuales se realizó un modelo de evaluación con un número limitado de datos, que de presentar robustez estadística se desarrollaría un modelo final con la totalidad de los datos.

Para *Heteromys australis* se escogió la opción que el programa separe al azar el 30% de los registros para la evaluación del modelo y el restante 70% para entrenarlo, se realizaron cuatro replicaciones con el método “Bootstrap”, la cual divide los registros de presencia en subconjuntos de datos de igual tamaño, siendo cada subconjunto una muestra al azar con repetición, por lo que al multiplicar el número de registros de evaluación del modelo por el número de replicaciones, estaríamos abarcando más del número total de registros, asegurándonos que la mayoría de puntos sean tomados en cuenta.

Para *Heteromys teleus* se escogió la opción que el programa separe al azar el 15% de los registros para la evaluación del modelo y el restante 85% para entrenarlo, se realizaron siete replicaciones con el método “Subsample”, que elimina el porcentaje de pruebas al azar sin remplazo para su evaluación (Tellería *et al.*, 2012).

Para el modelamiento de *Heteromys australis* y *Heteromys teleus* como una sola especie se utilizó el procedimiento usado para *H. australis*; un 30% de los registros escogidos al azar por el Maxent para evaluar al modelo y un 70% para entrenarlo, realizando cuatro replicaciones con el método “Bootstrap”.

Como resultado del Maxent se obtiene el análisis de características operativas del receptor (ROC), la cual será medida por el área bajo la curva (AUC). El valor del AUC estará entre cero y uno e indicara la fiabilidad del modelo, si los valores son mayores a 0,9 es que los datos de entrenamiento se ajustan al modelo, indicando la capacidad de predecir, mientras que, si los valores de AUC son iguales o menores a 0,5, la predicción del modelo será al azar (Phillips *et al.*, 2006).

Este análisis nos permitirá medir la sensibilidad vs. la especificidad de cada una de las especies, siendo la sensibilidad la tasa de verdaderos positivos, la cual representa las ausencias por error de omisión, mientras que, la especificidad es la tasa de falsos positivos, la cual representa el error por comisión. Como parte de los resultados también se obtiene la tabla de los umbrales o puntos de corte, los cuales dependerán del objetivo del modelamiento y de los datos utilizados, los cuales nos permitirán delimitar el hábitat adecuado (presencia) del no adecuado (ausencia) (Phillips *et al.*, 2006).

Posteriormente los archivos ASCII producto de los modelamientos de *H. australis*, *H. teleus* y *Heteromys* sp. del maxent son exportados y utilizados en el paquete ArcGIS 9.3, verificando que todos los datos a utilizar y capas esten en la misma proyección y georeferenciación “World Geodetic System” o WGS84.

Para la elaboración de los modelos se utilizo la capa de los puntos de muestreo, las capas administrativas de Ecuador, Colombia y Peru, la capa de elevación del Ecuador y la capa de remanentes de vegetación de Sierra (1999), la cual servirá para cortar la proyección del nicho fundamental de cada especie y poder observar y medir el área de los remanentes de vegetación donde podrían aun estar presentes las especies.

## 6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 6.1.MUESTREOS DE CAMPO.-

Previo a cada salida de campo, se generaron modelos predictivos de nicho ecológico con el fin de encontrar las localidades de colección más apropiadas para ambas especies. Los resultados del muestreo en cada una de las localidades elegidas fueron:

**Cristóbal Colon:** El trabajo efectivo de campo se lo realizó con 180 trampas de tipo Sherman durante 19 noches, resultando en un esfuerzo de muestreo de 3 420 trampas/noche, obteniendo como resultado 15 individuos: seis de ellos de la Familia Heteromyidae: *Heteromys australis* (6) (Figura 11) los cuales fueron capturados dentro de remanentes de vegetación en buen estado con árboles de dosel y sotobosque, y en cultivos de Cacao cercanos a estos remanentes.

**Flavio Alfaro (El Descanso de los Romeros):** Durante el trabajo efectivo de campo se utilizaron 300 trampas tipo Sherman durante nueve días, resultando en un esfuerzo de muestreo de 2 700 trampas/noche, no se capturó ningún individuo de la familia Heteromyidae.

Los bajos resultados de captura obtenidos en esta salida se pudieron haber dado a la alta deforestación que ha sufrido la zona, siendo quebradas, pendientes de vías y orillas de esteros las únicas partes posibles para trabajar.

**Jatunsacha (Bilsa):** Durante el trabajo efectivo de campo se utilizaron 390 trampas tipo Sherman durante 20 días, resultando en un esfuerzo de muestreo de 7 800 trampas/noche, no se capturó ningún individuo de la familia Heteromyidae.

Esta zona es interesante debido a que el bosque se encuentra bien conservado, tiene una extensión aproximada de 3 000 ha. y por que este fue el primer trabajo realizado en la zona enfocado a micromamíferos no voladores.

Otro dato interesante es la captura de dos individuos que aun no han podido ser identificadas y la captura de cinco individuos de *Heteromys* en una expedición posterior y foránea al proyecto, que al parecer por medidas morfológicas serian *H. australis*, los cuales

fueron capturados y soltados, siendo solo un proyecto de extracción de muestras de sangre (Raquel Walsh, comunicación personal).

La captura de estos individuos en esta zona puede deberse a que en investigaciones realizadas dentro de la familia, se ha observado que las poblaciones de otras especies de heteromíidos fluctúan de acuerdo a la productividad de semillas de la zona donde habitan ya que sus poblaciones están en relación directa con el cambio del clima (Hernández *et al.*, 2003).

**La Maná (Malqui):** Durante el trabajo efectivo de campo se utilizaron 320 trampas de tipo Sherman durante 15 días, resultando en un esfuerzo de muestreo de 4 800 trampas/noche, no se capturó ningún individuo de la familia Heteromyidae.

Esta zona es interesante por encontrarse en el área de amortiguamiento occidental de la Reserva Ecológica Los Illinizas, la cual combina ecosistemas parámales y subtropicales. Esta zona también se encuentra en gran riesgo debido a la fuerte erosión, debido a la transformación de los suelos nativos (Vargas, 2002).

**Santo Domingo de los Tsáchilas (Km 7 - vía Quevedo):** El trabajo efectivo de campo se lo realizó con 250 trampas tipo Sherman durante 10 días, resultando en un esfuerzo de muestreo de 2 500 trampas/noche, no se capturó ningún individuo de la familia Heteromyidae.

Este resultado se pudo haber dado ya que se perdieron alrededor de cinco días tratando de buscar una buena zona de muestreo, debido a que la mayor parte del área donde se planificó la salida estaba conformada por monocultivos y asentamientos humanos. Los pocos remanentes de vegetación nativa se encuentran dentro de propiedades privadas, en las cuales el acceso era limitado y los remanentes de vegetación eran parches rodeados de plantaciones.

**Estación Científica “Río Guajalito”:** El trabajo efectivo de campo se lo realizó con 150 trampas tipo Sherman durante nueve días, resultando en un esfuerzo de muestreo de 1 350 trampas/noche, obteniendo como resultado: ningún individuo de la familia Heteromyidae capturado.

Esta salida se la realizó con el objetivo de ver si podía existir *H. teleus* en la zona, debido a que el ambiente es muy similar a otro punto de colección (Bosque Integral Otonga) y a demás, porque toda esta área que conforma la Estación Científica “Río

Guajalito” posee áreas con bosque primario y remanentes de vegetación nativa bien conservados.

**Bucay y Cumandá:** El trabajo efectivo de campo se lo realizó con 350 trampas tipo Sherman durante 16 días, dándonos un esfuerzo de muestreo de 5 600 trampas/noche, no se capturó ningún individuo de la familia Heteromyidae.

En esta zona se pueden encontrar grandes remanentes de vegetación bien conservados, aunque actualmente también se encuentra amenazada por la tala indiscriminada de bosques y creación de monocultivos de Musaceae.

Uno de los resultados interesantes de esta investigación fue el no haber podido encontrar individuos de *Heteromys teleus* en las diferentes salidas de campo, mientras que, *Heteromys australis* pudo ser capturada solamente en la primera salida en agosto del 2008, pese a haber planificado las salidas a lugares de posible presencia, de haber utilizado los mismos métodos de captura y un esfuerzo de muestreo considerable.

Hay que tomar en cuenta que *Heteromys australis* presenta varias ventajas frente a la otra especie presente en Ecuador, ya que se conocen más localidades de presencia, presenta una distribución más amplia y tiene la ventaja de encontrarse dentro de grandes reservas, como es el caso de la Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas. Mientras que, en *Heteromys teleus* la falta de captura pudo deberse a la falta de lugares de muestreo, ya que las zonas donde habita se han visto drásticamente reducidas en los últimos años, su distribución está restringida al Ecuador al ser una especie endémica, habita en bosques en buen estado y es la única especie de mamífero restringida al bosque siempre verde estacional al sur del Choco (Anderson y Jarrín-V, 2002), lo cual hace necesario definir su estado de conservación, situación y distribución real.

## 6.2. ANÁLISIS MORFOLÓGICO.-

En el Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ) se revisaron 14 individuos de la familia Heteromyidae: *H. australis* (12) y *H. teleus* (2), de colecciones previas y del presente proyecto, del Museo de Ciencias de la Escuela Politécnica Nacional (EPN) 22 individuos: *H. australis* (20) y *H. teleus* (2) y del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN) 17 individuos: *H. australis* (10), *H.*

*teleus*(3) y *Heteromys* sp. (4) (Anexo 1), llegando a un total de 53 individuos: 42 pertenecientes a *Heteromys australis*, siete a *Heteromys teleus* y cuatro individuos que no pudieron ser determinados. Además se obtuvieron 11 datos provenientes de recursos bibliográficos y cinco posibles individuos de *H. australis* del proyecto de Rachel Walsh de la Universidad de Berkeley en Ecuador.

Para las dos especies de *Heteromys* presentes en el Ecuador se observó que las diferencias morfológicas externas no son lo suficientemente marcadas como para distinguirlas visualmente (Figura 12, Figura 13 y Figura 14). Aunque pueden ser reconocidas por ciertas características que podrían permitir diferenciarlas, tales como la longitud de la pata posterior (*H. australis*: 30 – 34 mm.; *H. teleus*: 35-40 mm.), la longitud total (*H. australis*: 203 - 288 mm.; *H. teleus*: 245-309 mm.), el peso (*H. australis*: 49-68g.; *H. teleus*: 88g.) (Tirira, 2007), y posiblemente la separación del hábitat que estarían ocupando.

La identificación de estas dos especies depende mucho del tamaño y de la forma del cráneo, debido a que *Heteromys teleus* presenta un cráneo más robusto y grande y un hueso interparietal más redondeado, mientras que *Heteromys australis* tiene un cráneo más pequeño y un hueso interparietal en forma de diamante (Figura 15). Y aunque esta diferenciación craneal permitió identificarlos previamente, esto fue corroborado por morfometría craneal y además se obtuvo la ayuda del Dr. Robert P. Anderson para la reidentificación de los individuos.

### **6.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.-**

Dentro de los resultados obtenidos en la Tabla 3 del análisis de componentes principales, el componente uno explica un 51,1% de la variación y el componente dos el 14,2%, dando un porcentaje acumulado de 65,3% entre los dos componentes. En la Tabla 4 se puede observar que la variable que más influye al modelo en el componente uno fue la longitud occipitonasal (ONL) con 0,888, mientras que, para el componente dos fue el ancho interparietal (IW) con 0,551 y la distancia entre la línea media del cráneo y el interparietal (DMLI) con 0,869 (Figura 16).

En este análisis *H. australis*, *H. teleus* y *Heteromys* sp. forman ligeras agrupaciones, en las cuales las puntuaciones se encuentran dispersas dentro de cada grupo en el espacio del análisis del componente uno (eje x) y del componente dos (eje y), indicando que existen diferencias morfométricas y variación dentro de los grupos, pero

que estas no son lo suficientemente marcadas en las especies como para formar grupos distantes y claros (Figura 17). Hay que tomar en cuenta que dentro de lo estudiado en el género *Heteromys* con los individuos de Ecuador, existe una gran variación respecto a los cráneos observados, tanto dentro de las especies como entre ellas (Anexo 3 - Anexo 8). Un punto importante a tomar en cuenta es que los pocos registros de *H. teleus* y *Heteromys* sp. podrían estar afectando e influenciado los resultados.

En cuanto al análisis de la función discriminante (DFA), la tabla de la estructura de la matriz (Tabla 5), muestra las variables que determinan cada función y su peso, de esta manera las variables que determinan la primera función son: Constricción interorbital mínima (IOC), amplitud zigomática (ZB), longitud de la hilera de dientes del maxilar (MTR), largo de la pata (LP), ancho interparietal (IW), amplitud escamosal (SB), longitud interparietal (IL) y profundidad del cráneo (SD), y las que determinan la segunda función son: longitud rostral (RL), longitud occipitonasal (ONL), amplitud parietal (PB), distancia entre la línea media del cráneo y el interparietal (DLMI) y longitud nasal (NL) (Figura 9).

Como resultado del DFA se obtuvo la significación entre grupos de la prueba Lambda de Wilks, la cual en la primera función obtuvo una significación de 0,015, indicándonos que existen diferencias entre los grupos de acuerdo a las variables que conforman esta función, pero que estas diferencias no son altamente significativas. Mientras que, en la segunda función se obtuvo una significación de 0,764, indicando que la segunda función no diferencia entre ninguno de los tres grupos en las variables que determinan esta función (Tabla 6).

El gráfico de las funciones canónicas discriminantes muestra a cada centroide como el optimo de las puntuaciones correspondientes a un determinado grupo, en este caso, cada uno corresponde a una especie. La posición relativa entre los centroides y la distancia entre los mismos es lo que determina la separación entre grupos. El primero representado por la especie *Heteromys australis* (puntos azules), el segundo representado por *Heteromys teleus* (puntos rojos) y el tercero que incluye a los tres individuos de *Heteromys* que no han podido ser identificados (puntos amarillos).

En este análisis *Heteromys australis*, *Heteromys teleus* y *Heteromys* sp. se encuentran definidas morfométricamente por las variables que determinan la primera función, separando a *H. australis* del resto y asociando a *H. teleus* y *Heteromys* sp. por sus valores negativos en cuanto a esta función y por ende a sus variables, mientras que, las variables que determinan la segunda función no aportan a discriminar a ninguno de los tres grupos,

aunque *H. teleus* presenta una mayor carga en la función dos ya sus variables correspondientes respecto a *Heteromys* sp. (Figura 18; Tabla 5).

Dentro del DFA también se obtuvo la tabla de clasificación de los grupos (Tabla 7) en la cual se observa 97,3 % de registros clasificados correctamente, y aunque la clasificación es a priori, se pudo haber obtenido un valor menor si la clasificación no fuera correcta, exceptuando por un individuo de *H. australis* que se encuentra relacionado más a *Heteromys* sp. que a su propio grupo.

De acuerdo a los resultados obtenidos en los análisis estadísticos existirían ligeras diferencias entre *Heteromys australis*, *Heteromys teleus* y *Heteromys* sp., debido a que en el PCA se forman agrupaciones entre las puntuaciones de las especies, mientras que en el DFA, se pudo observar que *H. australis* se diferencia de las otras dos especies de acuerdo a las variables que determinan la primera función, las cuales en cambio relacionan en cierta medida a *H. teleus* con *Heteromys* sp., lo cual es corroborado por el Lambda de Wilks y la tabla de clasificación de las especies, la cual obtuvo un valor de 97,3 % de clasificación correcta. Hay que tomar en cuenta que uno de los problemas en general de los análisis estadísticos es la cantidad de registros de *H. teleus* y *Heteromys* sp., los cuales son escasos y podrían estar sesgando los resultados.

Otro punto a tomar en cuenta, es que de los individuos no identificados de la localidad Mashpi – Pacto (*Heteromys* sp.) visualmente podrían ser clasificados como cualquiera de las dos especies, sin embargo, aun cuando son muy pocos los registros, podrían tratarse de individuos híbridos entre *H. australis* y *H. teleus* (por encontrarse en la posible zona de contacto de la distribución de ambas especies) lo cual ya ha sido observado dentro de esta familia entre las especies *H. nubicolens* y *H. desmarestianus* en Colombia (Anderson y Jansa, 2006).

#### **6.4. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN.-**

Para este trabajo se realizaron modelos en dos posibles escenarios: el primero, en el cual se modeló a *H. australis* y *H. teleus* como dos especies diferentes, y un segundo; en el cual se modeló a estas dos especies como si fueran una sola. Esto se lo realizó, para ver si ambientalmente podrían existir diferencias entre estas dos especies, ya que en los análisis estadísticos aunque se encontraron diferencias, estos resultados podrían estar siendo afectados por el bajo número de registros.

Los individuos de Masphi – Pacto no se incluyeron en los modelamientos al no poder ser clasificados como una u otra especie.

Dentro del modelamiento de *H. australis* se incluyeron los individuos de Bilsa (Esmeraldas), capturados por Rachel Walsh, debido a que, por la información enviada se tratarían de *H. australis*.

Como resultado de los modelos de evaluación de *H. australis* de las cuatro repeticiones en “Bootstrap” se obtuvo un promedio de AUC = 0,977 con una desviación estándar de  $\pm 0,010$ . Esto quiere decir que según el AUC el cual es un análisis estadístico simple, entre más se acerque a 1, indicaría que el modelo puede discriminar perfectamente entre los registros de presencia y ausencia (Graham y Hijmans, 2006) y de acuerdo al valor de la desviación estándar, el cual es bajo, indicaría que existe muy poca variación en las repeticiones con respecto a la media del AUC (Figura 19; Tabla 8). Por otro lado, las variables bioclimáticas que más aportan al modelo fueron: la precipitación del cuarto mes más cálido (31,3%), estacionalidad de precipitaciones (23,4%), rango de temperatura anual (bio5-bio6) (16,5%) y precipitación del cuarto más seco (10,8%), siendo el restante 18% repartido entre las otras 15 variables bioclimáticas. Siendo la Bio 18, Bio 15, Bio 7 y Bio 17 las que estarían explicando el 82% de la distribución (Tabla 9), por lo que *H. australis* estaría siendo influenciada y delimitada por la frecuencia de las precipitaciones y humedad del ambiente en donde podría habitar.

Para el modelamiento de *H. teleus* no se incluyeron los registros de Cerro Manglar alto, debido a que estos se encuentran en la cara oriental y occidental de la Cordillera Costera de Chungón-Colonche, y las capas climáticas de este tipo de zonas no están disponibles, debido a que esta zona es influenciada por la altura y las corrientes marinas, estando conformada hacia la parte alta por bosques húmedos de garú rodeados por zonas más secas y áridas hacia la parte más baja de la cordillera (comentario personal, Dr. Robert Anderson).

En los modelos de evaluación de *H. teleus* de las siete repeticiones en “Subsample” se obtuvo un promedio de AUC = 0,950 con una desviación estándar de  $\pm 0,048$  (Figura 20; Tabla 8), que indicaría que el modelo es fiable de acuerdo al AUC y aunque el valor de la desviación estándar es un poco más elevado que en el modelo anterior, esto podría ser causado por el bajo número de muestra de esta especie. En este caso, las variables bioclimáticas que más aportan al modelo fueron: la precipitación del cuarto más cálido (64,6%) y precipitación del mes más seco (31,6%), siendo el restante

3,8% repartido entre las otras 17 variables bioclimáticas, por lo que la Bio 18 y Bio 14 estarían explicando el 96,2 de la distribución (Tabla 10). Que al igual que *H. australis*, la distribución de esta especie estaría relacionada a la precipitación del área de vida.

En el caso de *Heteromys* (como una sola especie) de las cuatro replicaciones en “Bootstrap” se obtuvo un promedio de AUC = 0,958 con una desviación estándar de  $\pm 0,015$  (Figura 21; Tabla 8), siendo este modelo fiable y con un valor de la desviación estándar bajo. En este caso las variables bioclimáticas que más aportaron fueron: la precipitación del cuarto más cálido (44,4%), estacionalidad de la precipitación (29,7%) y precipitación del cuarto más frío (9,2%), siendo el restante 16,78% repartido entre las otras 17 variables bioclimáticas, por lo que Bio18, Bio 15 y Bio 19 estarían explicando el 83,22% de la distribución (Tabla 11), lo que corroboraría que ambas especies están influenciadas en su distribución por la precipitación en los lugares donde habita.

#### 6.4.1 Modelo final.-

Al tener promedios de AUC cercanos a uno y una desviación estándar baja en los modelos de evaluación de ambos escenarios (*Heteromys* como dos especies y *Heteromys* como una especie), permitieron determinar que los modelos son estadísticamente fiables y que fueron capaces de discriminar entre los registros de presencia y ausencia, mientras que, la desviación estándar nos permitió determinar que la variación de las replicaciones respecto a la media del AUC no fue alta.

Para el modelamiento de *Heromys australis* se obtuvo la representación del modelo Maxent, la cual muestra los registros de presencia utilizados para el modelo de entrenamiento y la fuerza predictiva de acuerdo a una gradiente de colores; siendo los colores cálidos las mejores condiciones y los fríos las condiciones menos favorables (puntos de prueba del modelo) (Figura 22). También se obtuvo la tabla de los umbrales, de la cual se tomó en cuenta el umbral logístico (igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad) y (máximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad) que arrojaron el mismo valor (0,334; Tabla 12), el cual delimitaría la ausencia (de 0 a 0,334) de la presencia (de 0,334 a 1) permitiéndonos calcular el nicho fundamental para esta especie, el cual es el área que cumple con todos los requisitos ambientales necesarios para que esta especie pueda sobrevivir, obteniendo un valor de 15 002 km<sup>2</sup> para la presencia y 233 600 km<sup>2</sup> para

la ausencia (Figura 23). Para el área que posiblemente estaría ocupando esta especie, sin tomar en cuenta otros factores bióticos y abióticos, se calculó en base a la capa de remanentes de vegetación de Sierra (1999), obteniendo un valor de 8 063 km<sup>2</sup>, la cual muestra una reducción del 46,26 % hábitat que podrían ocupar. Hay que tomar en cuenta que existe una desactualización en cuanto a la cantidad de vegetación nativa que actualmente estaría existiendo, lo cual implicaría que esta especie este destinada a sobrevivir solo en áreas protegidas en el Ecuador (Figura 24).

En el caso de *Heteromys teleusse* obtuvo la representación del modelo en Maxent (Figura 25) y la tabla de umbrales, en la cual también se tomó en cuenta el umbral logístico (igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad) y (máximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad) que obtuvieron un valor igual de 0,346 (Tabla 12), que delimita la ausencia (de 0 a 0,346) de la presencia (de 0,346 a 1) permitiéndonos calcular el nicho fundamental el cual obtuvo un valor de 40 982 km<sup>2</sup> y un área de ausencia de 207 621 km<sup>2</sup> (Figura 26), mientras que, el área que posiblemente estarían ocupando de acuerdo a los remanentes de vegetación nativa, dio como resultado 8 189 km<sup>2</sup>, reduciéndose en un 80% el hábitat de esta especie (Figura 27) y debido a la desactualización de la capa de remanentes de vegetación, este porcentaje podría ser mayor en la actualidad, por lo que si esta especie llegara a ser endémica, estaría sufriendo un serio problema de conservación, siendo prioritario realizar más muestreos en campo para poder conocer su situación actual, ecología y distribución.

En la Figura 28 se puede observar el modelo final de *Heteromys australis* (triángulos azules) y *Heteromys teleus* (triángulos rojos), en el cual la distribución de *H. australis* se enfoca en la parte noroccidental del Ecuador y en las estribaciones hacia el norte y el sur, también se observó que la proyección es halada hacia el oeste debido al registro de Bilsa (Esmeraldas), el cual es importante ya que el modelo no lo excluye como un “outlier” (atípico). Dentro del modelo también se puede observar que existe una zona de solapamiento en la cual se encuentran siete registros de *H. australis* y cuatro registros de *H. teleus*, los cuales estarían compartiendo una posible distribución. Cabe notar que los individuos que no pudieron ser identificados pertenecen a la localidad de Mashpi – Pacto, la cual se encuentra en dicha zona de solapamiento.

Por otro lado, *H. teleus* se distribuye mayormente en la zona centro de la costa ecuatoriana y en las estribaciones occidentales hacia el norte y el sur. En el caso de esta especie, el modelo no salió como se esperaba, debido a que la distribución se sube demasiado al norte de la costa (en forma de parches) extendiéndose por estribaciones noroccidentales hacia Colombia. Este resultado pudo deberse a que los registros de *H. teleus* son muy pocos, lo cual podría ser una significativa fuente de inestabilidad y errores de modelamiento (Guisan y Thuiller, 2005). Otro punto que hay que notar es que los dos registros de la localidad de Pacto, pueden ser los causantes de halar el modelo hacia las estribaciones noroccidentales, solapándose con la distribución de *H. australis*.

En la Figura 29 se puede observar la posible distribución de *H. australis* y de *H. teleus* basada en los remanentes de vegetación de Sierra (1999). En este caso *H. australis* aun presenta una distribución amplia debido a que en la zona donde se encuentra existen aun grandes reservas y zonas protegidas, mientras que, para *H. teleus* la situación es más complicada, debido a que en la zona centro de la costa ecuatoriana donde se encontraba la mayor parte de su distribución en la actualidad solo existen pequeñas reservas o bosques protegidos, aislando a esta especie a pequeños remanentes de vegetación. Por otro lado hacia el lado norte de su distribución y en las estribaciones aun se observan grandes remanentes de vegetación donde seria posible encontrarla.

Para el modelo final de *Heteromys* (como una sola especie) se obtuvo la representación del modelo en Maxent (Figura 30) y la tabla de umbrales, en la cual el umbral logístico (igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad) y (maximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad) obtuvieron un valor igual de 0,313 delimitando la ausencia (de 0 a 0,313) de la presencia (de 0,313 a 1) dando como resultado un nicho fundamental de 23 583 km<sup>2</sup>, en el cual se puede ver que la distribución es más homogénea y posiblemente lo más cercano a lo esperado, encontrándose un registro de *H. teleus* fuera de la distribución, pudiendo catalogarse como un “outlier” (atípico) (Figura 31).

En la Figura 32 se puede observar el mapa del nicho fundamental de *Heteromys* con la capa de remanentes de vegetación de Sierra (1999), el cual ha sufrido una reducción aproximada del 63,81% quedando solo 9 259 km<sup>2</sup> de vegetación nativa, los cuales, en el caso de ser una sola especie, podrían ser los últimos remanentes en donde se podría encontrar la especie.

## 7. CONCLUSIONES

El muestreo en el campo de *H. australis* y *H. teleus* resultó una complicación para este estudio, aunque el esfuerzo de muestreo fue de 28 170 trampas/noche en todo el estudio, en zonas de su posible presencia y en lugares bien conservados, se obtuvieron pocos resultados en la captura de estas dos especies. La reducción del hábitat, en especial *H. teleus* la cual sufre una reducción acelerada, se estaría aislando a pequeños remanentes y por ende sufriendo grandes problemas de conservación.

Las diferencias morfológicas no son concluyentes respecto a la taxonomía, debido a la relativa semejanza existente entre las dos especies y a la gran variación observada respecto a los cráneos de los diferentes individuos adultos de las poblaciones analizadas, por lo que es necesario aumentar la cantidad de registros para definir morfométricamente si existen diferencias entre las especies.

Los individuos de la localidad de Maspi – Pacto podrían tratarse híbridos por encontrarse en una posible zona de contacto o solapamiento, lo cual ya ha sido observado dentro del género entre *H. nubicolens* y *H. desmarestianus* en Colombia, siendo necesario aumentar el número de registros en esta zona y hacer futuros estudios que incluyan marcadores moleculares para examinar esta posible zona de hibridación en detalle.

Los análisis estadísticos aunque mostraron diferencias entre *H. australis* y *H. teleus*, es necesario ampliar el número de registros de ambas especies, ya que en este estudio fueron escasos los individuos de *H. teleus* analizados, lo cual podría estar influyendo en los resultados de los análisis.

Los modelos realizados en este trabajo son estadísticamente fiables, teniendo AUCs cercanos a 1 y valores de desviación estándar bajos, aunque es necesario obtener más registros de presencia para desarrollar nuevos modelos, sin que exista la posibilidad de que un bajo número de muestra sea el motivo de inestabilidad y de error al momento de realizar nuevos modelos.

Otro punto a tomar en cuenta en el modelamiento de *H. australis* y *H. teleus* en este estudio, sería que los modelos podrían presentar variaciones si se incluyeran los individuos de Cerro Manglar Alto y se determinaran los individuos de Maspi – Pacto, modificando la distribución potencial de estas dos especies.

El cálculo de la posible área de vida de ambas especies basada en la capa de remanentes de vegetación de Sierra de 1999, arroja más interrogantes acerca de la

conservación para ambas especies, ya que para 1999 el área que podría ocupar *H. australis* se ha visto reducida en un 46,26% quedando solo 8 063 km<sup>2</sup> donde podría habitar, siendo un valor mucho menor al presentado por El libro Rojo de Mamíferos del Ecuador de Tirira y Burneo (2011a), mientras que, para *H. teleusel* el área que podría ocupar se ha visto reducida en un 80%, que según este estudio, serían alrededor de 8 189 km<sup>2</sup>, siendo valores muy parecidos a los expuestos por el Libro rojo de mamíferos del Ecuador de Tirira y Burneo (2011b), por lo que los valores del área de vida de ambas especies en la actualidad deben ser mucho menores.

En el caso de encontrarse las dos especies de *Heteromys* en el Ecuador y al no mostrar diferencias morfométricas claras y un patrón de distribución definido, deben existir otros tipos de razones ecológicas, ambientales, geográficas o fisiológicas que deben estar separando a estas dos especies, de lo contrario si son una sola especie, podrían tratarse de diferencias locales o regionales como resultado de adaptación local.

## 8. RECOMENDACIONES

Mejorar la metodología de muestreo para que sea más efectiva y enfocada a la captura de *Heteromys australis* y *Heteromys teleus*, para aumentar el número de registros, zonas de presencia y datos morfométricos, para realizar nuevos análisis estadísticos y nuevos modelos de distribución.

Realizar análisis moleculares y filogenéticos dentro de las dos especies de Ecuador para aclarar y entender la situación entre estas dos especies, debido a que en los últimos años, los datos moleculares han sido utilizados cada vez con mayor frecuencia para estimar las relaciones filogenéticas y ayudar en la delimitación de especies (Rogers y González, 2010), ya que si *Heteromys teleus* resultara ser una especie endémica, esta especie se encuentra en gran peligro de extinción y como se menciona en Anderson y Jarrín-V (2002), el descubrimiento de *H. teleus* añadió un nuevo nivel de complejidad al emergente entendimiento de la diferenciación del grupo en Sur América.

## 9. LITERATURA CITADA

- Anderson, R.P. 2003a. Taxonomy, distribution, and natural history of the genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in western Venezuela, with the description of a dwarf species from the peninsula de Paraguaná. *American Museum Novitates* 3396, 1-43.
- Anderson, R.P. 2003b. Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 30: 591-605.
- Anderson, R.P. y Jansa, S.A. 2007. Genetic comparisons between *Heteromys desmarestianus* and the recently described *H. nubicolens* (Rodentia: Heteromyidae) in northwestern Costa Rica. *Elsevier, Mammalian Biology* 72 (2007) 1: 54-61.
- Anderson, R.P. y Jarrín-V, P. 2002. A new species of spiny pocket mouse (Heteromyidae: *Heteromys*) endemic to western Ecuador. *American Museum Novitates* 3382(1):1-26.
- Anderson, R.P. y Martínez-Meyer, E. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116:167-179.
- Anderson, R.P. y Soriano, P.J. 1999. The occurrence and biogeographic significance of the southern spiny pocket mouse *Heteromys australis* in Venezuela. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64: 121-125.
- Anderson, R.P. y Timm, R.M. 2006. A new montane species of spiny pocket mouse (Rodentia: Heteromyidae: *Heteromys*) from Northwestern Costa Rica. *American Museum Novitates* 3509: 1-38.
- Anderson, R.P. y Gonzalez, I. Jr. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modeling* 222: 2796-2811.
- Anderson, R.P., Gómez-Laverde, M. y Peterson, A.T. 2002a. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology & Biogeography* 11:131-141.
- Anderson, R.P., Peterson T.A. y Gómez-Laverde, M. 2002b. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98: 3-16.

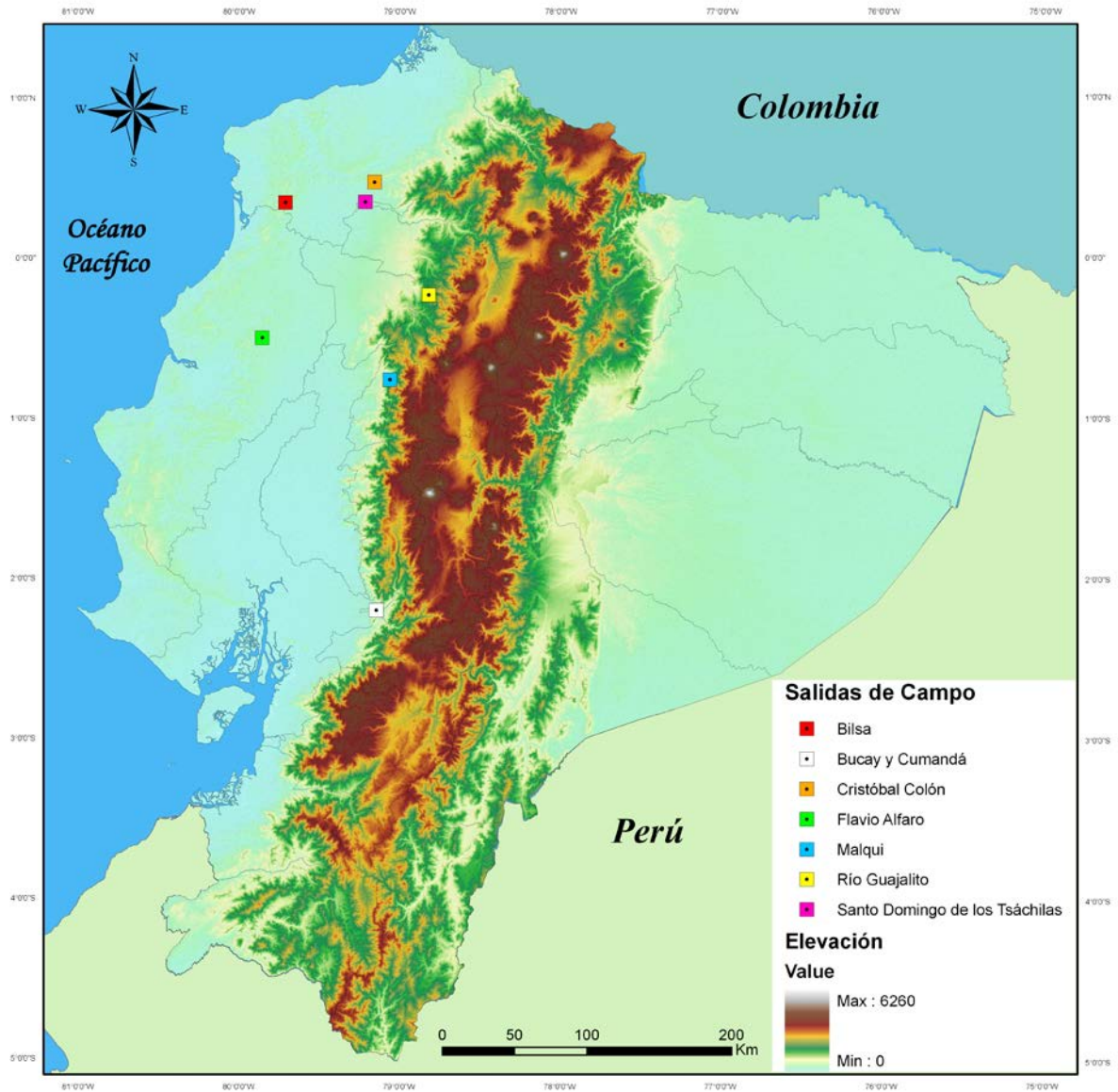
- Anderson, R.P., Lew, D. y Peterson, A.T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* 162: 211 - 232.
- Anderson, R.P., Weksler, M. y Rogers D.S. 2006. Phylogenetic analyses of spiny pocket mice (Heteromyidae: Heteromyinae) based on allozymic and morphological data. *Journal of Mammalogy* 87(6):1218-1233.
- Araújo, M.B., Pearson, R.G., Thuillers, W. y Erhard, M. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11, 1050-1513.
- Cerón, C., Palacios, W., Valencia, R. y Sierra, R. 1999. Las formaciones naturales de la costa del Ecuador. En: Sierra, R. 1999. Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito, Ecuador.
- Demey J. R., Adams M. y Freites H. 1994. Uso del método de análisis de componentes principales para la caracterización de fincas agropecuarias. *Agronomía Tropical* 44(3): 475-497.
- Dudik, M., Phillips, S.J. y Schapire, R.E. 2007. Maximum entropy density estimation with generalized regularization and application to species distribution modelling. *Journal of Machine Learning Research* 8. 1217-1260.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S. y Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151.
- Feldhamer, G.A., Drickamer, L.C., y Vessey, S.H. 2007. *Mammalogy: adaptation, diversity, ecology*, 3<sup>rd</sup> ed. The Johns Hopkins University Press. United States of America, Baltimore, Maryland.
- Graham, C.H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz C. y Peterson T. A. 2004. New developments in museum based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 19. No. 9.
- Graham, C.H. y Hijmans, R.J. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology & Biogeography* 15: 578-587.

- Graham, C.H, Moritz, C. y Williams, S.E. 2006. Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 103. 3.
- Graham, C.H., Elith, J., Hijmans, R.J., Guisan, A., Peterson, T.A., Loiselle, B.A. and The Nceas Predicting Species Distributions Working Group. 2008. The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45: 239-247.
- Guisan, A. y Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Hijmans R.J. y Graham C. H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12, 1-10, Doi: 10.1111/j. 1365-2486.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J. L., Jones, P.G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hernández, S.F., López-Wilchis, J.A., Pool, C. y Medina, S. 2003. Área de actividad, movimiento y organización social de *Heteromys gaumeri* Allen y Chapman, 1897 (Rodentia: Heteromyidae) en una selva mediana subcaducifolia de Yucatan, México. *Acta zoológica mexicana* (n.s) 90: 77-91.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks, Cold Springs Harbor Symposium on Quantitative Biology pp. 415-427.
- IUCN 2011. The IUCN red list of threatened species. Version 2011.2. <<http://www.iucnredlist.org>>. Investigado el 10 de mayo del 2012>.
- Jaramillo, J.L. y Grijalva, E. 2010. Flora del bosque nublado de Río Guajalito. Herbario QCA de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Segunda Edición. Quito – Ecuador.
- Manel, S., Williams, H.C. y Ormerod, S. 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* 38: 921–931.

- Nowak, R. M. 1999. Mammals of the World. Sixth Edition. Volume II. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London pp. 1318-1321.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araújo, M.B. 2011. Ecological niches and geographic distributions (MPB-49). Princeton University Press.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. y Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters* Vol. 3, issue 4, pp. 349-361.
- Reeder, D.M., Helgen, K.M. y Wilson, D.E. 2007. Global trends and biases in new mammal species discoveries. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 269:1-36.
- Rogers, D.S. y Gonzalez, M.W. 2010. Phylogenetic relationships among spiny pocket mice (*Heteromys*) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy* 91: 914-30.
- Ruiz, M. A. y Pardo, A. 2001. Análisis discriminante: El procedimiento discriminante. Capítulo 23. Universidad Complutense de Madrid. Recurso disponible en línea <[http://www.ucm.es/info/socivmyt/paginas/D\\_departamento/materiales/analisis\\_datosyMultivariable/23discr\\_SPSS.pdf](http://www.ucm.es/info/socivmyt/paginas/D_departamento/materiales/analisis_datosyMultivariable/23discr_SPSS.pdf)>. Última actualización: febrero 2001. Fecha de consulta: noviembre, 2012.
- Sánchez, J.C. 2008. Introducción a la estadística no paramétrica y al análisis multivariado. 276pp. Quito – Ecuador.
- Sánchez-Giraldo, C. y Díaz, J.F. 2010. Hábitos alimenticios de *Heteromys australis* (Rodentia: Heteromyidae) en el Norte de la Cordillera Central de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 17(1), 189-194.
- Schmidt, R.A., Young, D.E., Swinnen, S. y Shapiro, D.C. 1989. Summary knowledge of results for skill acquisition: Support for the guidance hypothesis. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition* 15(2): 352-359.
- Simmons, N.B. y Voss, R.S. 2005. Collection, preparation and fixation of specimens and tissues. Department of Mammalogy, Division of Vertebrate Zoology. American Museum of Natural History. New York.
- Stockwell, D.R.B. y Peterson, T.A. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148: 1-13.

- Tellería, J. L., Santos, T., Refoyo, P. y Muñoz, J. 2012. Use of ring recoveries to predict habitat suitability in small passerines. *Diversity and Distributions* 18(11): 1130-1138.
- Thomas, O. 1901. New south-american *Sciuri*, *Heteromys*, *Cavia*, and *Caluromys*. *Annals and Magazine of Natural History* 7: 192-196.
- Tirira, D.G. 1998. Técnicas de campo para el estudio de mamíferos silvestres. Pp. 93-125. En: Tirira, D. (Ed.). *Biología, sistemática y conservación de los Mamíferos del Ecuador*. Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Tirira, D. 2007. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito. 576pp.
- Tirira, D. y Burneo, S. 2011a. Ratón bolsero austral (*Heteromys australis*). Pp 179, en: Libro rojo de los mamíferos del Ecuador (D. G. Tirira, ed.), 2a. Edición. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 8. Quito.
- Tirira, D. y Burneo, S. 2011b. Ratón bolsero ecuatoriano (*Heteromys teleus*). Pp 114, en: Libro rojo de los mamíferos del Ecuador (D. G. Tirira, ed.), 2a. Edición. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 8. Quito.
- Tsoar, A., Allouche O., Steinitz O., Rotem D. y Kadmon R. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and distributions* 13: 397-405.
- Vargas, M. 2002. *Ecología y biodiversidad del Ecuador*, Primera Edición. Escuela Politécnica Nacional (E.P. N.). Quito - Ecuador.
- Wilson, D.E. y Reeder, D.M. 2005. *Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference*, 3<sup>rd</sup> ed. Johns Hopkins University Press 2,142 pp

**10.FIGURAS**



**Figura 1.** Mapa de las siete salidas realizadas en la fase de campo del proyecto.



**Figura 2.** Zona de Muestreo Cristóbal Colón.



**Figura 3.**Zona de Muestreo Flavio Alfaro.



**Figura 4.**Zona de Muestreo Jatunsacha – Bilsa.



**Figura 5.**Zona de Muestreo La Maná – Malqui.



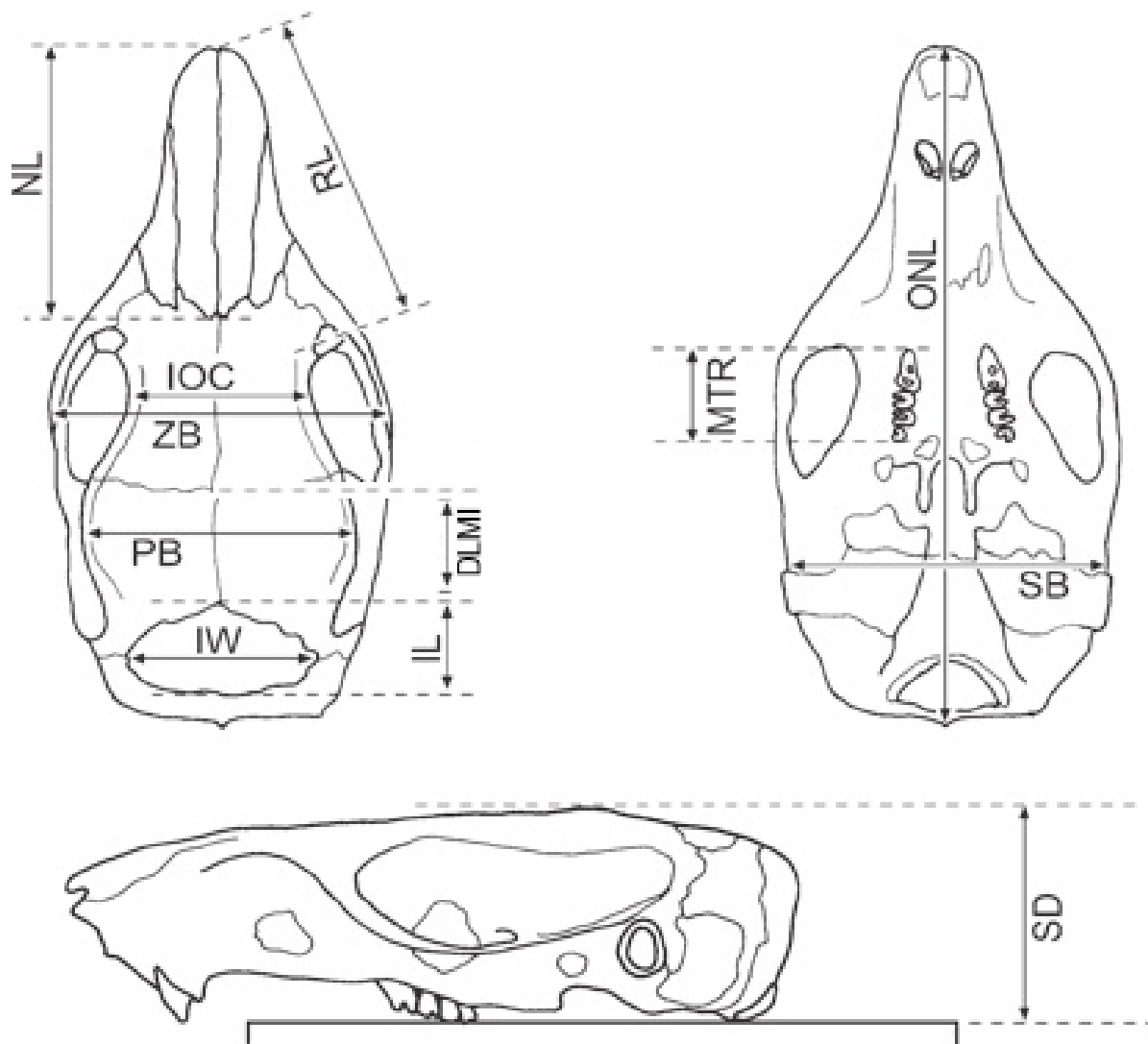
**Figura 6.** Zona de Muestreo Santo Domingo de los Tsáchilas – Vía Quevedo.



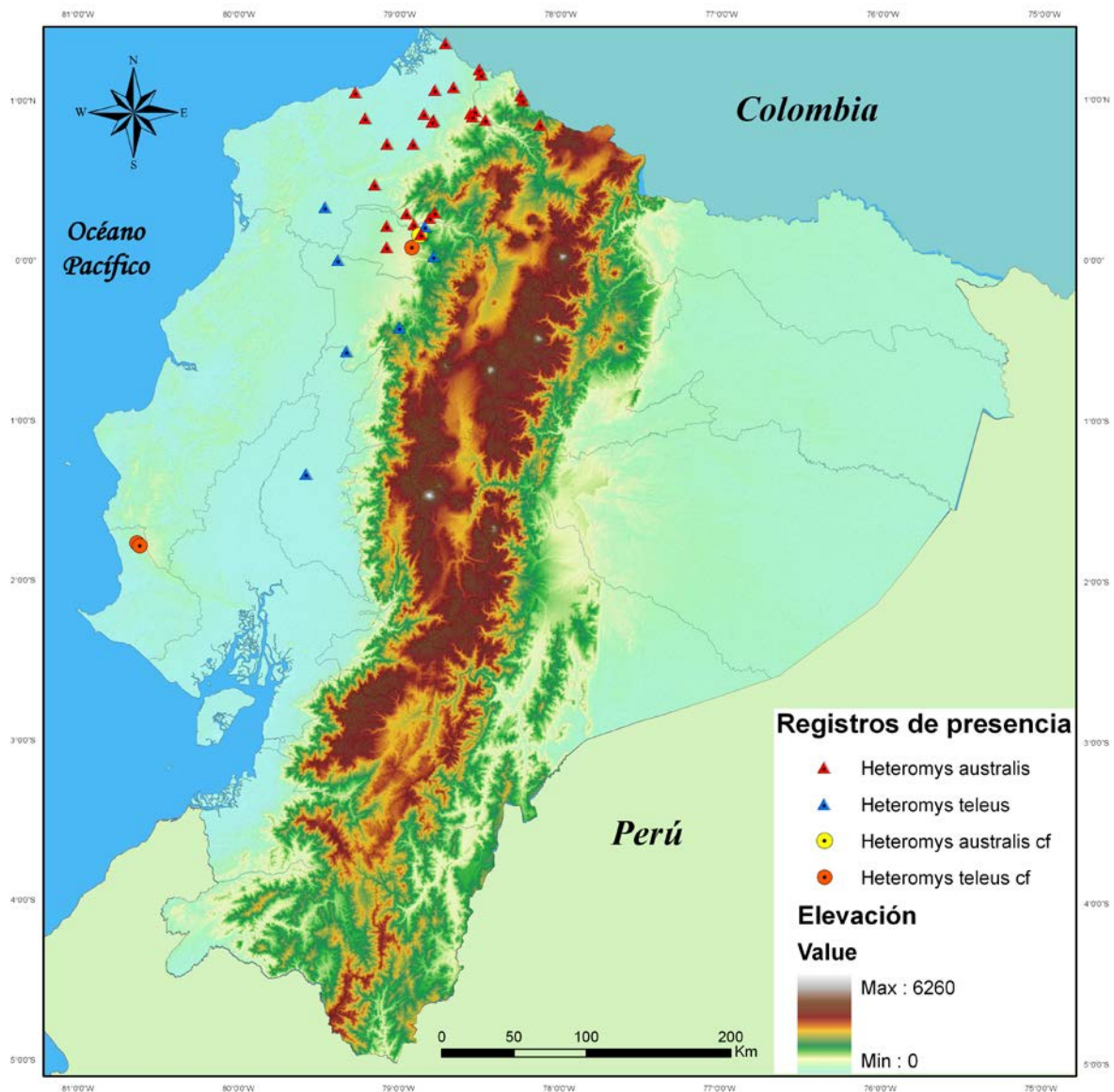
**Figura 7.** Zona de Muestreo Estación Científica “Río Guajalito”.



**Figura 8.** Zona de Muestreo Bucay – Cumandá.



**Figura 9. Morfometría craneal:** Longitud occipitonasal (ONL), Amplitud zigomática (ZB), Longitud rostral (RL), Longitud nasal (NL), Constricción interorbital mínima (IOC), Amplitud escamosal (SB), Longitud de la hilera de dientes maxilar (MTR), Ancho interparietal (IW), Longitud interparietal (IL), Amplitud parietal (PB), Profundidad del cráneo (SD). Tomado de Anderson and Timm (2006) y modificado en Distancia entre la línea media del cráneo y el interparietal (DLMI).



**Figura 10.** Mapa de las Provincias del Ecuador con los puntos de colección de *Heteromys*: *Heteromys australis* (triángulos rojos), *Heteromys teleus* (triángulos azules), *Heteromys australis cf.*, (círculos verdes) y *Heteromys teleus cf.* (círculos amarillos).



**Figura 11. Individuos de *Heteromys* en Ecuador:** Arriba: *H. australis* juvenil (Localidad Cristóbal Colón); Abajo: *H. australis* adulto (Localidad Cristóbal Colón).



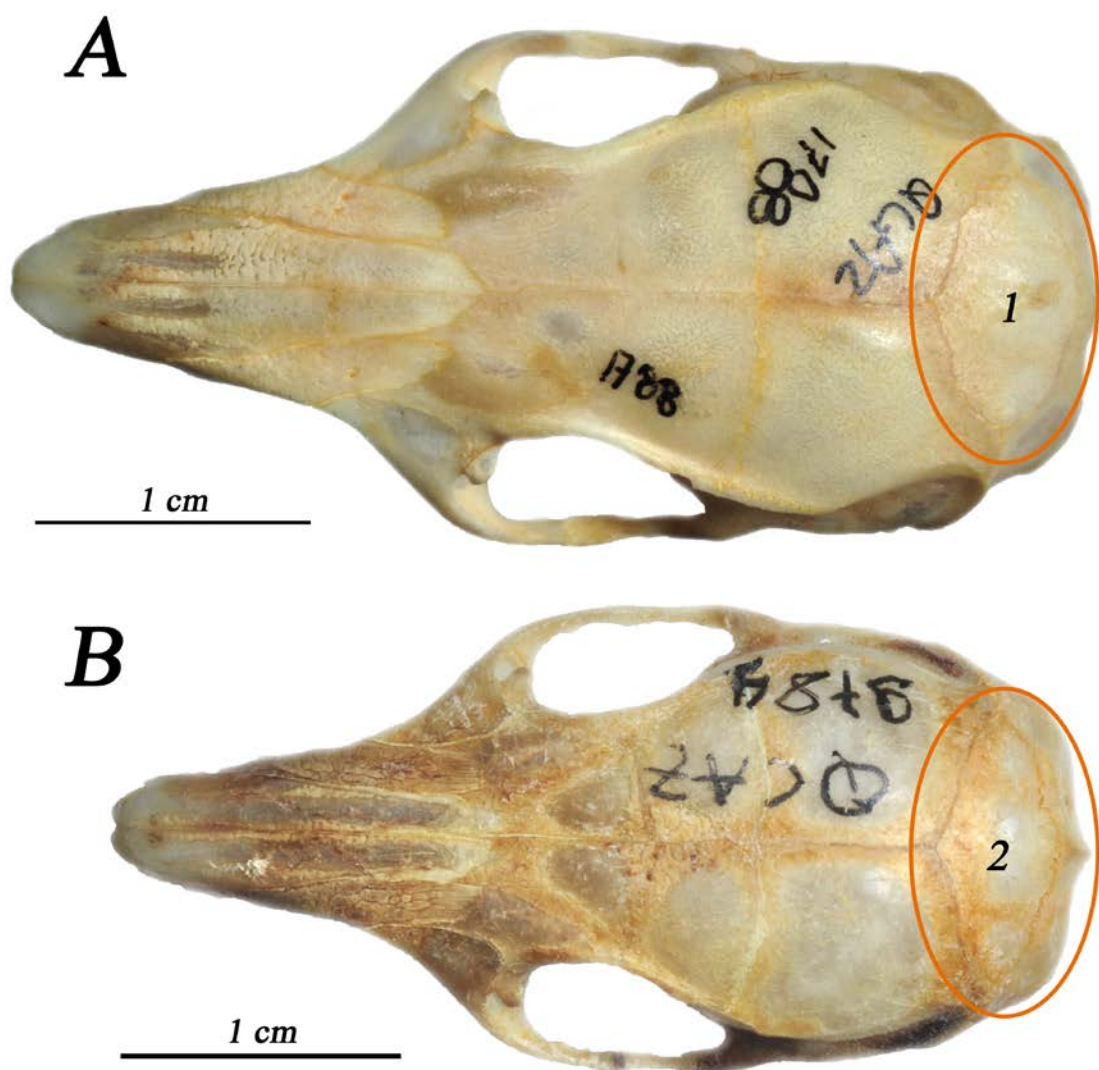
**Figura 12. Vista dorsal de las pieles:** (A) Individuo de *Heteromys australis*, hembra adulta, localidad Parroquia Tobar Donoso (EPN 5752); (B) Individuo de *Heteromys teleus*, hembra adulta, localidad Jauneche (EPN 5753).



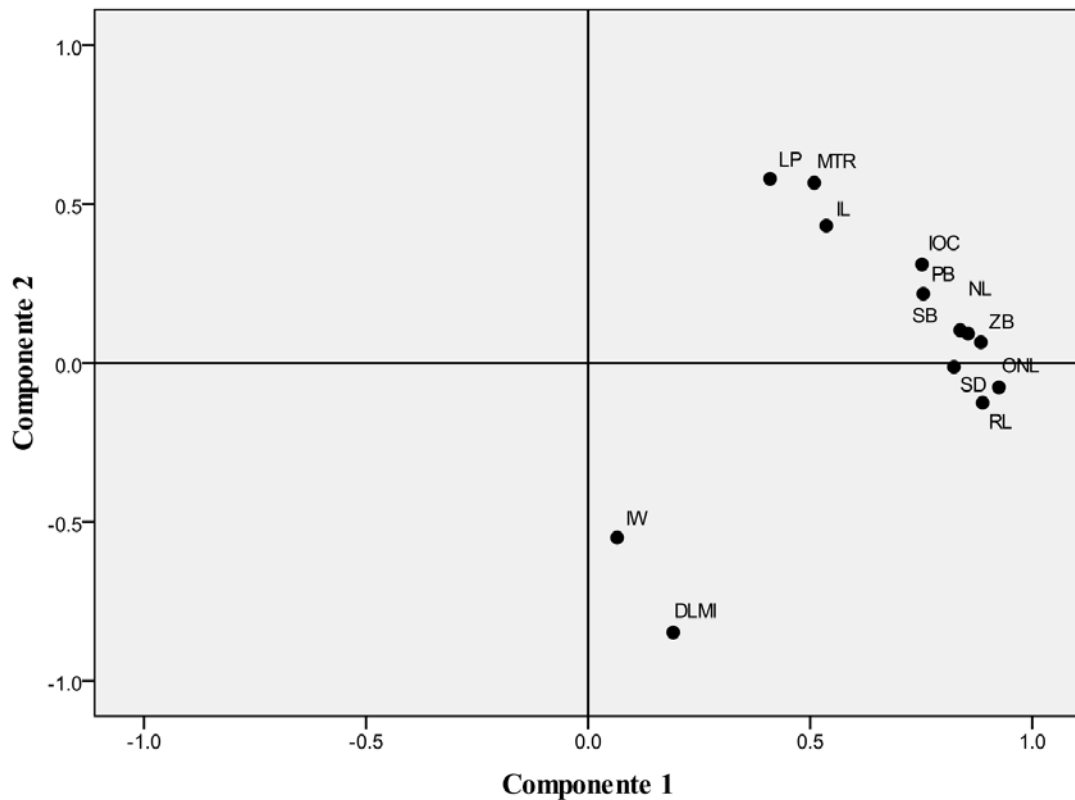
**Figura 13. Vista ventral de las pieles:**(A) Individuo de *Heteromys australis*, hembra adulta, localidad Parroquia Tobar Donoso (EPN 5752); (B) Individuo de *Heteromys teleus*, hembra adulta, localidad Jauneche (EPN 5753).



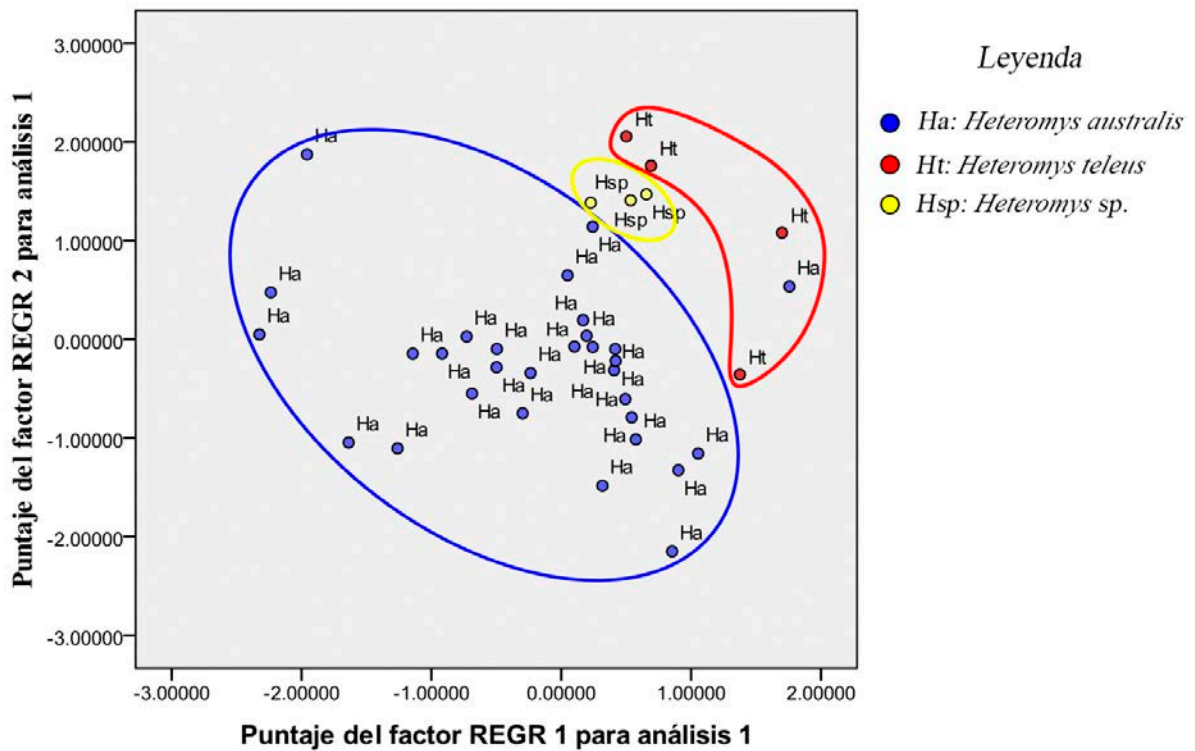
**Figura 14. Vista lateral de las pieles:**(A) Individuo de *Heteromys australis*, hembra adulta, localidad Parroquia Tobar Donoso (EPN 5752); (B) Individuo de *Heteromys teleus*, hembra adulta, localidad Jauneche (EPN 5753).



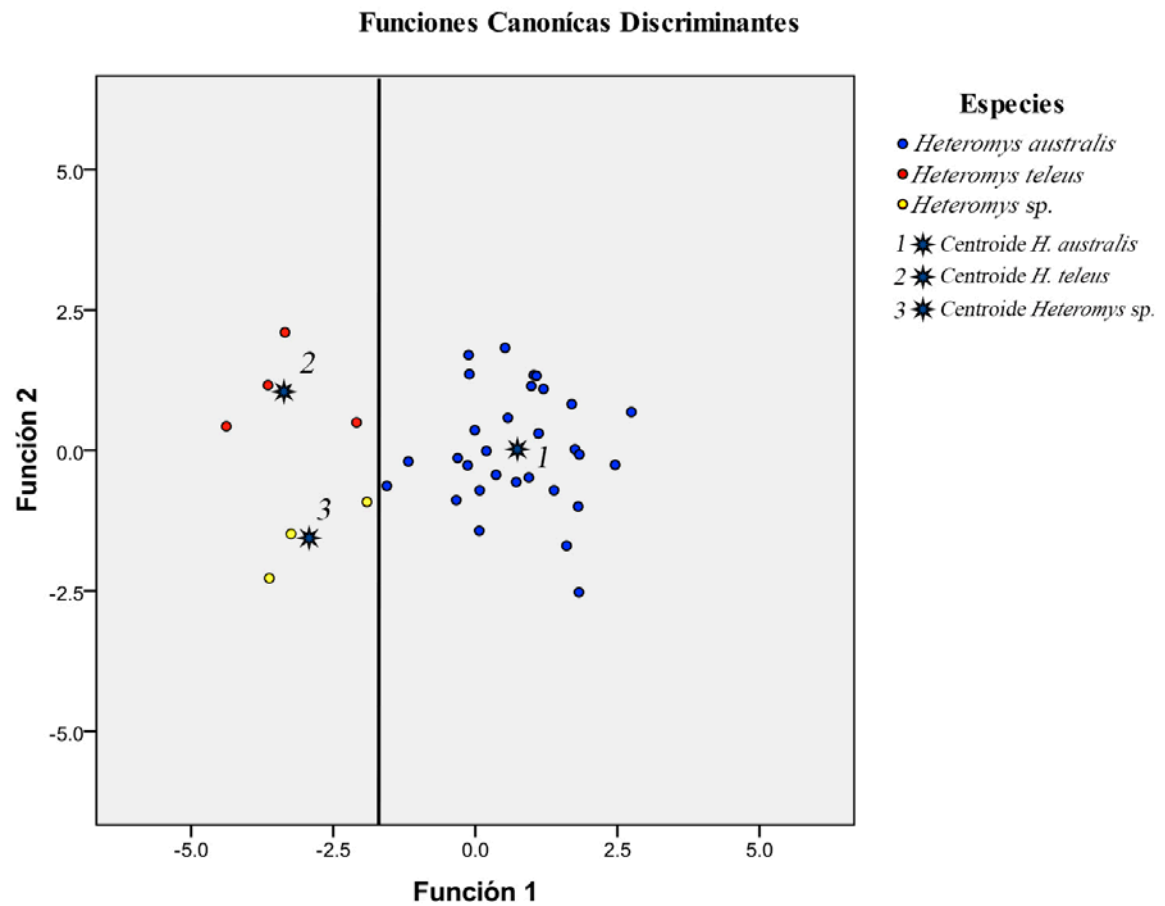
**Figura 15. Vista dorsal del cráneo y forma del hueso interparietal:** A) Individuo de *Heteromys teleus*, macho adulto, localidad Otonga, (QCAZ 17881), 1) hueso interparietal redondeado; B) Individuos de *Heteromys australis*, hembra adulta, localidad el Capuli, (QCAZ 8784), 2) hueso interparietal en forma de diamante.



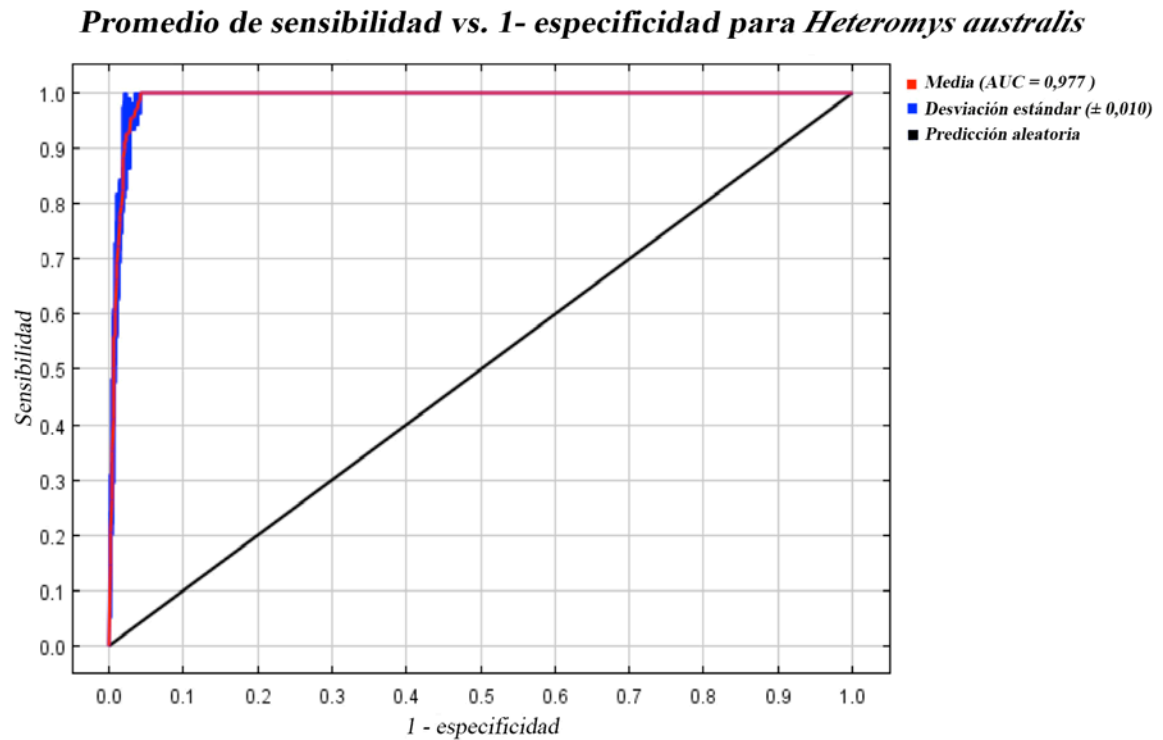
**Figura 16. PCA Gráfico de los componentes en el espacio rotado:**Distribución de las variables respecto al componente 1 vs. componente 2 en el espacio rotado. Longitud occipitonasal (ONL), Amplitud zigomática (ZB), Longitud rostral (RL), Longitud nasal (NL), Constricción interorbital mínima (IOC), Amplitud escuamosal (SB), Longitud de la hilera de dientes maxilar (MTR), Ancho interparietal (IW), Longitud interparietal (IL), Amplitud parietal (PB), Profundidad del cráneo (SD). Tomado de Anderson and Timm (2006) y modificado en Distancia entre la línea media del cráneo y el interparietal (DLMI).



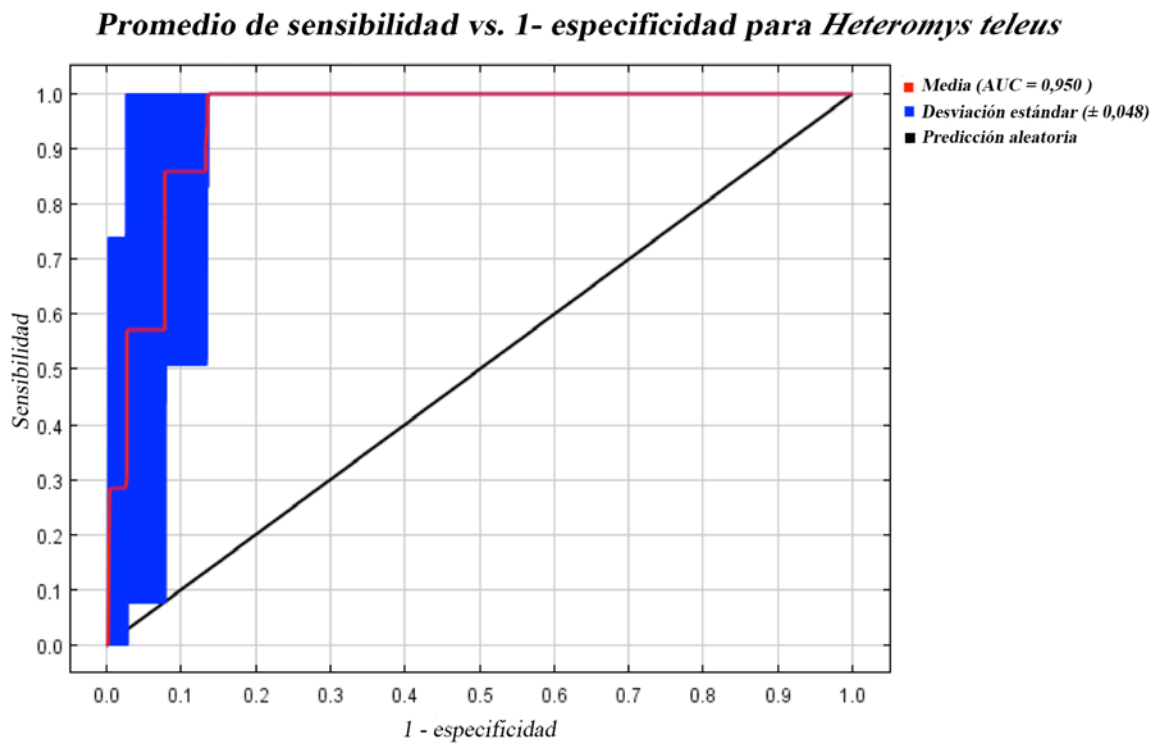
**Figura 17. PCA Gráfico de la distribución de los puntos:** Distribución de los individuos de *H. AUaustralis*(Ha; puntuaciones de color azul), *H. teleus*(Ht; puntuaciones de color rojo) y *Heteromys sp.* (Hsp;puntuaciones de color amarillo) respecto al análisis del componente 1 vs. componente 2.



**Figura 18. DFA Diagrama de dispersión:** Dispersión de los registros de las especies alrededor de los centroides respecto a la función 1 vs. función 2.

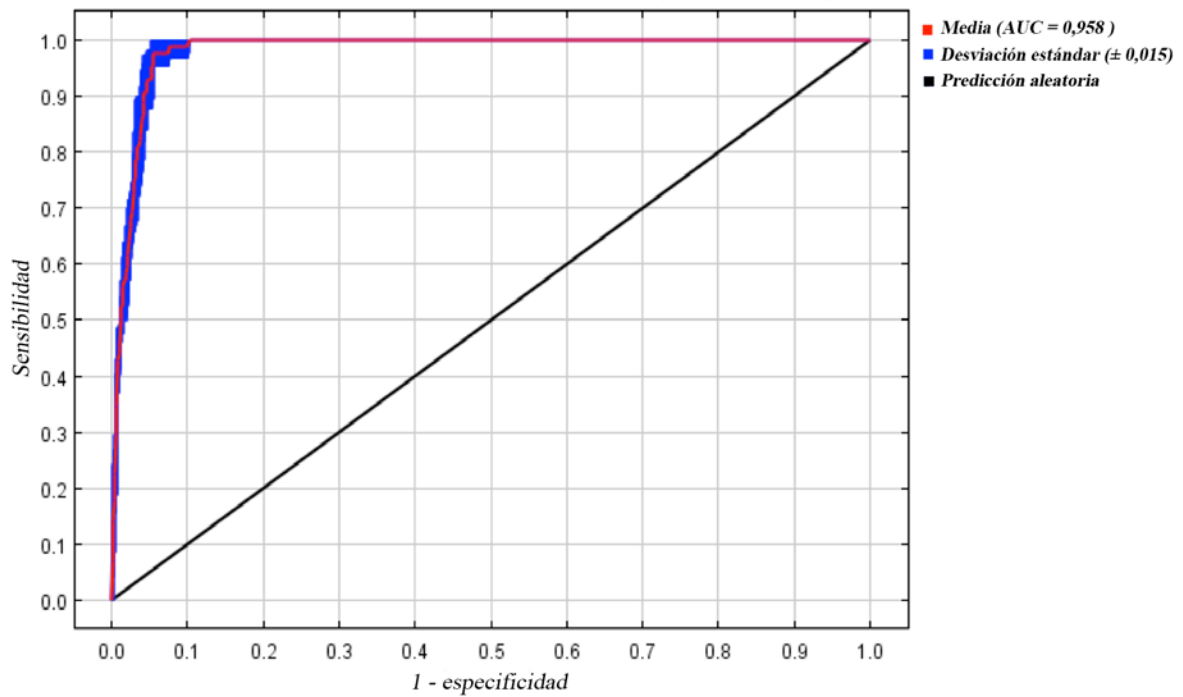


**Figura 19.** Promedio de sensibilidad vs. 1- especificidad del modelo de evaluación para *Heteromys australis*: El eje (X) representa a 1 - especificidad (Predicción del área fraccional) y el eje (Y) representa la sensibilidad (1-tasa de omisión) y donde se obtuvo un promedio AUC = 0,977 y una desviación estándar de  $\pm 0,010$ .

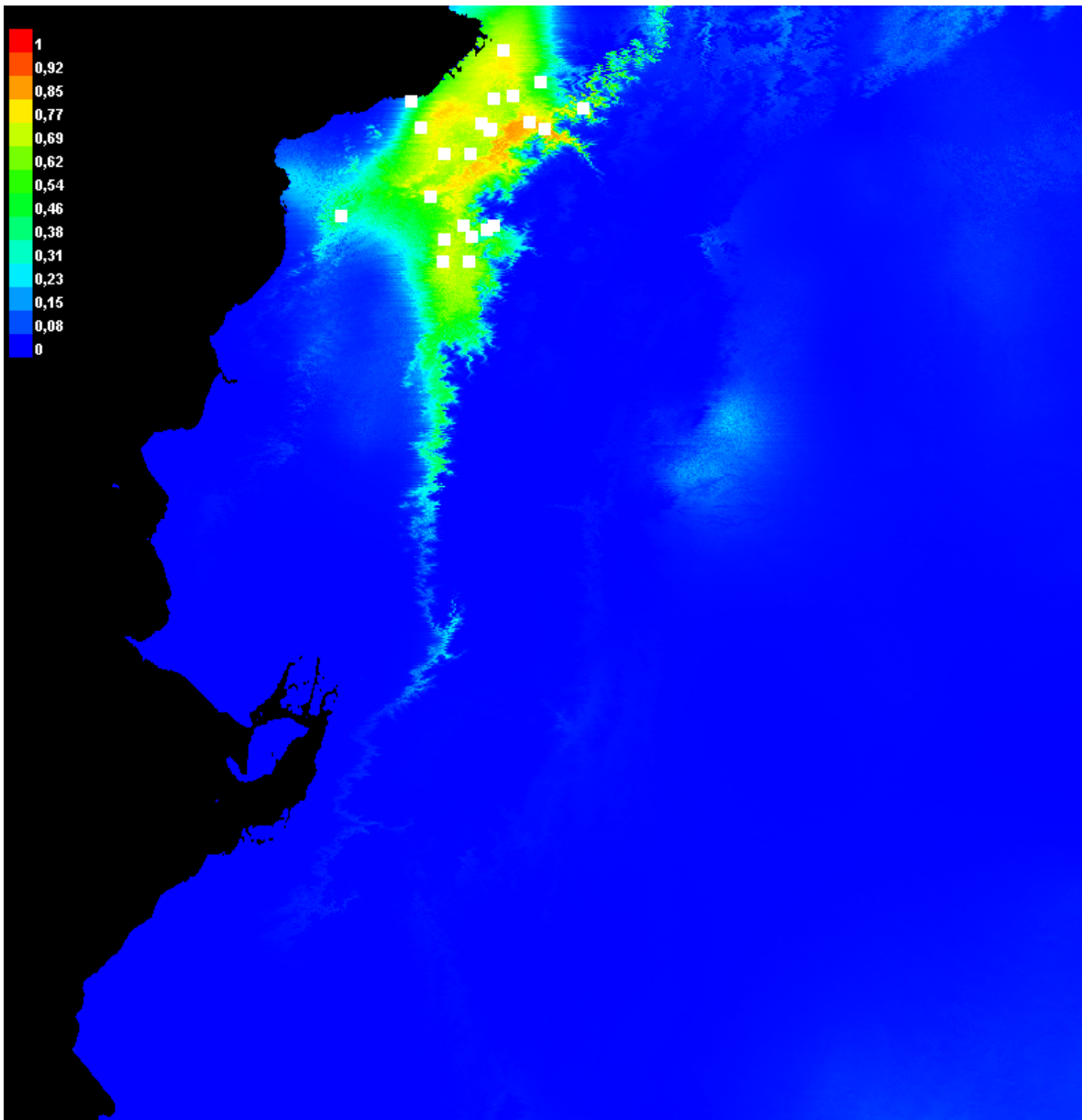


**Figura 20. Promedio de sensibilidad vs. 1 - especificidad del modelo de evaluación para *Heteromys teleus*:** El eje (X) representa a 1 - especificidad (Predicción del área fraccional) y el eje (Y) representa la sensibilidad (1-tasa de omisión) y donde se obtuvo un  $AUC = 0,950$  y una desviación estándar de  $\pm 0,048$ .

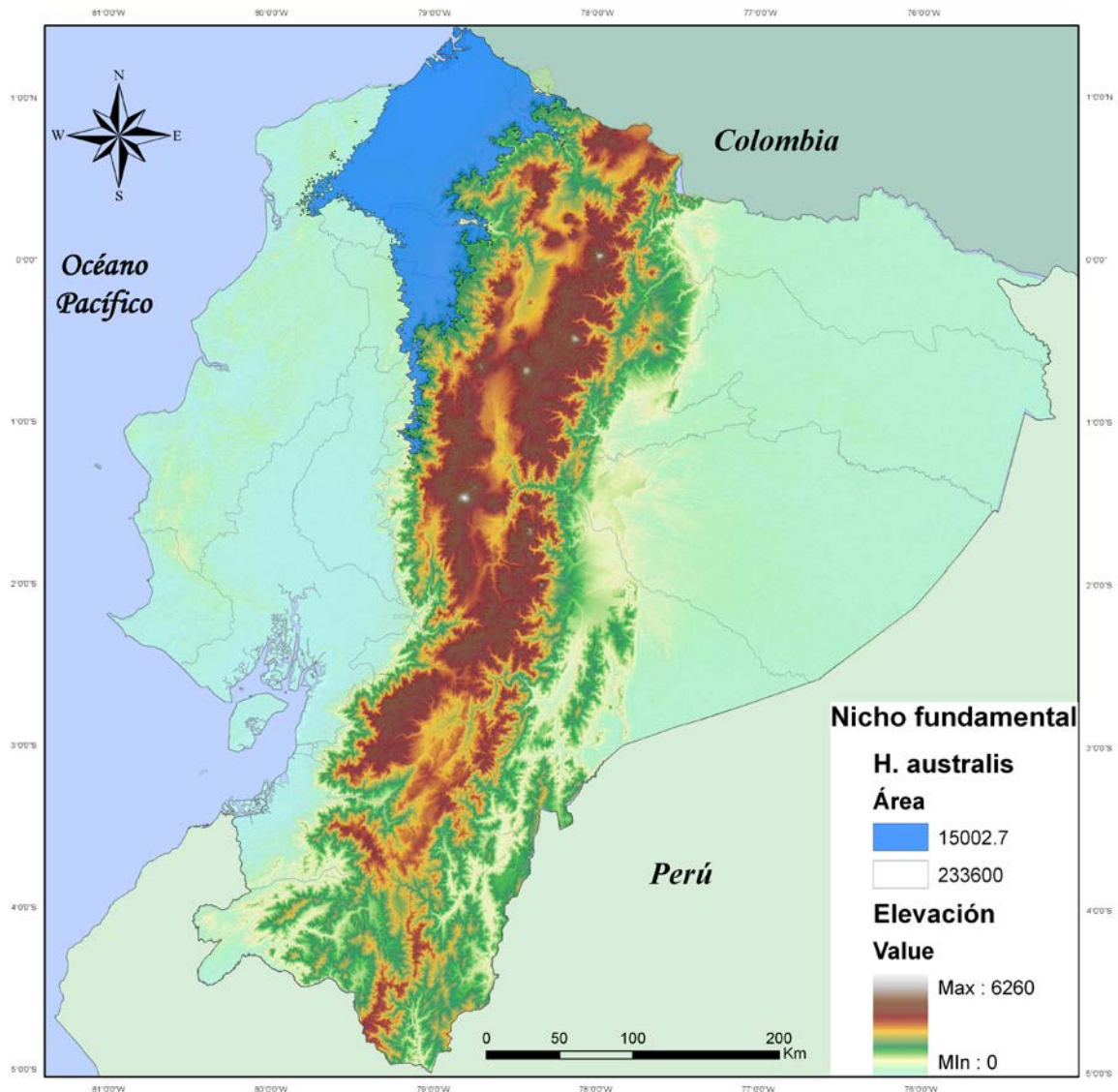
**Promedio de sensibilidad vs. 1- especificidad para *Heteromys* (una especie)**



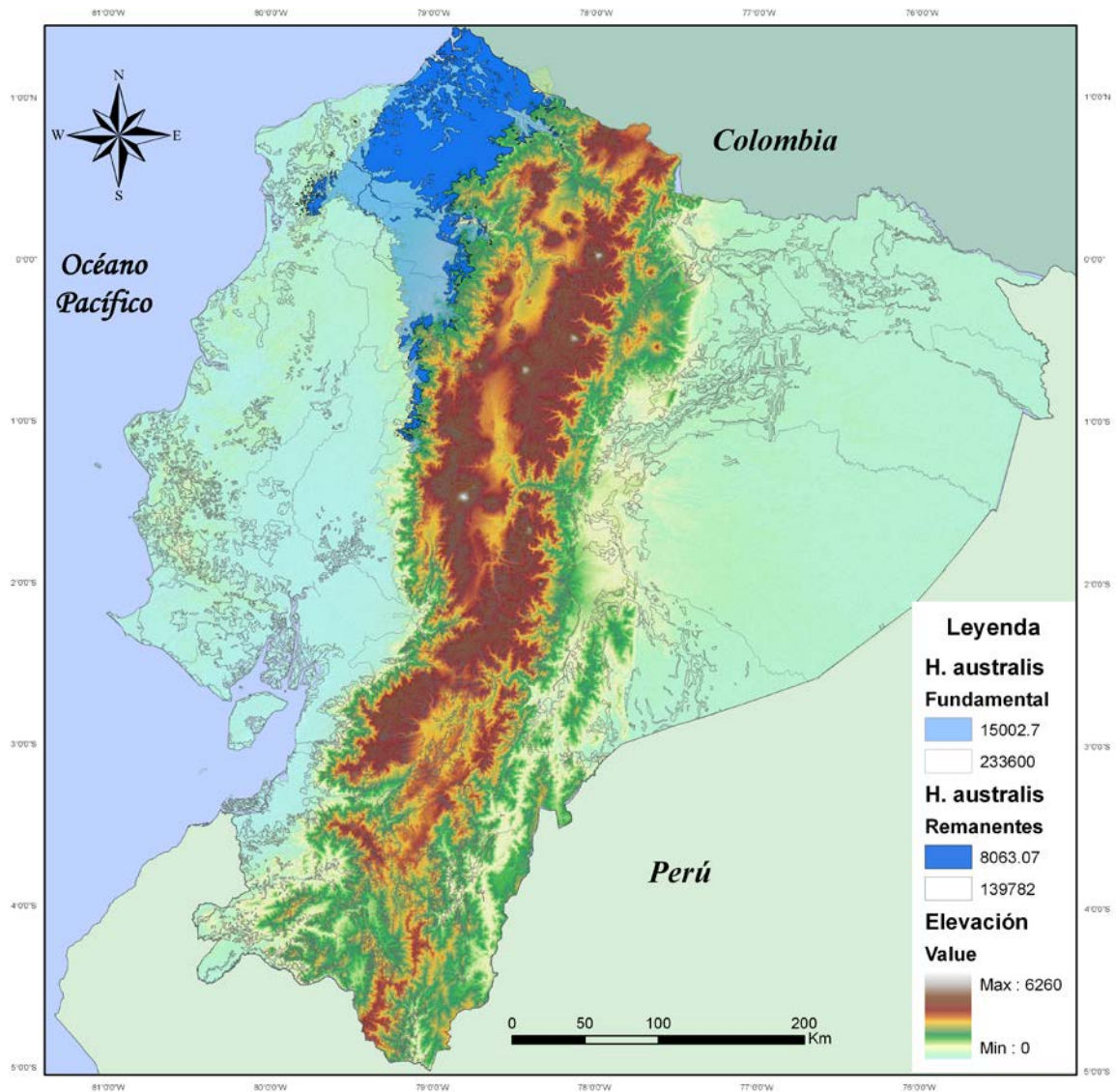
**Figura 21. Promedio de sensibilidad vs. 1 - especificidad del modelo de evaluación para *Heteromys*(como una sola especie):**El eje (X) representa a 1 - especificidad (Predicción del área fraccional) y el eje (Y) representa la sensibilidad (1-tasa de omisión) y donde se obtuvo un AUC = 0,958 y una desviación estándar de  $\pm 0,015$ .



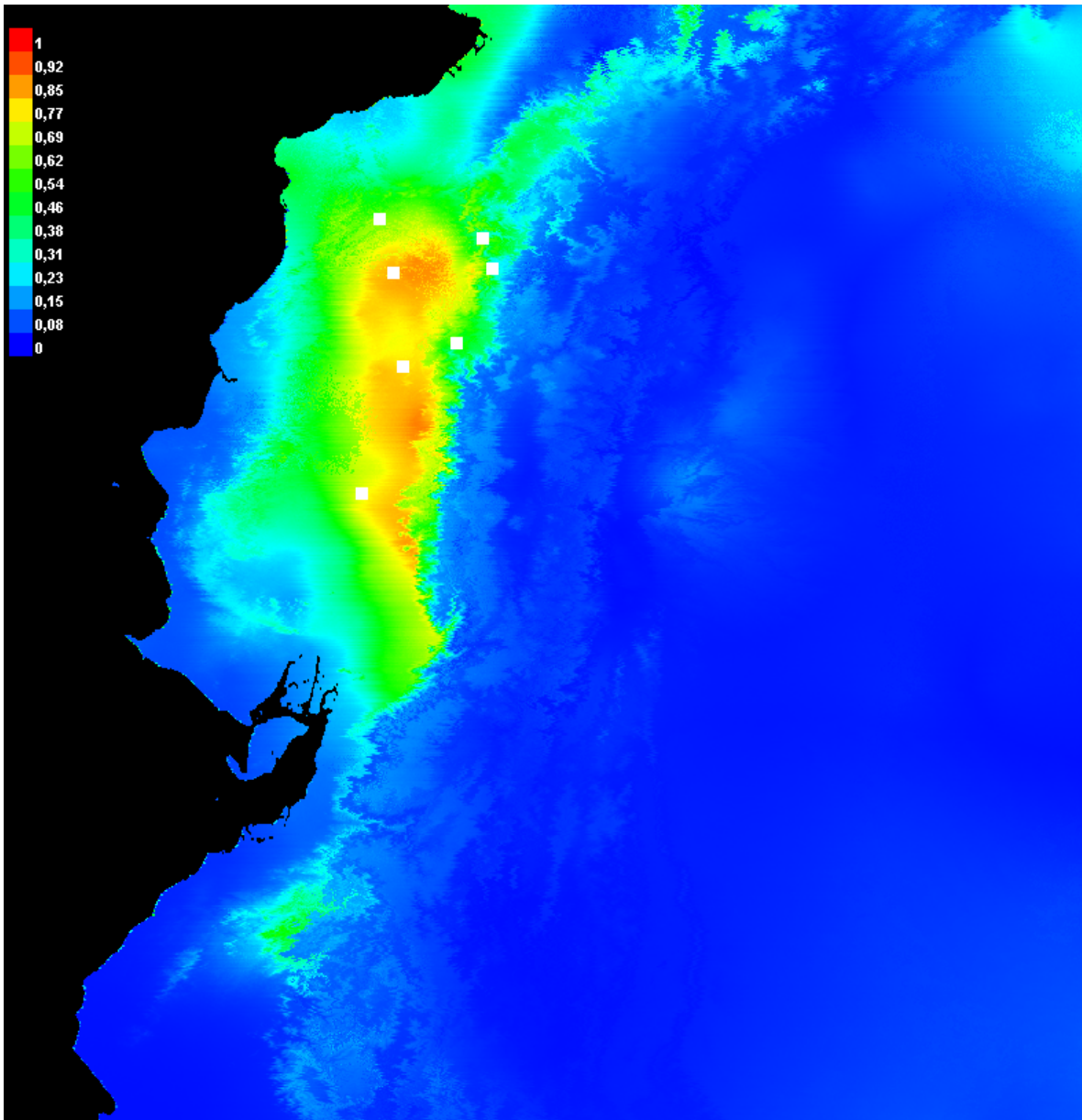
**Figura 22. Modelo final de *Heteromys australis*:** Los registros de presencia utilizados para el modelo final (puntos blancos) y donde los colores calidos muestran las condiciones más favorables para esta especie, mientras que, los colores frios representa las condiciones más desfavorables para la especie, que resultan ser los puntos de prueba del Maxent.



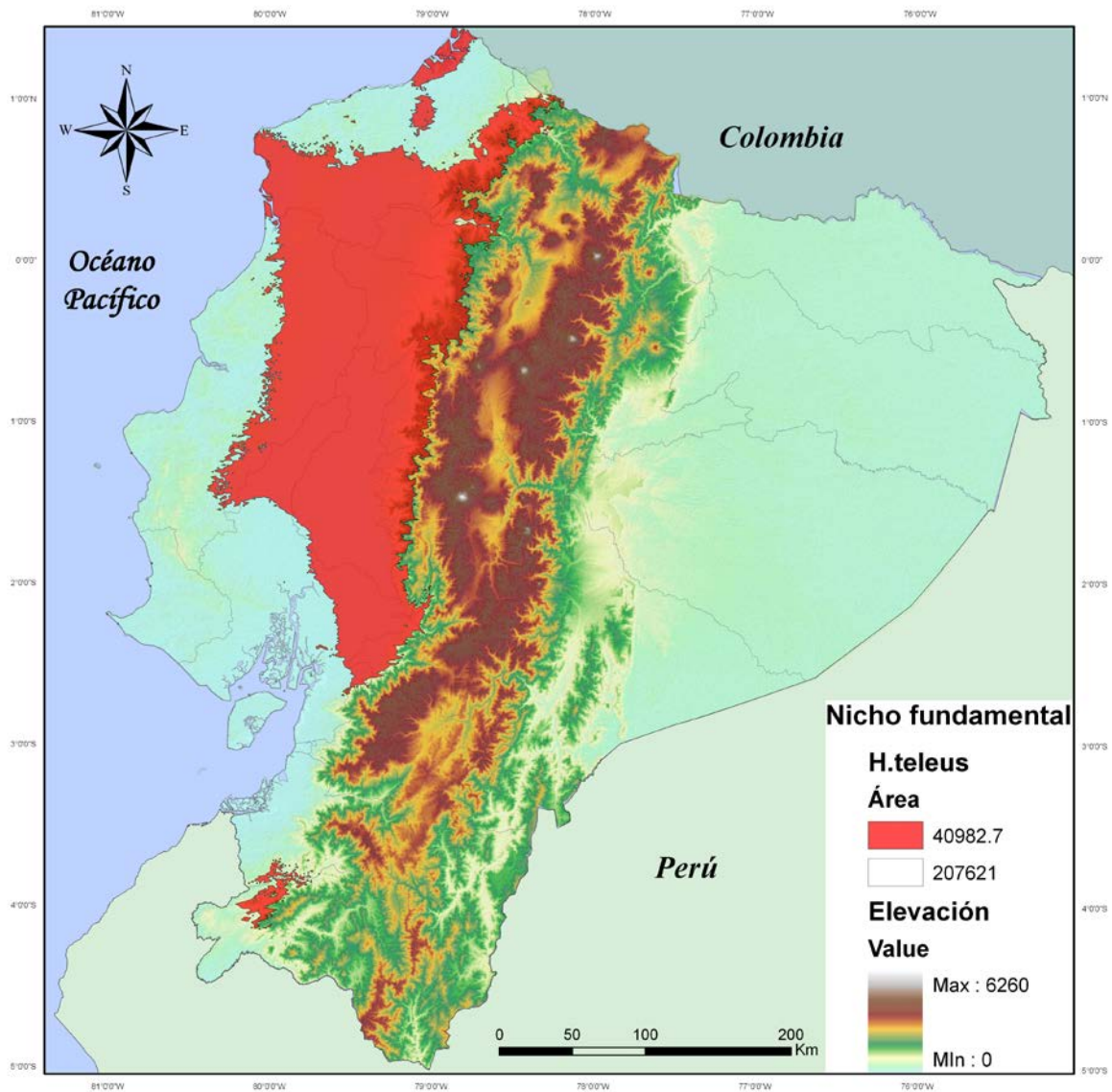
**Figura 23. Nicho fundamental de *H. australis*:** Se calculó el umbral logístico (igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad y máximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad) el cual delimita la ausencia ( $0 - 0,334$ ) con un área de  $233\,600\text{ km}^2$  de la presencia ( $0,334 - 1$ ) con un área de  $15\,002\text{ km}^2$ .



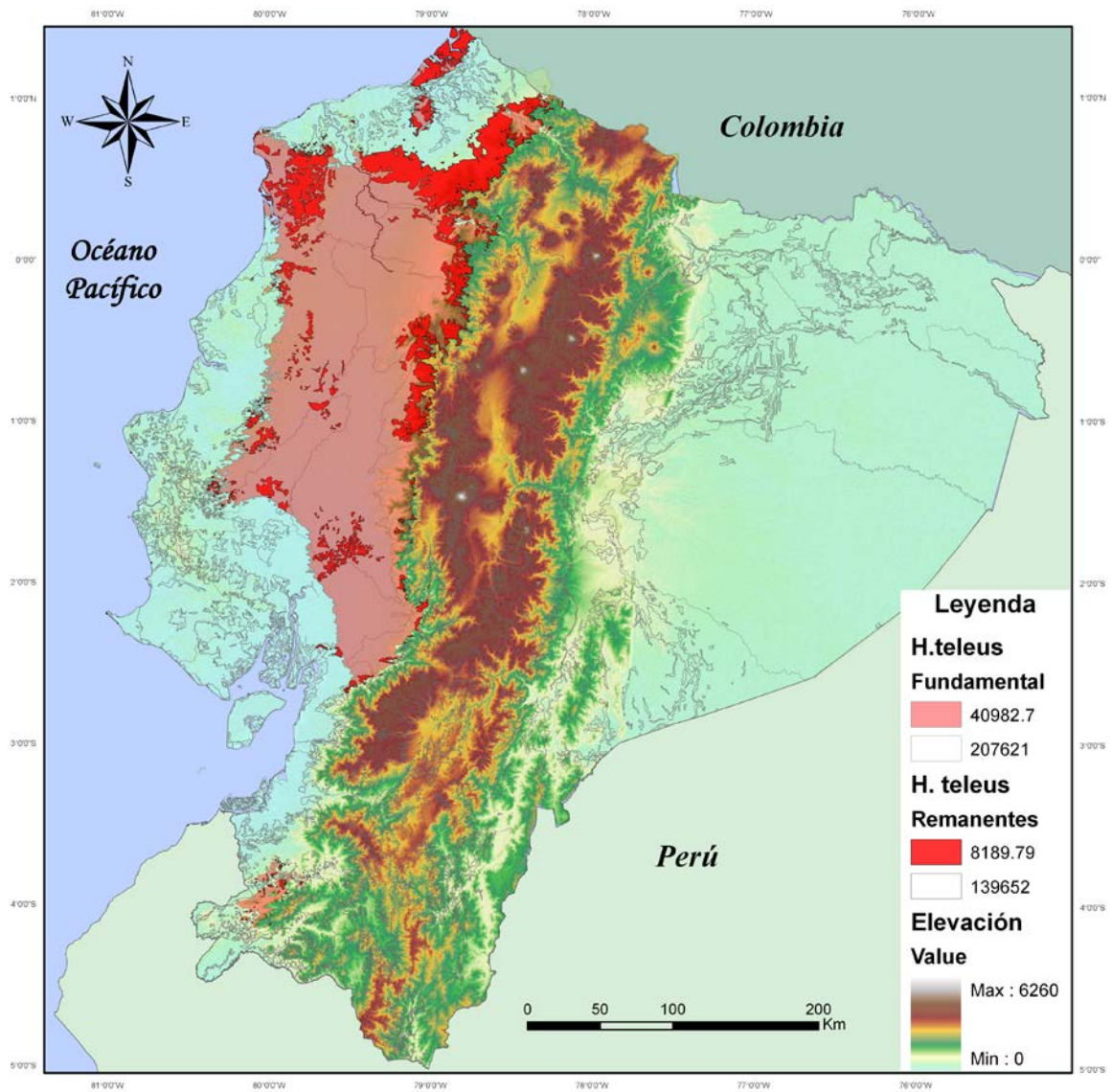
**Figura 24. Figura 25. Mapa del nicho fundamental y remanentes de vegetación:** Posible distribución actual de *Heteromys australis* basada en los remanentes de vegetación del nicho fundamental con un área 8 063 km<sup>2</sup>.



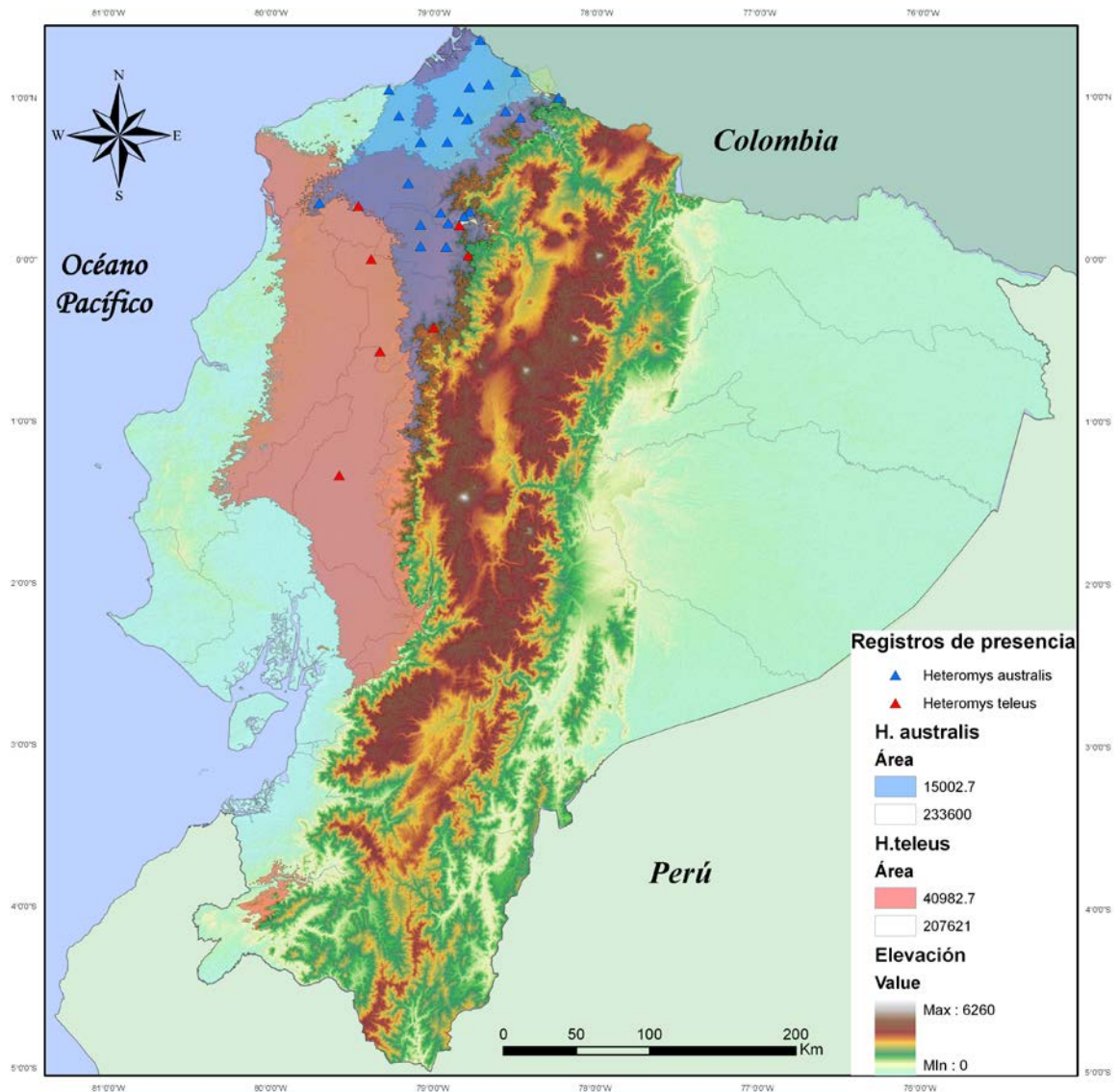
**Figura 25. Modelo final de *Heteromys teleus*:** Los registros de presencia utilizados para el modelo final (puntos blancos) y donde los colores cálidos muestran las condiciones más favorables para esta especie, mientras que, los colores fríos representan las condiciones más desfavorables para la especie, que resultan ser los puntos de prueba del Maxent.



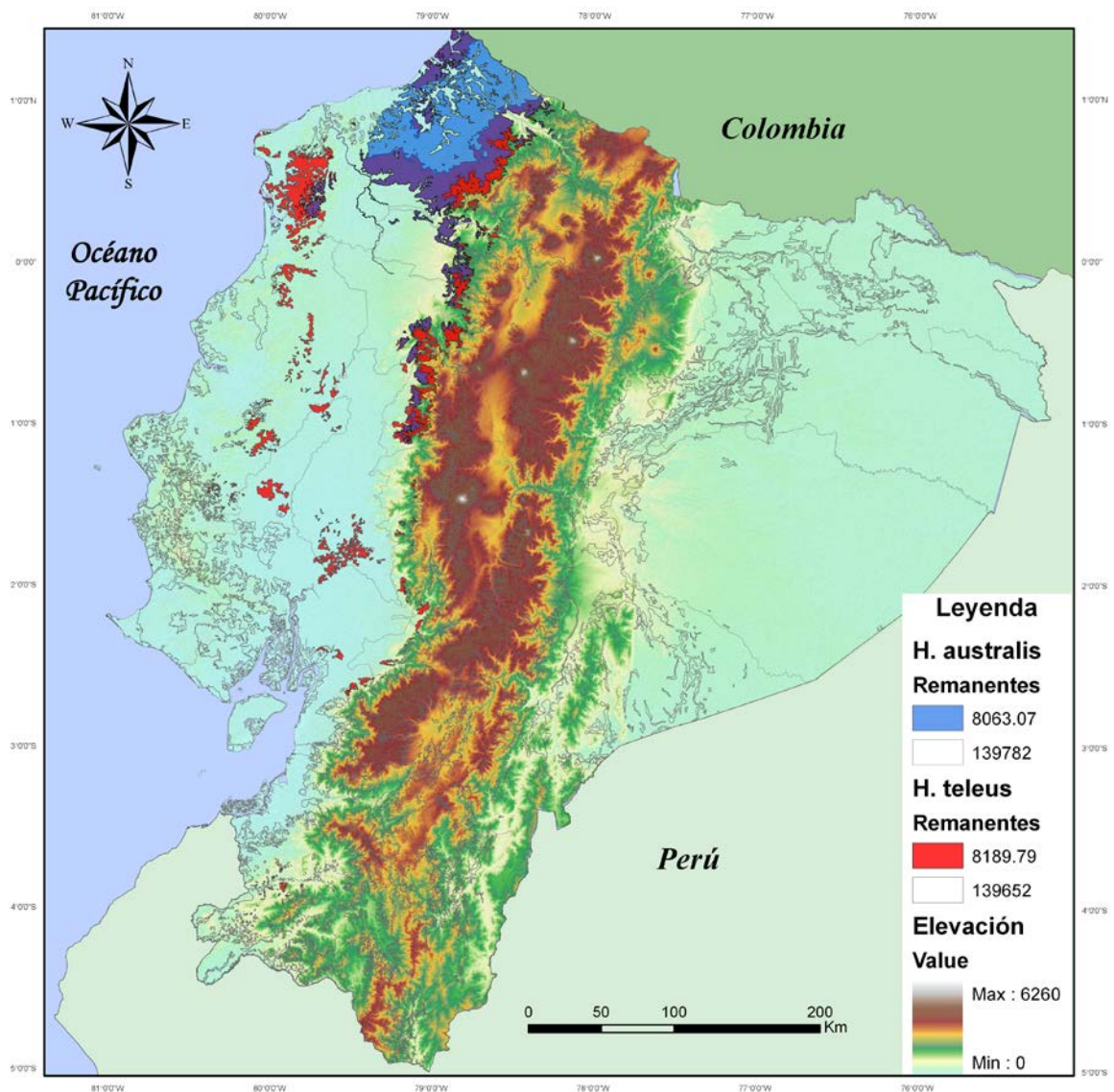
**Figura 26. Nicho fundamental de *H. teleus*:** Se calculó el umbral logístico (igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad y máximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad) el cual delimita la ausencia (0 – 0,346) con un área de 207 621 km<sup>2</sup> de la presencia (0,346 – 1) con un área de 40 982 km<sup>2</sup>.



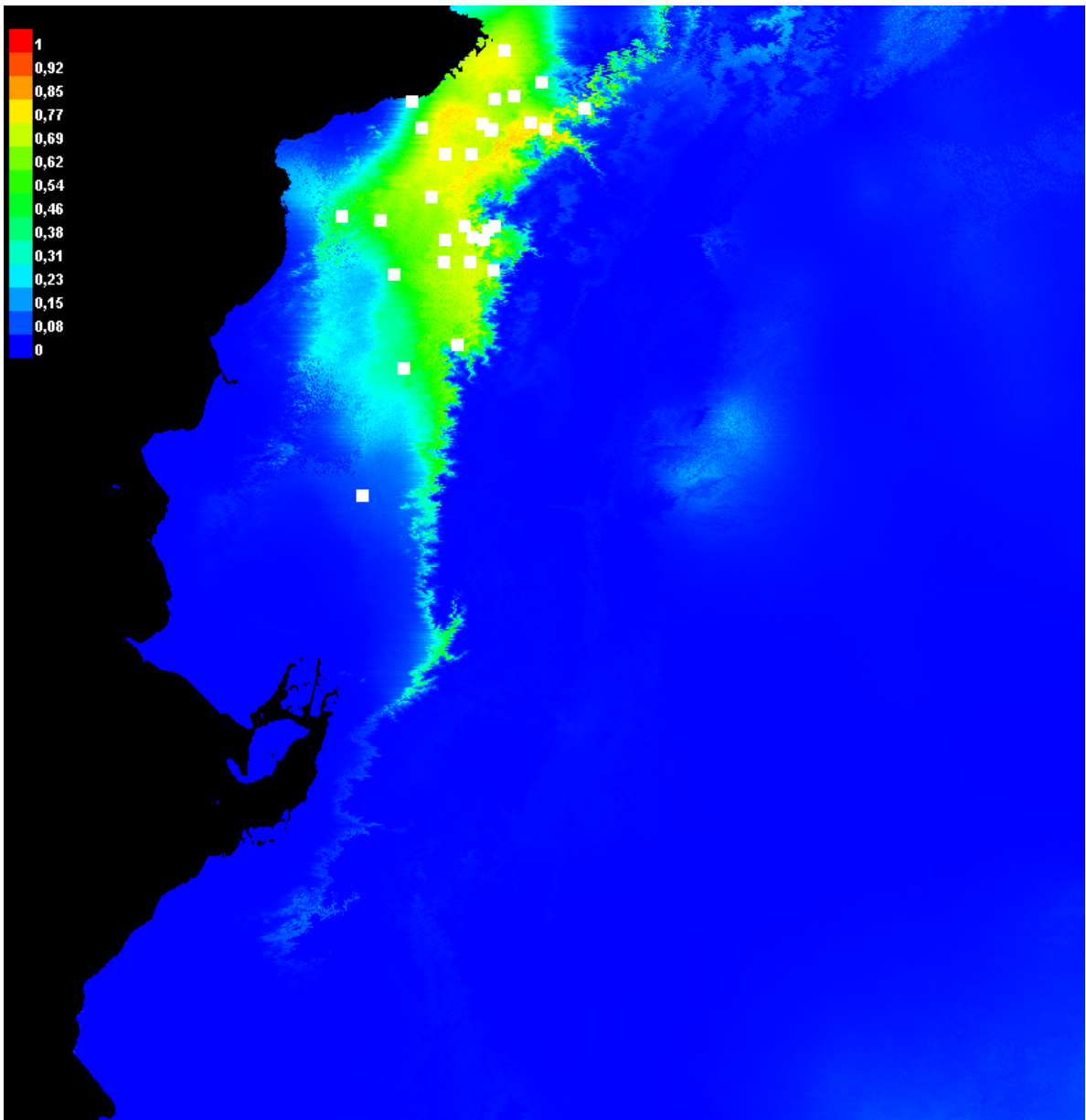
**Figura 27. Mapa del nicho fundamental y remanentes de vegetación:** Posible distribución actual de *Heteromys teleus* basada en los remanentes de vegetación del nicho fundamental con un área de 8 189 km<sup>2</sup>.



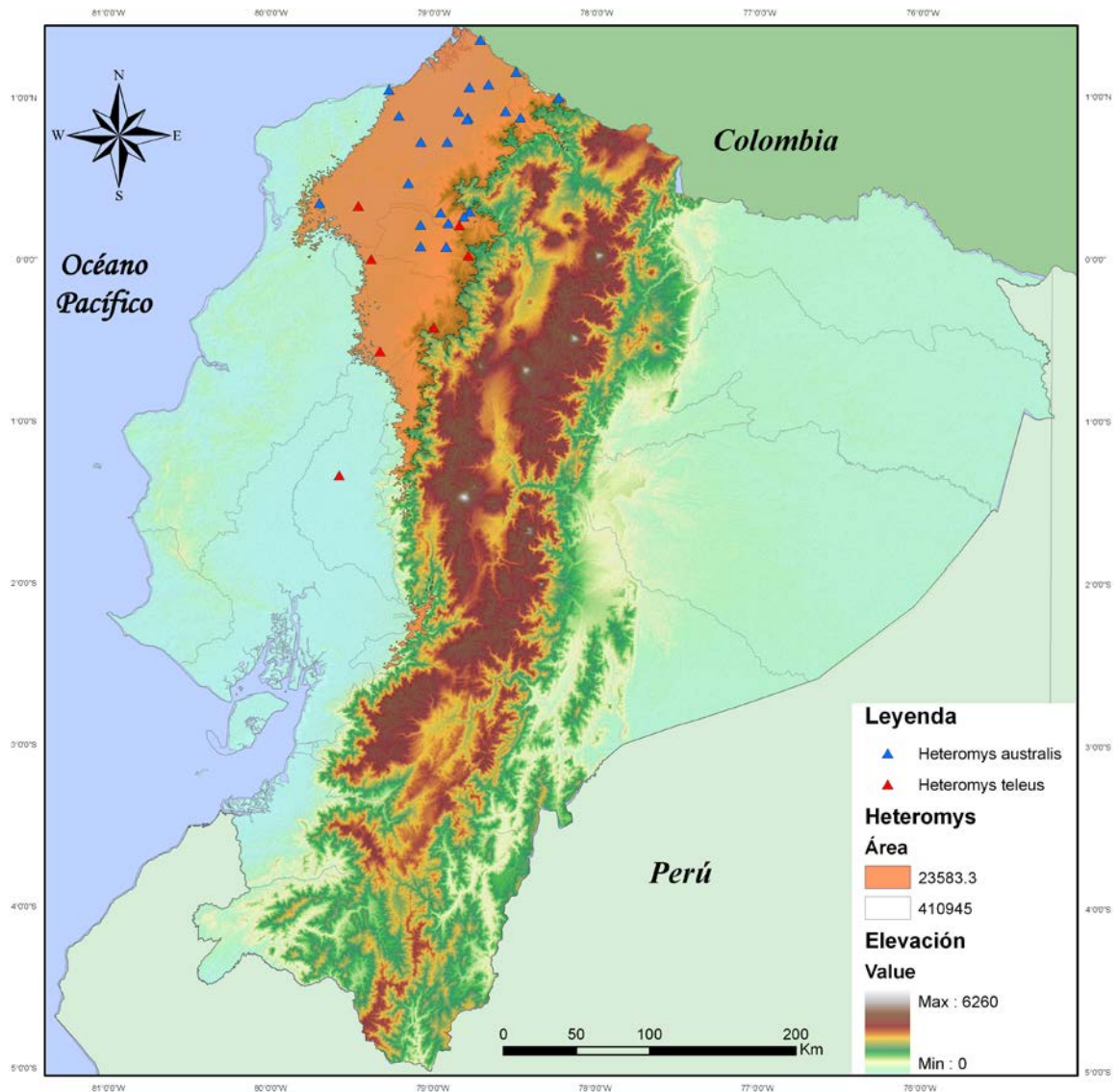
**Figura 28. Mapa del nicho fundamental de *H. australis* y *H. teleus*:** Distribución conjunta de *H. australis* y *H. teleus*, con los puntos utilizados en los modelamientos de ambas especies y donde se observa el solapamiento de la distribución de ambas especies.



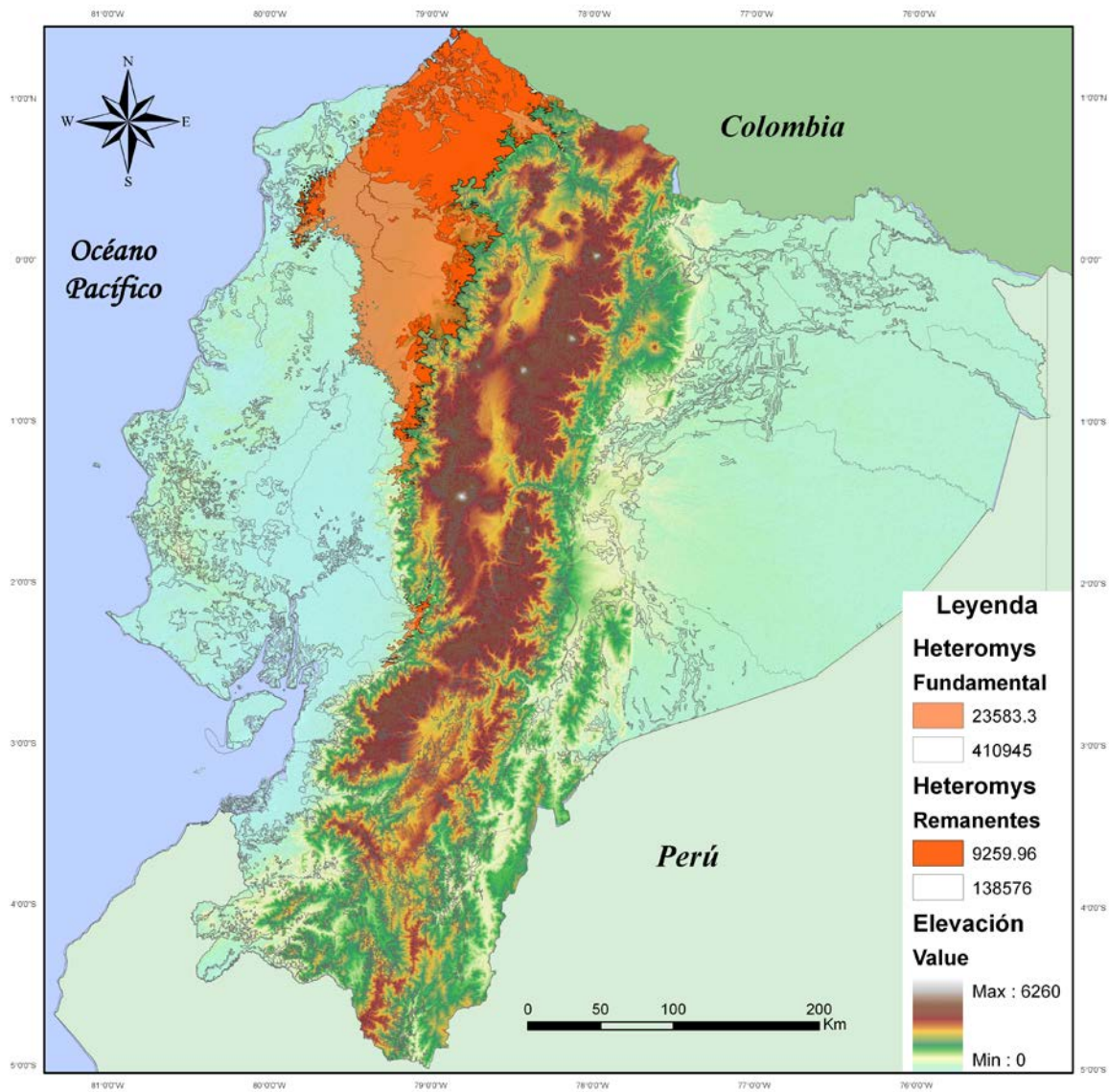
**Figura 29. Mapa conjunto del nicho fundamental y remanentes de vegetación para *H. australis* y *H. teleus*:** Posible distribución de ambas especies basado en los remanentes de vegetación: 8 063 km<sup>2</sup> para *H. australis* y 8 189km<sup>2</sup> para *H. teleus*.



**Figura 30. Modelo final de *Heteromys*(como una sola especie):** Los registros de presencia utilizados para el modelo final (puntos blancos) y donde los colores cálidos muestran las condiciones más favorables para esta especie, mientras que, los colores fríos representa las condiciones más desfavorables para la especie, que resultan ser los puntos de prueba del Maxent.



**Figura 31. Nicho fundamental de *Heteromys* (como una sola especie) y registros de presencia:** Se calculo del umbral logístico (igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad y maximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad) el cual delimita la ausencia (0 – 0,313) con un área de 410 945 km<sup>2</sup> de la presencia (0,313 – 1) con un área de 23 583 km<sup>2</sup>.



**Figura 32. Mapa del nicho fundamental y remanentes de vegetación:** Posible distribución actual de *Heteromys* (como una especie) basada en los remanentes de vegetación del nicho fundamental con un área de 9 259 km<sup>2</sup>.

**11.TABLAS**

**Tabla 1.** Individuos de *Heteromys* en Ecuador usados para los modelamientos:

Entidad	Id	Especies	País	Provincia	Localidad	Y	X	Alt. msnm
Art.	<b>4</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	El zapote	0.916666	-78.850000	190
Art.	<b>7</b>	<i>H. australis</i>	EC	Pichincha	Salcedo Lindo	0.216666	-79.083330	450
Art.	<b>6</b>	<i>H. australis</i>	EC	Imbabura	Los cedros	0.300000	-78.783333	1400
Art.	<b>5</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Dos kilometros al sur de las cordenadas	0.900000	-78.550000	700
Art.	<b>3</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas		0.933333	-78.533333	750
Art.	<b>2</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	San Javier de Cachavi	1.066666	-78.783333	18-37
Art.	<b>1</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Parroquia Santa Rita - bulim = PULUN	1.083333	-78.666660	49
Art.	<b>10</b>	<i>H. teleus</i>	EC	Los Rios	Rio Palenque science center	-0.566666	-79.333330	220
EPN	<b>9610</b>	<i>H. australis</i>	EC	Pichincha	Bosque protector Milpe - Pachijal	0.081389	-78.926111	850
EPN	<b>11716</b>	<i>H. australis</i>	EC	Imbabura	Cielo Verde	0.226149	-78.914076	540
EPN	<b>11738</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	San Miguel, Rio Cayapas	0.729722	-78.918889	
EPN	<b>5750</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	4km al S de Luis Vargas Torres	0.878333	-78.792222	100
EPN	<b>5752</b>	<i>H. australis</i>	EC	Carchi	El Pailon	1.033333	-78.250000	1400
EPN	<b>5754</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Mataje	1.358333	-78.716667	50
EPN	<b>7477</b>	<i>H. australis</i>	EC	Imbabura	Madriacus, Los Cedros	0.266667	-78.816667	900-1400
EPN	<b>6512</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Had. La Granada, Alto Tambo			
EPN	<b>6512</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Km 3 Via Lita	0.880000	-78.470000	600
EPN	<b>3198</b>	<i>H. australis</i>	EC	Carchi	El pailon	1.001944	-78.236389	1090
EPN	<b>5753</b>	<i>H. teleus</i>	EC	Los Rios	Est. Biol. Pedro F. Davila	-1.333333	-79.583333	50

**Tabla 1.** Individuos de *Heteromys* en Ecuador usados para los modelamientos (continuación...):

Entidad	Id	Especies	País	Provincia	Localidad	Y	X	Alt. msnm
EPN	<b>5747</b>	<i>H. teleus</i>	EC	Esmeraldas	Rosa Zarate	0.333333	-79.466667	100
MECN	<b>1611</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	La Maironga, Sector ENSOA	0.890830	-79.217220	80
MECN	<b>2756</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Playa de oro	0.866667	-78.800000	190
MECN	<b>2864</b>	<i>H. australis</i>	EC	Carchi	Parroquia Tobar Donoso via Lita	1.162247	-78.495890	305
MECN	<b>2941</b>	<i>H. australis</i>	EC	Carchi	Parroquia Tobar Donoso via Awa	1.170830	-78.502151	104
MECN	<b>2628</b>	<i>H. teleus</i>	EC	Pichincha	Las Tolas, Cascadas Centauro, Pacto	0.026217	-78.791616	1220
MECN	<b>2661</b>	<i>H. teleus</i>	EC	Pichincha	Bosque protector Chalpi - Pacto	0.212497	-78.845600	856
PUCE	<b>10484</b>	<i>H. australis</i>	EC	Imbabura	Santa Rosa	0.292500	-78.960556	440
PUCE	<b>10640</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Cristobal Colon	0.474620	-79.158380	155
PUCE	<b>9784</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Capuli	0.730260	-79.081670	
PUCE	<b>840</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Alto Tambo	0.919940	-78.561100	830
PUCE	<b>932</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	La Mayronga, Reserva Lagarto	1.050000	-79.277778	
PUCE	<b>1788</b>	<i>H. teleus</i>	EC	Cotopaxi	Reserva Otonga	-0.418897	-79.003903	1900
PUCE	<b>905</b>	<i>H. teleus</i>	EC		Bosque protector La Perla	0.004167	-79.386670	220
UWZM	<b>S.312</b>	<i>H. australis</i>	EC	Pichincha	Cooperativa Salcedo Lindo	0.083333	-79.083333	
R. Walsh	<b>91</b>	<i>H. australis</i>	EC	Esmeraldas	Bilsa	0.352409	-79.701414	537

**Tabla 2.** Variables BioClim (fuente: WorldClim, *Hijmans et al.*, 2005).

<b>Variable</b>	<b>Descripción</b>
BIO 1 =	Temperatura media anual
BIO 2 =	Rango de temperatura medio mensual (Temp. Max - Temp. Min.)
BIO 3 =	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)
BIO 4 =	Estacionalidad de la temperatura (Desviación estándar *100)
BIO 5 =	Máxima temperatura del mes más cálido
BIO 6 =	Mínima temperatura del mes más frío
BIO 7 =	Rango Anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO 8 =	Temperatura media del cuarto más húmedo
BIO 9 =	Temperatura media del cuarto más seco
BIO 10 =	Temperatura media del cuarto más cálido
BIO 11 =	Temperatura media del cuarto más frío
BIO 12 =	Precipitación anual
BIO 13 =	Precipitación del mes más húmedo
BIO 14 =	Precipitación del mes más seco
BIO 15 =	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de Variación)
BIO 16 =	Precipitación del cuarto más húmedo
BIO 17 =	Precipitación del cuarto más seco
BIO 18 =	Precipitación del cuarto más cálido
BIO 19 =	Precipitación del cuarto más frío

**Tabla 3. Resultados del análisis de componentes principales.** Porcentaje de aporte de cada componente al análisis.

<b>Explicación de la Variancia total</b>									
<b>Componentes</b>	<b>Auto-valores Iniciales</b>			<b>Sumas de las saturaciones al cuadrado de la extracción</b>			<b>Suma de las saturaciones al cuadrado de la rotación</b>		
	<b>Total</b>	<b>% de</b>	<b>%</b>	<b>Total</b>	<b>% de</b>	<b>%</b>	<b>Total</b>	<b>% de</b>	<b>%</b>
	<b>Variancia</b>	<b>Acumulado</b>	<b>Acumulado</b>	<b>Variancia</b>	<b>Acumulado</b>	<b>Acumulado</b>	<b>Variancia</b>	<b>Acumulado</b>	<b>Acumulado</b>
1	6.643	51.098	51.098	6.643	51.098	51.098	6.430	49.464	49.464
2	1.841	14.161	65.259	1.841	14.161	65.259	2.053	15.795	65.259
3	1.299	9.990	75.249						
4	.886	6.812	82.062						
5	.636	4.889	86.951						
6	.537	4.129	91.080						
7	.340	2.612	93.692						
8	.229	1.765	95.457						
9	.198	1.523	96.979						
10	.183	1.410	98.390						
11	.113	.872	99.262						
12	.074	.570	99.832						
13	.022	.168	100.000						

**Tabla 4. PCA (Matriz de los componentes):**Tabla de la matriz de los componentes, donde se muestra el aporte de cada variable al componente uno y componente dos.

	<b>Componentes</b>	
	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>LP</b>	.522	-.480
<b>ONL</b>	.888	.269
<b>ZB</b>	.878	.122
<b>RL</b>	.842	.309
<b>NL</b>	.841	.075
<b>IOC</b>	.800	-.145
<b>SB</b>	.856	.090
<b>MTR</b>	.617	-.447
<b>IW</b>	-.052	.551
<b>IL</b>	.615	-.309
<b>PB</b>	.784	-.054
<b>SD</b>	.803	.185
<b>DLMI</b>	.009	.869

**Tabla 5. DFA (Estructura de la Matriz):** La tabla de la estructura de la matriz muestra de qué variables está determinada cada función y qué variables se correlacionan más con cada función.

	<b>Función</b>	
	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>IOC</b>	-.404*	-.172
<b>ZB</b>	-.391*	.296
<b>MTR</b>	-.389*	.169
<b>LP</b>	-.343*	.134
<b>IW</b>	.341*	-.179
<b>SB</b>	-.323*	.062
<b>IL</b>	-.253*	-.079
<b>SD</b>	-.210*	.089
<b>RL</b>	-.165	.371*
<b>ONL</b>	-.196	.362*
<b>PB</b>	-.266	-.333*
<b>DLMI</b>	.276	.323*
<b>NL</b>	-.276	.303*

**Tabla 6. DFA (Lambda de Wilks):**Tabla que muestra los resultados optenidos en la prueba Lambda de Wilks y su significación, la cual da la validez del análisis.

<b>Prueba de Función (s)</b>	<b>Lambda de Wilks</b>	<b>Chi- cuadrado</b>	<b>df</b>	<b>Sig.</b>
<b>1 a través de 2</b>	.208	43.922	26	.015
<b>2</b>	.744	8.272	12	.764

**Tabla 7. DFA (Clasificación de los resultados):** Resultados de la clasificación de los diferentes registros dentro de cada especie (Spp\_reclas). *Heteromys australis* (1.00), *Heteromys teleus* (2.00) y *Heteromys* sp. (3.00).

<b>Predicción de la pertenencia a grupos</b>						
		<b>Spp_reclas</b>	<b>1.00</b>	<b>2.00</b>	<b>3.00</b>	<b>Total</b>
Original	Count	1.00	29	0	1	30
		2.00	0	4	0	4
		3.00	0	0	3	3
%		1.00	96.7	.0	3.3	100.0
		2.00	.0	100.0	.0	100.0
		3.00	.0	.0	100.0	100.0

**Un 97,3% de los casos originales clasificados correctamente.**

**Tabla 8.** Tabla de referencias de los modelos de evaluación y sus resultados.

<b>Especie</b>	<b>Número de registros</b>	<b>Número de repeticiones de evaluación</b>	<b>Porcentaje de puntos para evaluación</b>	<b>Porcentaje de puntos para entrenamiento</b>	<b>AUC promedio</b>	<b>Desviación estándar</b>
<i>Heteromys australis</i>	23	4	30	70	0.977	0.010
<i>Heteromys teleus</i>	7	7	15	85	0.950	0.048
<i>Heteromys</i> (una sola especie)	30	4	30	70	0.958	0.015

**Tabla 9.** Contribución en porcentaje de las variables climáticas para el modelo de evaluación de *H. australis*.

<b>Variables</b>	<b>Porcentaje de Distribución</b>	<b>Importancia de la Permutación</b>
<b>BIO18</b>	31.3	5.6
<b>BIO15</b>	23.4	7.1
<b>BIO7</b>	16.5	34.2
<b>BIO17</b>	10.8	3.2
<b>BIO19</b>	7.9	9.2
<b>BIO14</b>	2.7	15.7
<b>BIO16</b>	2.5	0.9
<b>BIO10</b>	2	4.8
<b>BIO2</b>	0.9	2
<b>BIO8</b>	0.8	2.9
<b>BIO11</b>	0.7	0.3
<b>BIO4</b>	0.3	13.9
<b>BIO3</b>	0.2	0.3
<b>BIO13</b>	0	0
<b>BIO9</b>	0	0
<b>BIO6</b>	0	0
<b>BIO5</b>	0	0
<b>BIO12</b>	0	0
<b>BIO1</b>	0	0

**Tabla 10.** Contribución en porcentaje de las variables climáticas para el modelo de evaluación de *H. teleus*.

<b>Variables</b>	<b>Porcentaje de Distribución</b>	<b>Importancia de la Permutación</b>
<b>BIO18</b>	64.6	16.9
<b>BIO14</b>	31.6	72.2
<b>BIO12</b>	1.7	6.6
<b>BIO7</b>	1.3	0
<b>BIO13</b>	0.5	3.7
<b>BIO4</b>	0.3	0
<b>BIO15</b>	0.1	0.5
<b>BIO5</b>	0	0
<b>BIO9</b>	0	0
<b>BIO8</b>	0	0
<b>BIO6</b>	0	0
<b>BIO3</b>	0	0
<b>BIO2</b>	0	0
<b>BIO19</b>	0	0
<b>BIO17</b>	0	0
<b>BIO16</b>	0	0
<b>BIO11</b>	0	0
<b>BIO10</b>	0	0
<b>BIO1</b>	0	0

**Tabla 11.** Contribución en porcentaje de las variables climáticas para el modelo de evaluación de *Heteromys australis* y *Heteromys teleus* (como una especie).

<b>Variable</b>	<b>Porcentaje de la distribución</b>	<b>Importancia de la permutación</b>
<b>BIO18</b>	44.4	49.4
<b>BIO15</b>	29.7	12.2
<b>BIO19</b>	9.2	8.7
<b>BIO17</b>	5.6	13.1
<b>BIO14</b>	4.5	5.3
<b>BIO7</b>	3	3.2
<b>BIO8</b>	1	1.8
<b>BIO2</b>	1	3
<b>BIO16</b>	0.6	0
<b>BIO9</b>	0.4	1.8
<b>BIO3</b>	0.3	1.2
<b>BIO4</b>	0.3	0.2
<b>BIO13</b>	0	0
<b>BIO12</b>	0	0.1
<b>BIO10</b>	0	0
<b>BIO6</b>	0	0
<b>BIO1</b>	0	0
<b>BIO11</b>	0	0
<b>BIO5</b>	0	0

**Tabla 12.** Umbrales acumulativos y logarítmicos con su respectiva descripción de los modelos desarrollados en los dos escenarios.

<b>Especies</b>	<b>Umbrales acumulados</b>	<b>Umbrales logístico</b>	<b>Descripción</b>
<i>H. australis</i>	19.475	0.334	Igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad
<i>H. australis</i>	19.475	0.334	Maximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad
<i>H. teleus</i>	28.800	0.346	Igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad
<i>H. teleus</i>	28.800	0.346	Maximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad
<i>Heteromys</i> (1sp)	18.835	0.313	Igual entrenamiento en especificidad y sensibilidad
<i>Heteromys</i> (1sp)	18.835	0.313	Maximo entrenamiento en sensibilidad más especificidad

**12.ANEXOS**

**Anexo 1. Tabla de referencias, medidas del cuerpo y morfometría craneal los individuos del Museo QCAZ – PUCE, MEPN y MECN.LT** (largo total), CC (cabeza cuerpo), LC (largo de la cola), LP (largo de la pata), O (oreja), P (peso), ONL (longitud occipitonasal), ZB (amplitud zigomática), RL (longitud rostral), NL(longitud nasal), IOC (constricción interorbital mínima), SB (Amplitud escamosal), MTR (Longitud de la hilera de dientes maxilar), IW (ancho interparietal), IL (Longitud interparietal), PB (amplitud parietal), SD (profundidad del cráneo) y DLMI (distancia entre la línea media del cráneo y el interparietal).

Referencias		Morfometría del cuerpo						Morfometría craneal											
QCAZ	Especies	LT	CC	LC	LP	O	P	ONL	ZB	RL	NL	IOC	SB	MTR	IW	IL	PB	SD	DLMI
10640	<i>H. australis</i>	195	99	96	30.8	13.9	35	29.81	15.06	13.12	12.41	8.41	13.71	4.97	8.74	3.98	12.45	9.64	5.6
10641	<i>H. australis</i>	241	114	127	31.2	13.4	50	32.72	15.31	14.28	13.49	8.4	14.36	5.46	9.24	4.33	12.75	10.5	6.05
10642	<i>H. australis</i>	241	124	117	29.4	15.4	53	35.22	16.61	15.36	14.56	8.84	14.97	5.54	9.54	4.97	13.6	10.73	5.96
10643	<i>H. australis</i>	221	113	108	29	14	36	31.05	15.09	13.22	11.92	8.29	14.1	5.13	9.5	4.02	12.63	10.1	6.53
10644	<i>H. australis</i>	270	137	133	33.8	14.3	62	35.52	16.96	15.5	13.66	9.2	15.35	5.65	11.02	5	13.15	10.99	6.85
10645	<i>H. australis</i>	213	108	104	31.4	14.2	31	29.37	14.47	12.72	11.46	8.17	13.78	5.18	9.86	3.93	12.63	9.77	5.83
10484	<i>H. australis</i>	91	23	68	35	16	73	35.65	16.1	15.37	14.25	8.9	14.86	5.49	9.45	5.05	13.2	10.4	6.4
10483	<i>H. australis</i>	253	115	138	35	16	55	33.25	15.3	14.64	13.01	7.96	14.43	5.19	9.28	4.33	13.06	10.27	-
10482	<i>H. australis</i>	265	121	144	35	15	50	35.33	16.16	15.52	14.24	8.96	14.58	5.23	9.11	5.13	13.25	10.6	6.26
9784	<i>H. australis</i>							33.38	15.85	13.89	12.88	8.35	14.65	5.05	9.37	4.67	13.28	10.73	6.06
ND	<i>H. australis</i>							32.51	15.25	13.63	12.58	7.63	13.84	4.78	9.59	5.27	13.13	10.93	6.84
1788	<i>H. teleus</i>							37.24	17.79	16.27	16.24	9.53	15.84	6.05	8.37	5.14	14.47	11.63	5.89
840	<i>H. australis</i>											8.42	12.71	4.92	9.36	4.23	12.66	10.23	5.97

**Anexo 1. Tabla de referencias, medidas del cuerpo y morfometría craneal los individuos del Museo QCAZ – PUCE, MEPN y MECN.**

(continuación.....)

Referencias		Morfometría del cuerpo						Morfometría craneal											
EPN	Especies	LT	CC	LC	LP	O	P	ONL	ZB	RL	NL	IOC	SB	MTR	IW	IL	PB	SD	DLMI
5753	<i>H. teleus</i>	250	121	129	30	17	88	36	17.9	16.1	15.8	9.31	15.3	5.68	9.67	5.3	14	11.4	6
5750	<i>H. australis</i>	238	118	120	31	13	55	34.1	15.8	14.8	12.6	8.28	14.3	4.93	10.06	5.6	13	11.1	6.14
5754	<i>H. australis</i>	245	115	130	30	16	52	33.8	15.8	14.9	13.3	8.09	13.9	4.78	8.67	5.1	13	10.8	6.1
5748	<i>H. australis</i>	240	119	121	30	13	50	32.8	15.3	13.8	12.6	7.88	13.5	5.24	10.01	4.1	13	10.5	6.35
5749	<i>H. australis</i>	185	120	65	31	16	85	36.2	17.7	15.4	14.9	8.66	15.6	5.28	9.87	5.6	13	10.9	6.62
5752	<i>H. australis</i>	235	110	125	29	13	45	32.1	15.3	13.7	12.1	8.56	14.2	5.02	10.37	5.1	13	10.3	5.57
5751	<i>H. australis</i>	260	120	140	33	14	58	34.6	16.3	16	14	9.47	15	5.21	10.01	4.7	13	10.9	6.56
5747	<i>H. teleus</i>	286	134	152	37	17													
3226	<i>H. australis</i>							30.9	14.4	13.2	13.3	8.23	13.5	4.86	9.26	5.3	13	10.5	5.21
9611	<i>H. australis</i>	275	118	157	33	15	65	34.4	16.3	14.6	13.3	8.86	14.6	5.68	9.8	5.7	14	11.5	5.28
9618	<i>H. australis</i>	245	114	131	35	67	65	34.3	15.1	15.3	14.6	8.89	15.1	5.17	9.91	5.1	14	10.9	5.42
9756	<i>H. australis</i>	256	121	135	32	15		36.7	17.3	16.2	16.4	9.45	15.5	6.3	9.7	5.4	14	11.4	5.87
9617	<i>H. australis</i>	210	90	120	34	14	42	30.2	15.1	12.8	12.3	8.2	13.4	5.43	9.29	5.3	13	10.3	5.1
9610	<i>H. australis</i>	263	119	144	33	15	66	34.2	15.8	14.9	13.9	9.19	14.4	5.48	10.6	5.5	13	11.2	5.76
3198	<i>H. australis</i>	260	122	138	32	17	55	34.4	16.2	15	14	9.46	14.7	5.53	10.56	4.7	14	11.2	5.86
6509	<i>H. australis</i>	240	114	126	32	18	50												
6510	<i>H. australis</i>	235	105	130	28	15	53												
6512	<i>H. australis</i>	257	127	130	33	14	50	34.4	16.3	15.4	14.5	9.17	15	5.74	10.17	4.3	13	11.3	6.28

**Anexo 1. Tabla de referencias, medidas del cuerpo y morfometría craneal los individuos del Museo QCAZ – PUCE, MEPN y MECN.**

(continuación.....)

Referencias		Morfometría del cuerpo						Morfometría craneal											
MECN	Especies	LT	CC	LC	LP	O	P	ONL	ZB	RL	NL	IOC	SB	MTR	IW	IL	PB	SD	DLMI
<b>7477</b>	<i>H. australis</i>	217	96	121	31	14													
<b>11716</b>	<i>H. australis</i>	260	121	139	31	16	74	34.9	15.8	15.3	13.6	8.39	14.9	5	8.83	4.5	13	10.7	5.85
<b>11717</b>	<i>H. australis</i>	249	119	130	29	15	62	34.7	15.6	15.9	14.4	7.87	14.5	5.24	8.62	4.7	13	10.4	5.57
<b>1611</b>	<i>H. australis</i>	237	113	124	32	16	58	35.91	16.38	15.97	14.76	8.7	15.12	4.9	10.47	4.32	13.4	11.5	6.69
<b>1630</b>	<i>H. australis</i>	265	133	132	34	16	68	35.93	16.46	15.73	14.17	8.84	14.66	5.41				11	
<b>1645</b>	<i>H. australis</i>	250	120	130	34	17	64	35.94	16.53	16.25	15.18	8.65	15.11	5.2	9.22	4.89	13	10.7	5.85
<b>2436</b>	<i>H. australis</i>	283	134	149	33	15	71												
<b>2557</b>	<i>H. sp.</i>	274	131	143	33	16		33.32	16.96	14.15	13.55	9.22	15.18	5.5	9.81	5.48	13.8	11.2	5.05
<b>2558</b>	<i>H. sp.</i>	292	132	160	36	17		34.54	16.3	15.31	14.12	9.57	15.34	5.5	8.75	5.4	13.8	11.3	5.55
<b>2559</b>	<i>H. sp.</i>	263	113	150	33	18		35.3	16.65	15.43	15.02	9.38	14.79	5.94	8.92	5.35	13.7	10.7	5.47
<b>2628</b>	<i>H. teleus</i>							35.15	16.75	15.24	14.05	9.3	15.12	5.89	8.32	5.3	13.5	11.1	5.45
<b>2661</b>	<i>H. teleus</i>							36.11	16.64	15.73	14.83	9.2	15.17	5.94	8.2	5.09	13.5	11.2	5.4
<b>2641</b>	<i>H. teleus</i>							37.95	17.99	16.89	16.28	9.3	15.5	5.82	8.87	5.77	13.4	11.2	5.77
<b>2756</b>	<i>H. australis</i>							33.34	15.1	14.65	13.3	8.91	14.4	5.05	8.71	4.2	12.9	11	6.6
<b>2794</b>	<i>H. sp.</i>	281	187	94	28	15	27												
<b>2864</b>	<i>H. australis</i>	243	124	119	32	16	50	33.18	15.14	14.73	12.96	8.26	14.23	5.26	10.64	4.97	13.4	11.1	5.69
<b>2865</b>	<i>H. australis</i>	247	118	129	29	12	53	35.4	16.04	15.75	14.74	8.85	14.34	4.75	9.52	4.42	13.5	11.3	6.19
<b>2941</b>	<i>H. australis</i>	210	138	72	34	17	74	36.37	16.41	15.94	14.17	8.65	13.91	5.26	9.83	5.08	13	10.9	5.73
<b>2946</b>	<i>H. australis</i>	238	107	131	29	11	39	34	16	14.8	12.7	8.32	13.83	5.5	10.03	5.33	12.9	10.6	5.52
<b>3270</b>	<i>H. australis</i>	265	121	144	32	14	72	36.08	16.78	15.95	12.1	8.73	14.24	5.3	10.75	5.7	13.8	11.2	6.16

**Anexo 2. Tabla de referencias con medidas utilizadas en los análisis estadísticos PCA y DFA.** LP (largo de la pata), ONL (longitud occipitonasal), ZB (amplitud zigomática), RL (longitud rostral), NL(longitud nasal), IOC (constricción interorbital mínima), SB (Amplitud escamosal), MTR (Longitud de la hilera de dientes maxilar), IW (ancho interparietal), IL (Longitud interparietal), PB (amplitud parietal), SD (profundidad del cráneo) y DLMI (distancia entre la línea media del cráneo y el interparietal).

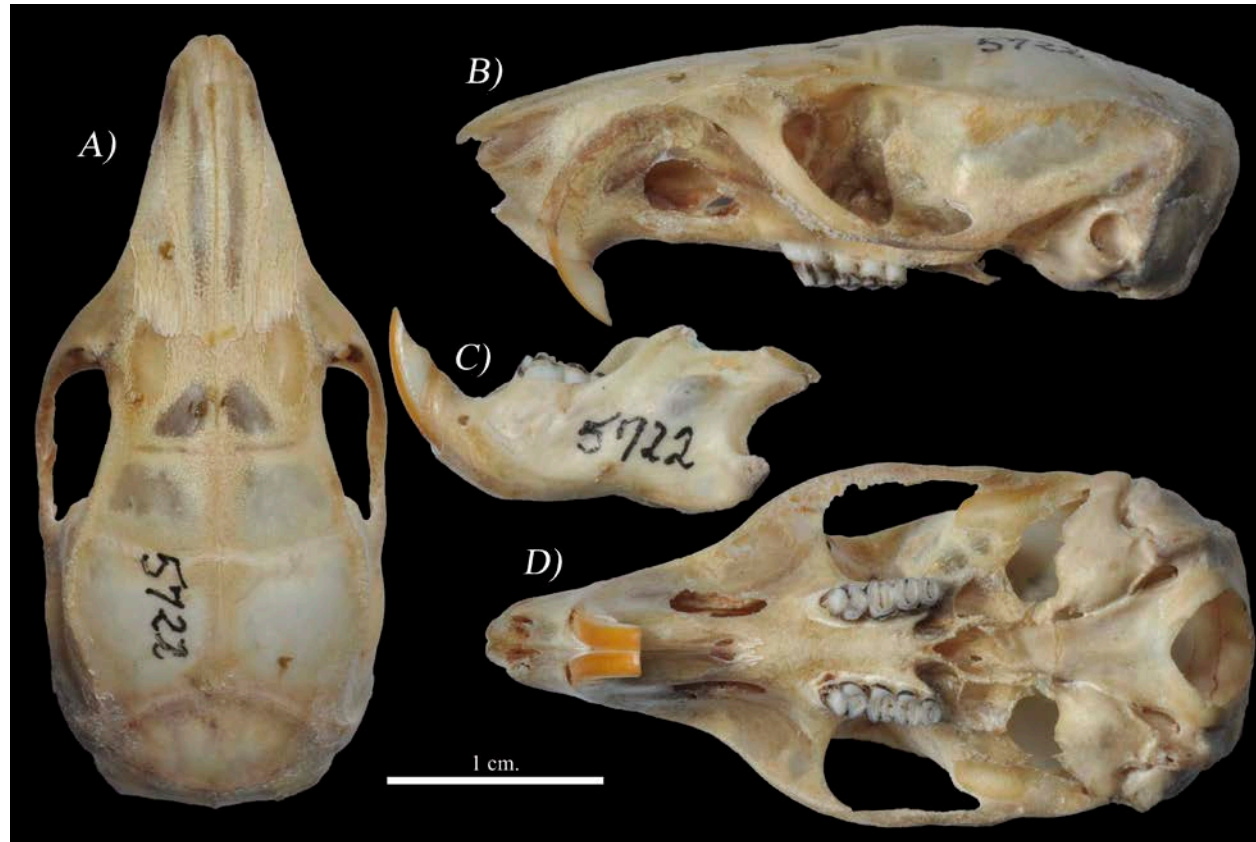
Entidad	Sc	Especies	LP	ONL	ZB	RL	NL	IOC	SB	MTR	IW	IL	PB	SD	DLMI
Puce	<b>10640</b>	<i>H. australis</i>	30.8	29.81	15.06	13.12	12.41	8.41	13.71	4.97	8.74	3.98	12.45	9.64	5.60
Puce	<b>10641</b>	<i>H. australis</i>	31.2	32.72	15.31	14.28	13.49	8.40	14.36	5.46	9.24	4.33	12.75	10.50	6.05
Puce	<b>10642</b>	<i>H. australis</i>	29.4	35.22	16.61	15.36	14.56	8.84	14.97	5.54	9.54	4.97	13.60	10.73	5.96
Puce	<b>10643</b>	<i>H. australis</i>	29.0	31.05	15.09	13.22	11.92	8.29	14.10	5.13	9.50	4.02	12.63	10.10	6.53
Puce	<b>10644</b>	<i>H. australis</i>	33.8	35.52	16.96	15.50	13.66	9.20	15.35	5.65	11.02	5.00	13.15	10.99	6.85
Puce	<b>10645</b>	<i>H. australis</i>	31.4	29.37	14.47	12.72	11.46	8.17	13.78	5.18	9.86	3.93	12.63	9.77	5.83
Puce	<b>10484</b>	<i>H. australis</i>	35	35.65	16.10	15.37	14.25	8.90	14.86	5.49	9.45	5.05	13.20	10.40	6.40
Puce	<b>10483</b>	<i>H. australis</i>	35	33.25	15.30	14.64	13.01	7.96	14.43	5.19	9.28	4.33	13.06	10.27	
Puce	<b>10482</b>	<i>H. australis</i>	35	35.33	16.16	15.52	14.24	8.96	14.58	5.23	9.11	5.13	13.25	10.60	6.26
Puce	<b>9784</b>	<i>H. australis</i>		33.38	15.85	13.89	12.88	8.35	14.65	5.05	9.37	4.67	13.28	10.73	6.06
Puce	<b>1788</b>	<i>H. teleus</i>		37.24	17.79	16.27	16.24	9.53	15.84	6.05	8.37	5.14	14.47	11.63	5.89
Puce	<b>840</b>	<i>H. australis</i>						8.42	12.71	4.92	9.36	4.23	12.66	10.23	5.97
EPN	<b>5753</b>	<i>H. teleus</i>	30	36	17.85	16.07	15.83	9.31	15.30	5.68	9.67	5.29	13.57	11.37	6.00
EPN	<b>5750</b>	<i>H. australis</i>	31	34.08	15.77	14.81	12.62	8.28	14.30	4.93	10.06	5.60	13.27	11.07	6.14
EPN	<b>5754</b>	<i>H. australis</i>	30	33.78	15.80	14.90	13.33	8.09	13.90	4.78	8.67	5.12	13.05	10.82	6.10
EPN	<b>5748</b>	<i>H. australis</i>	30	32.84	15.28	13.76	12.56	7.88	13.50	5.24	10.01	4.12	13.03	10.47	6.35

**Anexo 2. Tabla de referencias con medidas utilizadas en los análisis estadísticos PCA y DFA. (continuación...)**

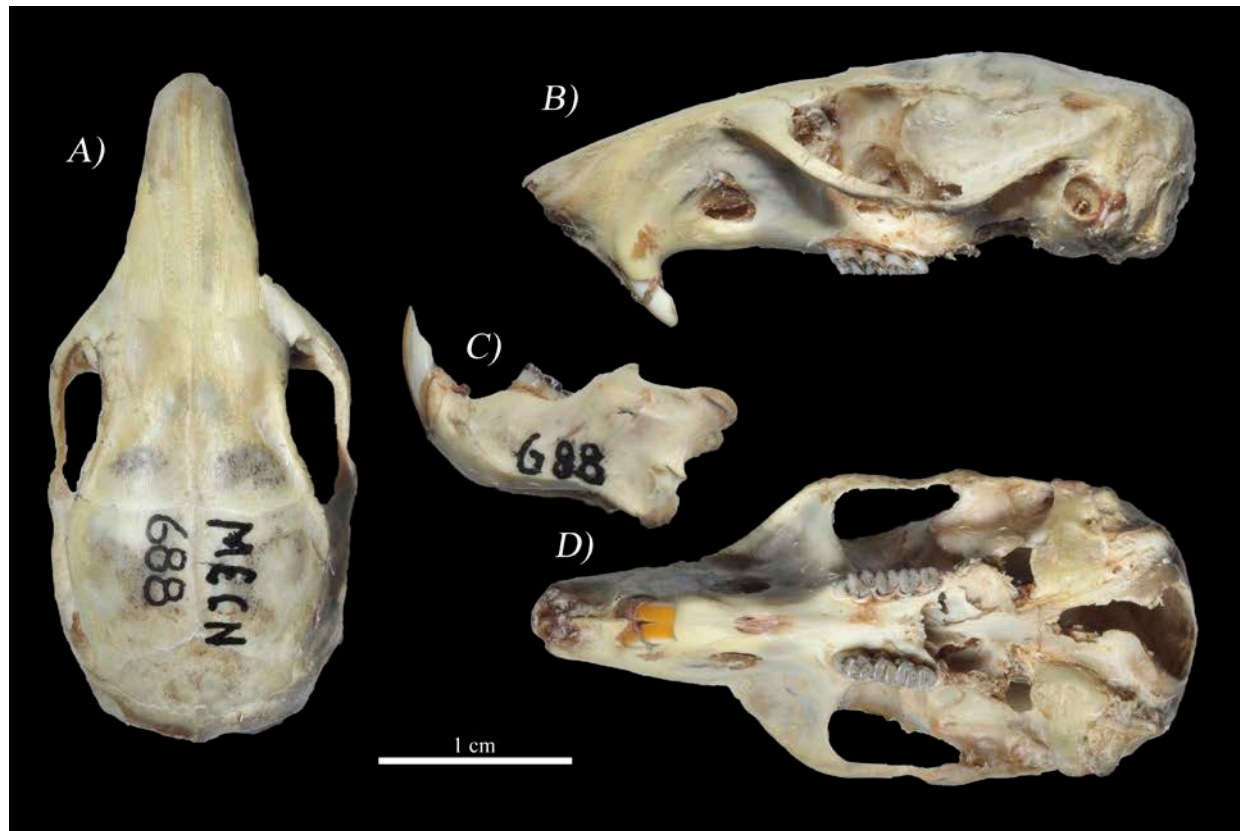
Entidad	Sc	Especies	LP	ONL	ZB	RL	NL	IOC	SB	MTR	IW	IL	PB	SD	DLMI
EPN	<b>5749</b>	<i>H. australis</i>	31	36.24	17.66	15.40	14.93	8.66	15.60	5.28	9.87	5.60	13.38	10.94	6.62
EPN	<b>5752</b>	<i>H. australis</i>	29	32.12	15.31	13.70	12.10	8.56	14.15	5.02	10.37	5.12	13.27	10.32	5.57
EPN	<b>5751</b>	<i>H. australis</i>	33	34.58	16.34	16.04	14.02	9.47	15	5.21	10.01	4.71	13.26	10.85	6.56
EPN	<b>3226</b>	<i>H. australis</i>		30.89	14.36	13.18	13.32	8.23	13.51	4.86	9.26	5.30	13.41	10.49	5.21
EPN	<b>9611</b>	<i>H. australis</i>	33	34.42	16.27	14.62	13.34	8.86	14.63	5.68	9.80	5.65	13.83	11.48	5.28
EPN	<b>9618</b>	<i>H. australis</i>	35	34.25	15.07	15.25	14.58	8.89	15.10	5.17	9.91	5.13	13.58	10.85	5.42
EPN	<b>9756</b>	<i>H. australis</i>	32	36.73	17.26	16.24	16.39	9.45	15.50	6.30	9.70	5.39	14.16	11.44	5.87
EPN	<b>9617</b>	<i>H. australis</i>	34	30.19	15.06	12.77	12.25	8.20	13.37	5.43	9.29	5.33	12.74	10.30	5.10
EPN	<b>9610</b>	<i>H. australis</i>	33	34.23	15.75	14.87	13.89	9.19	14.38	5.48	10.60	5.52	13.43	11.15	5.76
EPN	<b>3198</b>	<i>H. australis</i>	32	34.36	16.16	15.0	14.0	9.46	14.72	5.53	10.56	4.71	13.69	11.15	5.86
EPN	<b>6512</b>	<i>H. australis</i>	33	34.40	16.31	15.39	14.53	9.17	15.0	5.74	10.17	4.28	13.12	11.25	6.28
EPN	<b>11716</b>	<i>H. australis</i>	31	34.92	15.81	15.25	13.60	8.39	14.86	5.00	8.83	4.45	13.40	10.73	5.85
EPN	<b>11717</b>	<i>H. australis</i>	29	34.68	15.64	15.87	14.38	7.87	14.54	5.24	8.62	4.69	13.12	10.44	5.57
MECN	<b>1611</b>	<i>H. australis</i>	32	35.91	16.38	15.97	14.76	8.70	15.12	4.90	10.47	4.32	13.42	11.50	6.69
MECN	<b>1630</b>	<i>H. australis</i>	34	35.93	16.46	15.73	14.17	8.84	14.66	5.41				10.95	
MECN	<b>1645</b>	<i>H. australis</i>	34	35.94	16.53	16.25	15.18	8.65	15.11	5.20	9.22	4.89	13.01	10.67	5.85
MECN	<b>2557</b>	<i>Heteromys sp.</i>	33	33.32	16.96	14.15	13.55	9.22	15.18	5.50	9.81	5.48	13.81	11.17	5.05
MECN	<b>2558</b>	<i>Heteromys sp.</i>	36	34.54	16.30	15.31	14.12	9.57	15.34	5.50	8.75	5.40	13.82	11.28	5.55
MECN	<b>2559</b>	<i>Heteromys sp.</i>	33	35.30	16.65	15.43	15.02	9.38	14.79	5.94	8.92	5.35	13.70	10.70	5.47
MECN	<b>2628</b>	<i>H. teleus</i>	37.3	35.15	16.75	15.24	14.05	9.30	15.12	5.89	8.32	5.30	13.54	11.05	5.45

**Anexo 2. Tabla de referencias con medidas utilizadas en los análisis estadísticos PCA y DFA (continuación....).**

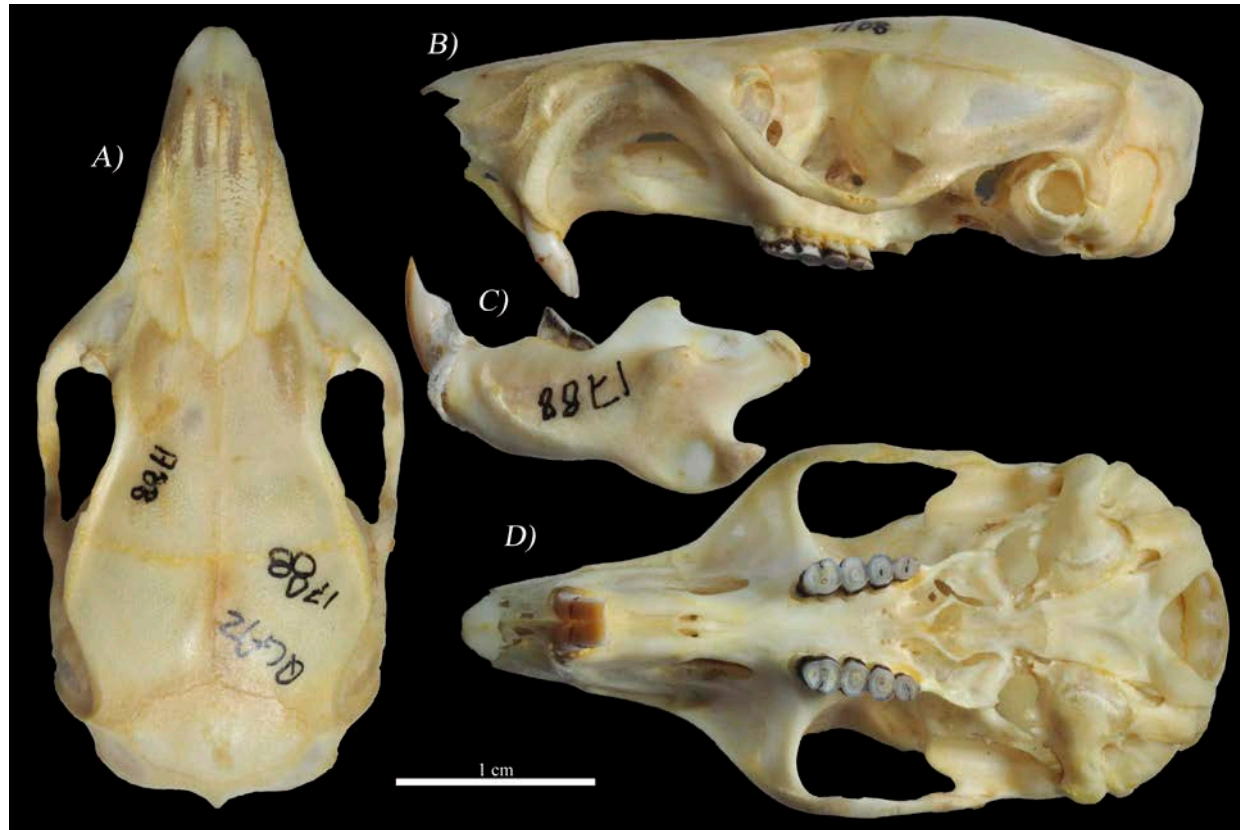
<b>Entidad</b>	<b>Sc</b>	<b>Especies</b>	<b>LP</b>	<b>ONL</b>	<b>ZB</b>	<b>RL</b>	<b>NL</b>	<b>IOC</b>	<b>SB</b>	<b>MTR</b>	<b>IW</b>	<b>IL</b>	<b>PB</b>	<b>SD</b>	<b>DLMI</b>
MECN	<b>2661</b>	<i>H. teleus</i>	35.63	36.11	16.64	15.73	14.83	9.20	15.17	5.94	8.20	5.09	13.53	11.15	5.40
MECN	<b>2641</b>	<i>H. teleus</i>	37.3	37.95	17.99	16.89	16.28	9.30	15.50	5.82	8.87	5.77	13.38	11.20	5.77
MECN	<b>2756</b>	<i>H. australis</i>		33.34	15.10	14.65	13.30	8.91	14.40	5.05	8.71	4.20	12.92	10.95	6.60
MECN	<b>2864</b>	<i>H. australis</i>	32	33.18	15.14	14.73	12.96	8.26	14.23	5.26	10.64	4.97	13.43	11.10	5.69
MECN	<b>2865</b>	<i>H. australis</i>	29	35.40	16.04	15.75	14.74	8.85	14.34	4.75	9.52	4.42	13.52	11.30	6.19
MECN	<b>2941</b>	<i>H. australis</i>	34	36.37	16.41	15.94	14.17	8.65	13.91	5.26	9.83	5.08	13.00	10.85	5.73
MECN	<b>2946</b>	<i>H. australis</i>	29	34.00	16.00	14.80	12.70	8.32	13.83	5.50	10.03	5.33	12.86	10.63	5.52
MECN	<b>3270</b>	<i>H. australis</i>	32	36.08	16.78	15.95	12.10	8.73	14.24	5.30	10.75	5.70	13.80	11.15	6.16



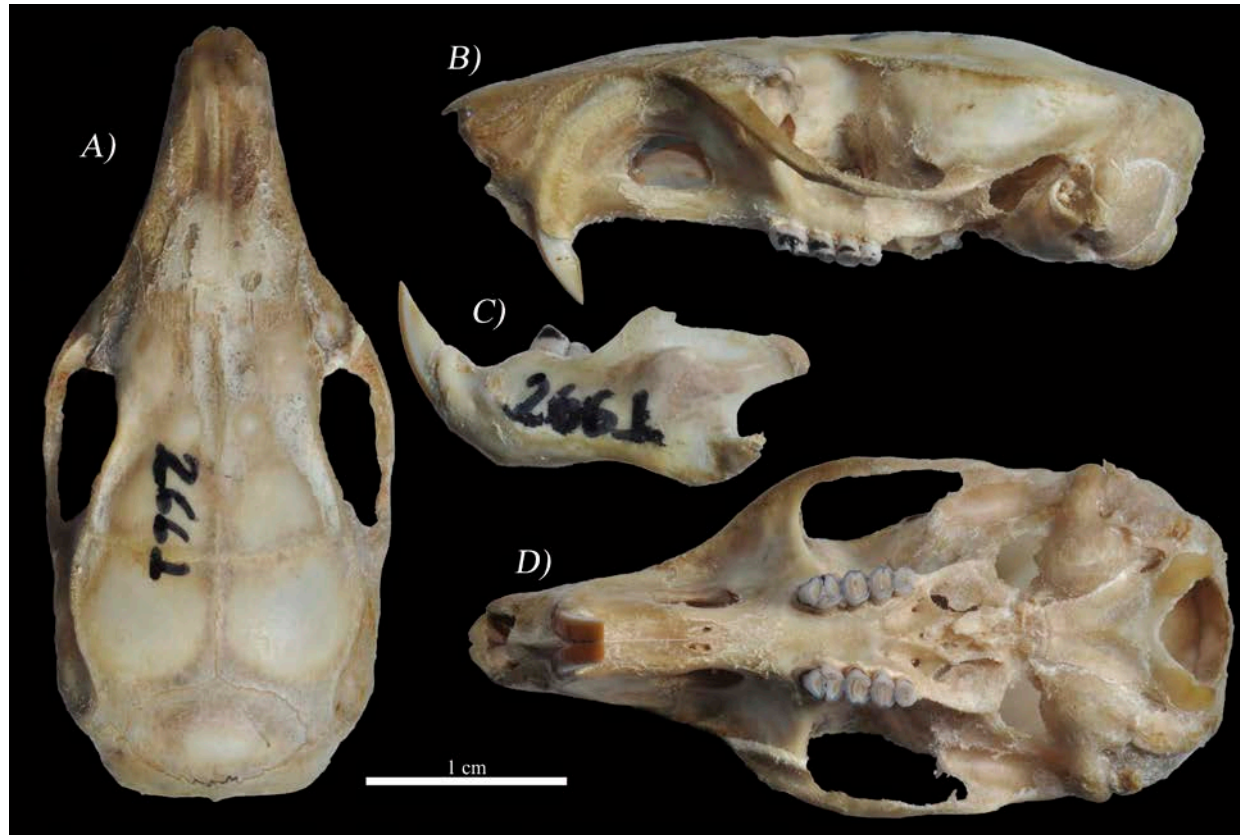
**Anexo 3.** Individuo de *Heteromys australis*, hembra adulta, localidad Milpe Pachijal – Pacto (EPN 9610); Foto del cráneo: A) vista dorsal, B) vista lateral, C) lateral de la mandíbula inferior y D) vista ventral.



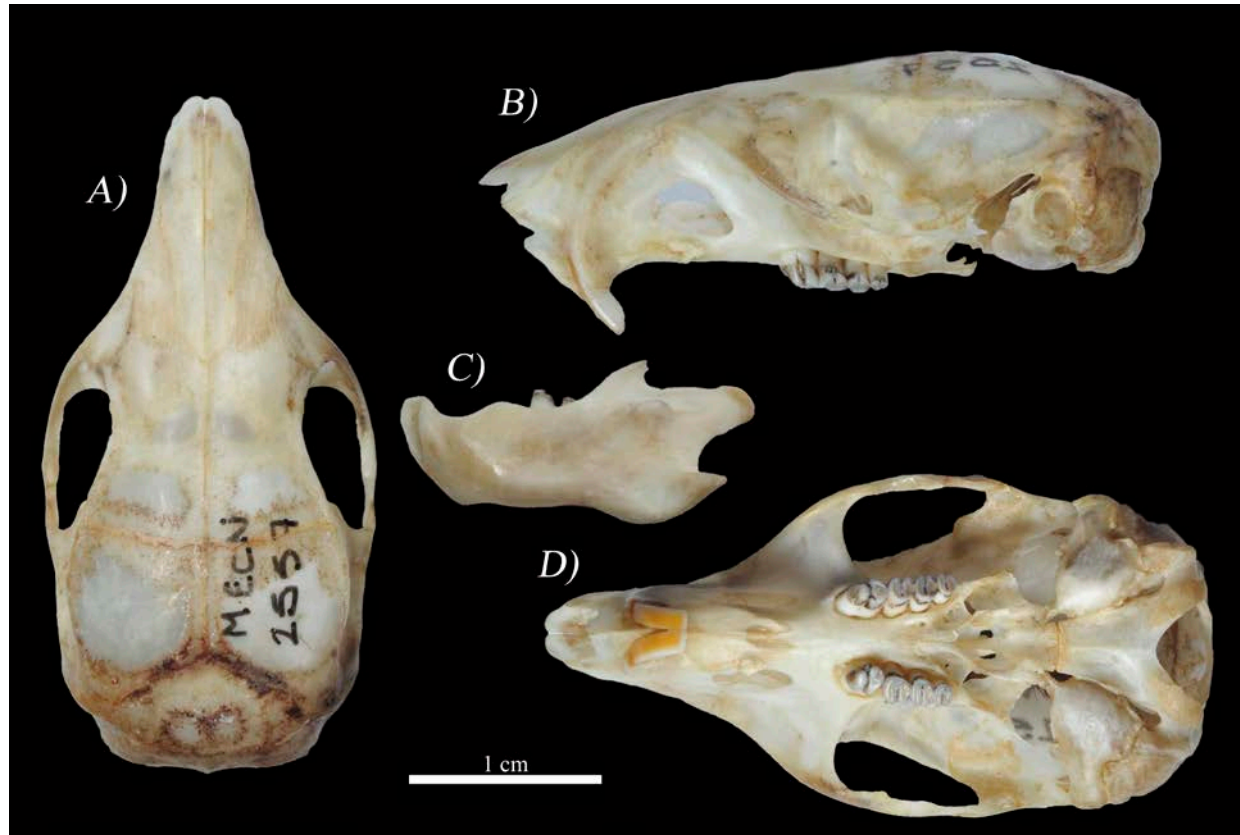
**Anexo 4.** Individuo de *Heteromys australis*, localidad Playa de Oro (MECN 2756); Foto del cráneo: A) vista dorsal, B) vista lateral, C) lateral de la mandíbula inferior y D) vista ventral.



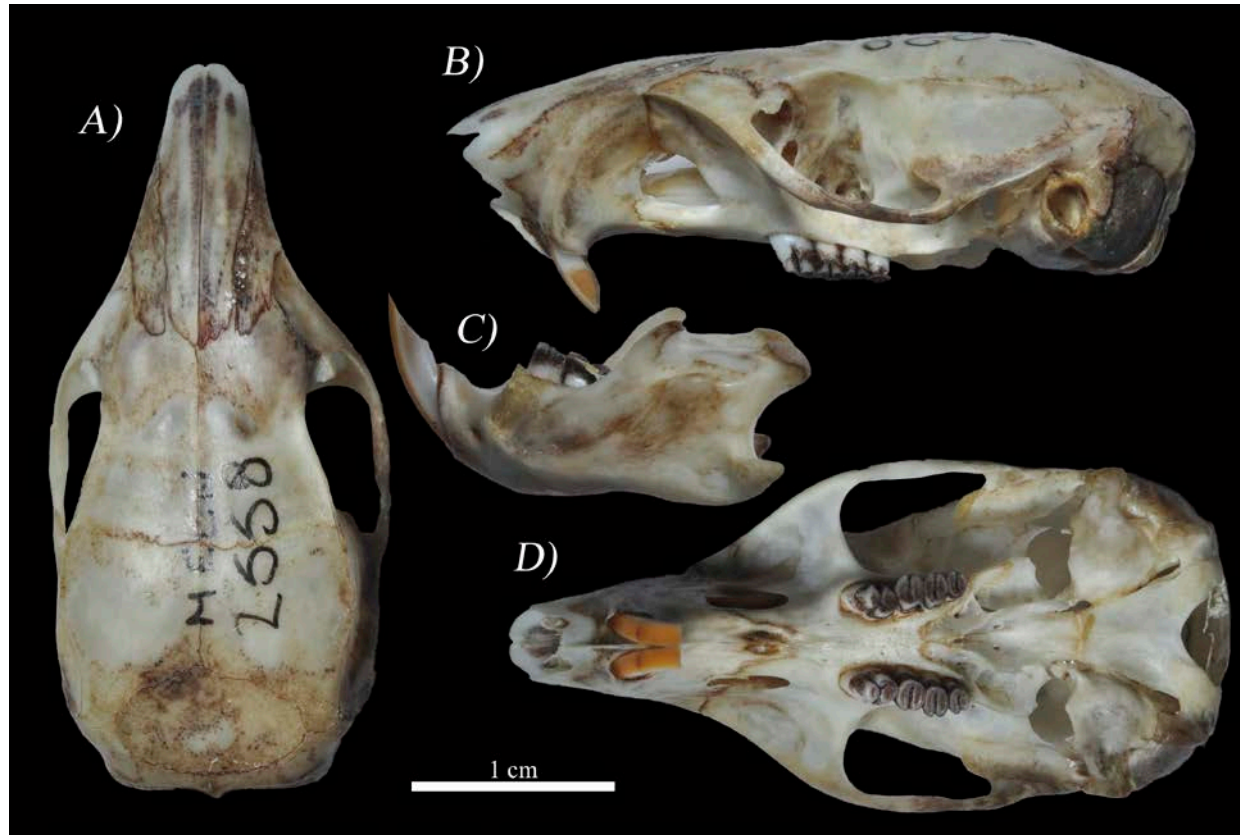
**Anexo 5.** Individuo de *Heteromys teleus*, localidad Otonga (QCAZ 1788); Foto del cráneo: A) vista dorsal, B) vista lateral, C) lateral de la mandíbula inferior y D) vista ventral.



**Anexo 6.** Individuo de *Heteromys teleus*, localidad Chalpi – Pacto (MECN 2661); Foto del cráneo: A) vista dorsal, B) vista lateral, C) lateral de la mandíbula inferior y D) vista ventral.



**Anexo 7.** Individuo de *Heteromys* sp., macho, localidad Mashpi – Pacto (MECN 2557); Foto del cráneo: A) vista dorsal, B) vista lateral, C) lateral de la mandíbula inferior y D) vista ventral.



**Anexo 8.** Individuo de *Heteromys* sp., hembra, localidad Mashpi – Pacto (Mashpi – Pacto (MECN2558); Foto del cráneo: A) vista dorsal, B) vista lateral, C) lateral de la mandíbula inferior y D) vista ventral.