



UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
DE COLOMBIA

**VARIACIÓN DEMOGRÁFICA Y MORFOLÓGICA DE ESPECIES DE  
ROEDORES CRICETIDOS EN ECOSISTEMAS ALTOANDINOS DE  
LA CORDILLERA ORIENTAL COLOMBIANA**

**Pedro Sánchez Palomino**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Bogotá, Colombia  
2017

**VARIACIÓN DEMOGRÁFICA Y MORFOLÓGICA DE ESPECIES DE  
ROEDORES CRICETIDOS EN ECOSISTEMAS ALTOANDINOS DE  
LA CORDILLERA ORIENTAL COLOMBIANA**

**Pedro Sánchez Palomino**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

**Doctor en Ciencias-Biología**

Directora

Ph.D. Olga L. Montenegro

Instituto de Ciencias Naturales

Programa de Doctorado en Ciencias-Biología

Línea Ecología

Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

Universidad Nacional de Colombia

Facultad De Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2017

*Dedico este trabajo a la memoria de mi madre  
Fermina Palomino q.e.p.d (1933-2017)*

*Dedico este trabajo a mi familia; en especial y  
con mucho amor a mi esposa Elizabeth Mesa y  
a mis hijos Nicolás y Sebastián, quienes fueron  
mi motivo y mi inspiración.*

## **Agradecimientos**

Agradezco profundamente a las siguientes instituciones y personas quienes de diversas formas y de manera muy importante contribuyeron a la concepción y desarrollo de la presente tesis, así como a varios estudios asociados a esta.

El Programa de Doctorado en Biología del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia me brindó la licencia de estudio, el apoyo y la formación académica, así como el espacio y el tiempo para desarrollar y debatir ideas con mis compañeros, con mis colegas y con mis profesores Marta L. Bueno, Luis Fernando García, Diego Giraldo, Lauren Raz, Olga L. Montenegro, Joao Muñoz, Camilo García, Argenis Bonilla y Gabriel Guillot.

El Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis mediante el Programa de Estímulos a la Investigación Thomas van der Hammen financió parte de algunas salidas de campo. Parques Nacionales Naturales de Colombia y el Parque Nacional Natural Chingaza me dieron el permiso de investigación y me dieron valioso apoyo administrativo y logístico para desarrollar la fase de campo de este proyecto. El Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre del Instituto de Ciencias Naturales, al cual pertenezco, me brindó soporte logístico, materiales, equipo, bibliografía e interesantes y motivantes discusiones académicas y prácticas.

Los Funcionarios del Parque Nacional Natural Chingaza, la Doctora Paulina Castro Lalinde en calidad de Directora del PNN Chingaza, así como los Biólogos Miguel Suárez (q.e.p.d) y Diana Díaz Lezama Coordinadores de Investigaciones, y el Biólogo Luis Guillermo

Linares coordinador de fauna, me brindaron su amistad y apoyo incondicional en aspectos logísticos para el trabajo en terreno en el campo, así como el uso de las oficinas y el laboratorio en las instalaciones del PNN Chingaza.

Las y los asistentes de campo pertenecientes a las comunidades de la zona, aledañas al Parque en el Municipio de Choachí -Mauren Andrea Hortua Raigozo, Nancy Yaneth Hortúa Pulido, Beatriz Andrea Raigoso Hortua, Mauricio Raigos, Oscar Raigoso- fueron de gran ayuda y compañía para obtener la información de base de una manera técnica y confiable; en todo momento conté con su compañía y ayuda.

Los estudiantes Lina García, Diana Marcela González, Catalina Cárdenas, María Camila Calderón, Luisa Fernanda Lievano, Darwin Morales y Felipe Suárez hoy ya graduados como Biólogos, graduados o a punto de lograrlo en la Maestría en Biología de la Universidad Nacional de Colombia; o algunos desarrollando estudios de Maestría o Doctorado en varios países, me acompañaron y me ayudaron como asistentes en el campo, laboratorio u en trabajo de oficina.

Reconozco con gratitud la ayuda y enseñanzas técnicas de los Biólogos Jesualdo A. Fuentes y Lilian Alba en morfometría geométrica; de Eduardo Rudas y Jorge Contreras en aspectos de fotografía; y la ayuda desinteresada y profesional de los Biólogos Carlos Vargas, Jorge Contreras y María Mónica Henao en el trabajo botánico y el estudio de la vegetación. Agradezco a los Botánicos especialistas del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, quienes me ayudaron a identificar material botánico, profesores Diego Giraldo-Cañas (Poaceae), Edgar Linares (plantas no vasculares) y Julio Betancur (Bromeliaceae).

Las sesiones de trabajo con mi Directora de Tesis, Profesora Olga Lucía Montenegro Ph.D., fueron escenario para la importante discusión y ajuste de ideas, comentarios y correcciones de documentos que facilitaron varias fases de la investigación desde la concepción del proyecto, el desarrollo de análisis y la concreción de las ideas centradas en los temas principales de estudio.

Mi colega y amigo profesor Biólogo Hugo Fernando López me brindó su apoyo incondicional durante todo el trabajo desde la concepción del proyecto, la fase de campo, los análisis de laboratorio y la fase de escritura del documento final; fueron muy importantes su impulso afectivo, su compañía moral y su ayuda en varios aspectos técnicos y académicos.

Con profunda gratitud, admiración, amor y respeto agradezco a mi colega, amiga, compañera y esposa Bióloga M.Sc. Elizabeth Mesa González por su incondicional y gran apoyo humano, por sus consejos y su ayuda en la búsqueda y manejo de información técnica y bibliográfica, revisión de textos, análisis de datos y un sinfín de largas tareas en las que de manera juiciosa y detallada me contribuyó de forma muy profesional. Finalmente agradezco a mis hijos Nicolás y Sebastián Sánchez Mesa, por entender mis estados de ánimo, por aguantar y respetar tantas horas de ausencia, así como tantos juegos y diálogos aplazados; fueron y son mi gran motivo, en mi intención de mostrarles un camino.

## Resumen

**Variación Demográfica y Morfológica de Especies de Roedores Cricétidos en Ecosistemas Altoandinos de la Cordillera Oriental Colombiana.** Uno de los grandes interrogantes actuales de la Biología es la forma y los mecanismos mediante los cuales se originan las especies. En este sentido, algunas propuestas apuntan hacia mecanismos ecológicos como posibles factores que promueven o producen de forma importante la especiación. Tales mecanismos se engloban en la hipótesis ecológica de la especiación, la cual podría ocurrir en alopatría o en simpatría. Se propone entonces que mediante tales mecanismos, las presiones selectivas debidas a factores bióticos o abióticos o ambos, originarían separación en uno o varios ejes del nicho ecológico entre variedades, razas o morfos las cuales causarían variación morfológica, demográfica, fisiológica o comportamental. Estas presiones y la adaptación a diferentes ambientes o diferentes ejes del nicho ecológico eventualmente originarían nuevas especies por selección disruptiva.

Los roedores sigmodontinos son un excelente modelo para examinar la hipótesis ecológica de la especiación debido a sus características biológicas, ecológicas e historia evolutiva. Este grupo tiene una reciente radiación adaptativa al parecer relacionada con presiones de selección originadas por la historia geológica y orogénica de la Cordillera de los Andes. Estos procesos generaron nuevos ambientes los cuales jugaron un papel muy relevante en la biogeografía de los roedores sigmodontinos en Suramérica. Si la especiación ecológica es un mecanismo que opera en este grupo, se esperaría que aparezcan diferencias morfológicas intraespecíficas entre poblaciones viviendo en ambientes diferentes. Igualmente, como una forma de adaptación, es posible que también existan diferencias demográficas intraespecíficas en poblaciones viviendo en ambientes contrastantes. Por lo tanto, en el presente estudio se analizan las variaciones inter e intraespecíficas en las características demográficas y de conformación morfológica craneal de dos especies

filogenéticamente hermanas, los roedores altoandinos *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* (Cricetidae, Sigmodontinae).

Como modelo de estudio, poblaciones de estas dos especies brindan oportunidades de evaluar la consistencia de la hipótesis de la especiación ecológica en condiciones de simpatria y alopatría. En este contexto, se estudiaron las variaciones demográficas y de conformación morfológica craneal de dos poblaciones de cada una de las dos especies de *Thomasomys* en el Parque Nacional Natural Chingaza. Este parque alberga ambientes cerrados de bosque altoandino y abiertos de páramo, así como áreas mixtas en donde confluyen estos dos tipos de ambiente (mosaico). Este tipo de ambientes contrastantes permitió el estudio de poblaciones simpátricas en el mosaico y alopátricas en el bosque y el páramo.

Para los estudios demográficos se usaron técnicas de captura-recaptura, análisis de matrices de transición y análisis de elasticidades de las tasas vitales y de los grupos de edad o tamaño. Se encontraron variaciones en varios parámetros demográficos entre poblaciones simpátricas y alopátricas de las dos especies. Se discuten posibles efectos de presiones selectivas originadas en el hecho de vivir en el ambiente abierto del páramo o en el ambiente cerrado del bosque.

Para estudiar las variaciones morfológicas en la conformación craneal se usaron técnicas de morfometría geométrica de hitos discretos en dos dimensiones. Los resultados muestran diferencias en la morfología craneal encontrada entre las especies y entre las poblaciones, ubicadas principalmente en las partes anatómicas asociadas con la biomecánica de la masticación. Es posible que la convivencia en simpatria en el ambiente mixto del mosaico páramo-bosque, facilitara variaciones que favorezcan la reducción de la competencia por algunos recursos tróficos.

Finalmente, se estudió de forma descriptiva la estructura y composición florística de los tres ambientes (bosque, páramo y mosaico) donde se estudiaron las poblaciones de roedores. Estos tres ambientes mostraron claras diferencias en coberturas por estratos y composición

de especies, indicando también posibles diferencias en recursos de refugio y alimentación para las poblaciones de roedores. Se discute cómo estas diferencias podrían constituir presiones selectivas que habrían favorecido la segregación ecológica de las dos especies de *Thomasomys* y su posible efecto en la dinámica de las poblaciones de cada una de estas dos especies. En síntesis, tanto las variaciones demográficas como las morfológico craneales serían consistentes con una hipótesis de especiación ecológica en el caso de estas dos especies hermanas de roedores altoandinos.

**Palabras clave:** Rodentia, Cricetidae, *Thomasomys laniger*, *Thomasomys niveipes*, ecología poblacional, demografía, morfometría geométrica, especiación ecológica.

## Abstract

**Demographic and Morphological Variation of Cricetidae Rodents Species in High Andean Ecosystems of the Colombian Eastern Mountain.** One of the most intriguing questions in Biology is the way and mechanisms by which species are originated. To deal with such a question, several ecological mechanisms are proposed as potential factors that promote or produce speciation in an important manner. Such mechanisms are framed within the ecological speciation hypothesis, which could occur both in allopatry or sympatry. In such scenario, selective pressures originated from both abiotic and biotic factors could originate splits in one or several axes within the ecological niche among varieties, races or morphs. As a consequence, variations in morphology, demography, physiology or behavior may appear. Selective pressures and adaptation to different environments or to different axes of ecological niche could generate new species by disruptive selection.

Sigmodontine rodents are an excellent model to examine the ecological speciation hypothesis because of their biological and ecological characteristics as well as their evolutionary history. These rodents have a recent adaptive radiation that seems to be related to selective pressures generated by the geological history and orogeny of the Andes. Such historical processes generated new environments that played a relevant role in the Sigmondontine rodent's biogeography in South America. If ecological speciation is a mechanism operating in this group of rodents, we might expect intraspecific morphological differences among populations living in different environments. Likewise, as a way of adaptation, it is possible that demographic differences occur among populations living in contrasting environments. Therefore, in this study we analyzed inter and intraspecific

variations in demography and skull shape among two rodent species which are closely related *Thomasomys laniger* and *Thomasomys niveipes* (Cricetidae, Sigmodontinae).

As a study model, these species and their populations provide an opportunity to evaluate the consistency of the ecological speciation in sympatry and allopatry conditions. In this context, we studied demographic and skull shape variations among two populations of each of the two *Thomasomys* species at the Chingaza National Natural Park. This park harbors closed high Andean forest and open highland grasslands or paramo as well as mixed areas where both environments meet (mosaic). These contrasting environments allowed the study of sympatric populations at the mosaic and allopatric populations at both forest and paramo.

For the demographic studies, we used capture-recapture techniques, transition matrix analyses, elasticity analyses of vital rates and stages. We found variations in several demographic parameters between sympatric and allopatric populations of the two rodent species. We discuss possible effects of selective pressures coming from the conditions of closed forests and open paramos.

For the study of skull shape variations we used geometric morphometric techniques of discreet landmarks. Results show differences in skull shape between the two species as well as among populations. These variations occurred mainly in the anatomic parts associated with mastication biomechanics. It is possible that sympatric co-existence at the forest-paramo mosaic facilitated variations tending to reduce competition for food resources.

Finally, we studied the structure and floristic composition of the three environments (forest, paramo and mosaic) where the studied rodent populations inhabited. These three environments showed clear differences in strata cover and plant species composition, suggesting also differences in refuges and food resources availability for rodent populations. We discuss how such differences could become selective pressures that facilitated ecological segregation of the two *Thomasomys* species and the possible effect on their populations. In synthesis, both demographic and morphological variations are

consistent with an ecological speciation hypothesis in the case of two sister species of high Andean rodents.

**Keywords:** Rodentia, Cricetidae, *Thomasomys laniger*, *Thomasomys niveipes*, population ecology, demography, geometric morphometrics, ecological speciation

# Contenido

	Pág.
Resumen .....	VII
Lista de figuras .....	XVIII
Lista de tablas .....	XXIII
<b>1. Capítulo 1. Introducción general .....</b>	<b>1</b>
1.1 Problema de investigación.....	1
1.2 Hipótesis .....	7
1.3 Objetivos.....	8
1.3.1 General .....	8
1.3.2 Específicos.....	8
1.4 Estructura del documento .....	9
1.5 Referencias .....	10
<b>2. Capítulo 2. Teoría de la especiación ecológica y demografía en la variación interpoblacional .....</b>	<b>13</b>
2.1. Introducción.....	13
2.2. Concepto de especie .....	13
2.3. Tipos de especiación.....	15
2.4. Especiación ecológica .....	16
2.5. La evidencia de la especiación ecológica .....	17
2.6. Demografía e historia de vida.....	21
2.7. Referencias .....	24

<b>3. Capítulo 3. Origen y diversificación de los sigmodontinos y conocimiento de <i>Thomasomys</i> en Colombia</b> .....	32
3.1. Introducción.....	32
3.2. Diversificación de la subfamilia Sigmodontinae.....	35
3.3. Tribu Thomasomyini Steadman & Ray, 1982.....	39
3.4. Género <i>Thomasomys</i> Coues, 1884 .....	40
3.5. Especies de <i>Thomasomys</i> en Colombia.....	42
3.6. <i>Thomasomys laniger</i> y <i>Thomasomys niveipes</i> .....	44
3.7. Referencias .....	51
<b>4. Capítulo 4. Variación Demográfica entre poblaciones locales de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>T. niveipes</i> en zonas altas de la Cordillera de los Andes</b> .....	60
4.1. Introducción.....	60
4.2. Métodos .....	62
4.2.1. Sitio de estudio .....	62
4.2.2. Obtención de datos .....	63
4.2.3. Determinación del sexo .....	65
4.2.4. Determinación de la edad o estado de desarrollo .....	65
4.2.5. Marcaje y liberación .....	66
4.2.6. Fecundidad.....	66
4.2.7. Historiales de captura-recaptura .....	67
4.2.8. Prueba de supuestos.....	68
4.2.9. Estimación de las tasas vitales.....	68
4.2.10. Modelo demográfico (Análisis matricial).....	69
4.2.11. Estrategias de historia de vida. Análisis de perturbación prospectiva.....	70
4.2.12. Modelos Pradel.....	71
4.3. Resultados.....	72
4.3.1. Proporción de sexos.....	72
4.3.2. Estados de desarrollo o edades .....	73
4.3.3. Supervivencia, crecimiento y fecundidad.....	74
4.3.4. Crecimiento poblacional proyectado ( $\lambda_p$ ). .....	77

4.3.5. Análisis de elasticidades .....	78
4.3.6. Modelos Pradel .....	80
4.4. Discusión .....	83
4.5. Referencias .....	91
4.6. Anexos .....	100
4.6.1. Prueba de supuesto de capturabilidad y sobrevivencia.....	100
4.6.2. A. Modelos uniestado CJS. B Modelos multiestado .....	101
4.6.3. Modelos Pradel de las probabilidades de sobrevivencia, captura.....	102
4.6.4. Probabilidades de sobrevivencia de las poblaciones .....	103
4.6.5 Matrices de elasticidades de los procesos demográficos .....	104
4.6.6. Estimativos, error estándar e intervalos confidenciales (95%).....	105
4.6.7. Tamaño de la camada y tiempo de gestación .....	106
<b>5. Capítulo 5. Variación inter e intraespecífica en la conformación del cráneo de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>T. niveipes</i> en ambientes de alta montaña .....</b>	<b>107</b>
5.1. Introducción .....	107
5.2. Métodos .....	110
5.2.1. Obtención de especímenes.....	110
5.2.2. Definición de landmarks y obtención de coordenadas crudas.....	110
5.2.3. Análisis generalizado de Procrustes (AGP).....	111
5.2.4. Vector tamaño centroide (TC) y matriz de pesos .....	113
5.2.5. Análisis de Tamaño Centroide.....	113
5.2.6. Análisis de deformación relativa ( <i>Relative Warps Analysis</i> , RWA) .....	113
5.2.7. Función de interpolación de placa delgada ( <i>Thin Plate Spline</i> , TPS) .....	113
5.2.8.- Análisis de la conformación .....	114
5.3. Resultados.....	115
5.3.1. Tamaño Centroide .....	115
5.3.2. Análisis de deformación relativa ( <i>Relative Warps Analysis</i> , RWA) .....	117
5.3.3. Grillas y vectores de deformación (Función de placa delgada TPS).....	121
5.3.4. Variación en la conformación craneal .....	124
5.4. Discusión .....	128

5.5. Referencias .....	136
5.6. Anexos .....	145
5.6.1. Repetitividad.....	145
5.6.2. Pruebas de supuestos de la variable tamaño centroide (TC) .....	147
5.6.3. Prueba de supuestos de las matrices de conformación .....	148
5.6.4.- Análisis de alometría.....	149
<b>6. Capítulo 6. Composición y estructura de la vegetación de bosque, páramo y mosaico donde habitan poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>T. niveipes</i> .....</b>	<b>151</b>
6.1. Introducción .....	151
6.2. Métodos .....	153
6.2.1. Área de estudio .....	153
6.2.2. Caracterización de las unidades de muestreo .....	154
6.2.3. Identificación taxonómica .....	156
6.2.4. Análisis de datos.....	157
6.3. Resultados .....	157
6.3.1. Diversidad y riqueza.....	157
6.3.2. Dominancia.....	160
6.3.3. Estructura.....	163
6.4. Discusión .....	165
6.5. Referencias .....	169
6.6. Anexos .....	173
6.6.1 Listado de las especies identificadas en el área de estudio.....	173
Anexo General.....	176
A.- Calderón-C., M.C. 2014. <u>Distribución Espacial y Área de Acción de individuos de <i>Microryzomys minutus</i> y <i>Akodon bogotensis</i> en Áreas de Bosque y Páramo del P.N.N. Chingaza (Cordillera Oriental Colombiana).</u> Trabajo de Grado, Carrera de Biología. Universidad Nacional de Colombia.....	176

- B.- Calderón-Capote, M.C.; H.F. López-Arevalo & P. Sánchez Palomino. 2014. Distribución Espacial y Área de Acción de *Microryzomys minutus* y *Neomicroxus bogotensis* en Ambientes de Bosque y Páramo, PNN Chingaza. Ponencia Oral. IV Congreso de Zoología. Cartagena, Colombia..... 177
- C.- Calderón-Capote, M.C.; A. Jerez, P. Sánchez-Palomino y H. F. López-Arévalo. 2014. En roedores altoandinos, la forma sí que importa: consideraciones sobre el báculo. Ponencia Oral. IV Congreso de Zoología. Cartagena. Simposio sobre Aspectos Estructurales y Morfofuncionales en Vertebrados e Invertebrados en Colombia. .... 177
- D.- Calderón-Capote, M.C.; A. Jerez, P. Sánchez-Palomino & H. F. López-Arévalo. 2016. Bacular morphology of seven species of high andean rodents from Colombia (Rodentia: Sigmodontinae). Mastozoología Neotropical 23(1):25-37. .... 179
- E.- García Loaiza, L. & L. F. García Pinzón. 2014. Variabilidad Genética y Estatus Taxonómico de Especies de *Thomasomys* (Rodentia: Cricetidae) en el Páramo de Chingaza, Colombia. Ponencia Oral IV Congreso de Zoología. Cartagena, Colombia.... 180
- F.- García-Loaiza, L.M. 2015. Variabilidad Genética y Estatus Taxonómico de Especies de *Thomasomys* (Rodentia: Cricetidae) en el Páramo de Chingaza, Colombia. Tesis presentada como requisito parcial para optar por el título de Magíster en Ciencias–Biología..... 181
- G.- Sánchez-Palomino, P.; O.L. Montenegro-Díaz & E.Mesa-González. 2017. Anestesia de pequeños mamíferos sigmodontinos en condiciones de campo. Manuscrito sometido a la revista Acta Biológica Colombiana. .... 183
- H.- Sánchez-Palomino, P.; O.L. Montenegro-Díaz & E.Mesa-González. 2017. Pequeños mamíferos del Parque Nacional Natural Chingaza, Cordillera Oriental colombiana. Manuscrito sometido a Revista Caldasia. .... 184

## Lista de figuras

- Figura 3.1.** Distribución de *Thomasomys laniger* (A) y *Thomasomys niveipes* (B) en la Cordillera Oriental de Colombia. Tomado de Pacheco (2015). ..... 44
- Figura 4.1.** Distribución general de los páramos en el neotrópico y localización del PNN Chingaza (Tomado de Vargas & Pedraza 2003). ..... 63
- Figura 4.2.** Vista general de los ambientes de bosque (izquierda), páramo (centro) y mosaico (derecha), Parque Nacional Natural Chingaza. 2013. .... 64
- Figura 4.3.** Medición de algunas variables corporales externas en campo. .... 65
- Figura 4.4.** Estudio de los órganos sexuales externos para asignar el sexo. Izquierda, hembra; derecha, macho. .... 65
- Figura 4.5.** Diferentes aspectos del marcaje con microchips AVID y lectura del respectivo número. La imagen del extremo derecho corresponde a un ejemplar disectado durante una prueba experimental previa sobre el marcaje para definir localización y estado del implante subcutáneo ..... 66
- Figura 4.6.** Diagrama del ciclo de vida general de las poblaciones de las especies de *Thomasomys* ( $\psi$ : crecimiento o transición;  $\Phi$  Permanencia o sobrevivencia,  $f$  = fecundidad o reclutamiento ..... 69

<b>Figura 4.7.</b> Proporción de sexos de las poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> (T.l.) y <i>Thomasomys niveipes</i> (T.n.) en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. ....	73
<b>Figura 4.8.</b> Estructura de edades o estados de desarrollo de las poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>Thomasomys niveipes</i> en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. ....	74
<b>Figura 4.9.</b> Estimativos de las probabilidades de sobrevivencia general de las poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>Thomasomys niveipes</i> en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. ....	74
<b>Figura 4.10.</b> Comparación de la probabilidades de sobrevivencia ( $\phi$ ) de juveniles (J), subadultos (S) y adultos (A) de las poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>Thomasomys niveipes</i> en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. ....	75
<b>Figura 4.11.</b> Comparación de las probabilidades de transición ( $\psi$ , crecimiento) de juveniles (J) a subadulto (S) y de subadulto (S) a adultos (A) de las poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>Thomasomys niveipes</i> en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. ....	76
<b>Figura 4.12.</b> Tamaño de la camada o número de crías de <i>Thomasomys laniger</i> en los ambientes de bosque (1) y mosaico (1,8) y de <i>Thomasomys niveipes</i> en los ambientes de mosaico (3) y páramo (3). ....	77
<b>Figura 4.13.</b> Ubicación en el triángulo demográfico (Silvertown <i>et al.</i> 1993) de las poblaciones de <i>T. laniger</i> en el bosque (azul), <i>T. laniger</i> en el mosaico (rojo), <i>T. niveipes</i> en el mosaico (verde), <i>T. niveipes</i> en el páramo (negro). PNN Chingaza 2013-2014. ....	79

- Figura 4.14.** Comparación de las tasas de sobrevivencia ( $\phi$ ), reclutamiento ( $f$ ) y tasa de crecimiento realizado  $\lambda_r$  entre las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. .... 80
- Figura 5.1.** Proceso de fotografía digital de cráneos para la digitalización de landmarks ..... 111
- Figura 5.2.** Definición de Landmarks. A.- Plano dorsal. B.-Plano lateral. C. -Plano mandibular..... 112
- Figura 5.3.** Pruebas *a posteriori* con los intervalos mínima diferencia significativa del 95 % (LSD 95 %) de las comparaciones en el tamaño centroide (TC) de los planos A.-Dorsal; B.- Lateral y C.- Mandibular de las poblaciones de *T. laniger* (Tl) y *T. niveipes* (Tn) del bosque (bos), mosaico (mos) y páramo (par). .... 117
- Figura 5.4.** Formas consenso de los planos A.-Dorsal; B.-Lateral y C.-Mandibular ..... 118
- Figura 5.5.** Vectores de deformación con respecto a la forma consenso de los planos A.-Dorsal; B.-Lateral y C.-Mandibular. .... 118
- Figura 5.6.** Ordenación mediante ACP de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (rojo), *T. laniger* de mosaico (azul), *T. niveipes* en mosaico (negro) y *T. niveipes* en el páramo (verde), de acuerdo con las variables de conformación de los planos dorsal A, lateral B y mandibular C. .... 120
- Figura 5.7.** Grillas y vectores de deformación del plano dorsal del cráneo de poblaciones de: A.- *T. laniger* de bosque (Tl/b), B.- *T. laniger* de mosaico (Tl/m), C.- *T. niveipes* en mosaico (Tn/m) y D.- *T. niveipes* en el páramo (Tn/p). .... 121

- Figura 5.8.** Grillas y vectores de deformación del plano lateral del cráneo de poblaciones de: A.- *T. laniger* de bosque (Tl/b), B.- *T. laniger* de mosaico (Tl/m), C.- *T. niveipes* en mosaico (Tn/m) y D.- *T. niveipes* en el páramo (Tn/p). ..... 122
- Figura 5.9.** Grillas y vectores de deformación del plano mandibular del cráneo de poblaciones de: A.- *T. laniger* de bosque (Tl/b), B.- *T. laniger* de mosaico (Tl/m), C.- *T. niveipes* en mosaico (Tn/m) y D.- *T. niveipes* en el páramo (Tn/p). ..... 123
- Figura 5.10.-** Ordenación mediante en los dos primeros ejes principales resultado de AVC (MANOVA) de las variables de conformación de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (rojo), *T. laniger* de mosaico (azul), *T. niveipes* en mosaico (negro) y *T. niveipes* en el páramo (verde). A.-Plano dorsal. B.-Plano lateral. C.-Plano mandibular. .... 125
- Figura 5.11.** Dendrograma de clasificación con base en las distancias de Mahalanobis, de las poblaciones de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (TL-B), *T. laniger* del mosaico (TL-M), *T. niveipes* de mosaico (TN-M) y *T. niveipes* del páramo (TN-P), para los planos dorsal (A), lateral (B) y mandibular (C). ..... 127
- Figura 6.1.** Varios aspectos de la unidad de muestreo de páramo ..... 154
- Figura 6.2.** Vista panorámica (izquierda); detalles del estrato arbóreo (centro) y arbustivo-sotobosque (derecha) del ambiente de bosque ..... 155
- Figura 6.3.** Arbustos dispersos (derecha); frailejones (centro) y arbustos y árboles de la zona de ecotono bosque-páramo, de la unidad de estudio denominada mosaico. .... 155
- Figura 6.4. .** Distribución de la riqueza entre las familias botánicas registras en el área de estudio ..... 158
- Figura 6.5.** Distribución de la riqueza taxonómica entre las unidades de estudio ..... 159
- Figura 6.6.** Distribución de la riqueza por estratos de vegetación ..... 159

<b>Figura 6.7.</b> Variación de la riqueza de especies entre las unidades de muestreo y los estratos.....	160
<b>Figura 6.8.</b> Variación de la dominancia por cobertura entre unidades y estratos.....	160
<b>Figura 6.9.</b> Diagrama estructural de la unidad de bosque. ....	164
<b>Figura 6.10.</b> Diagrama estructural del mosaico.....	164
<b>Figura 6.11.</b> Diagrama estructural del páramo. ....	165

## Lista de tablas

<b>Tabla 3.1.</b> Ubicación de las especies de <i>Thomasomys</i> presentes en Colombia en los tres ramales de la Cordillera de los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), con base en los registros de su distribución.....	43
<b>Tabla 4.1.</b> Distancia (km) el línea recta que separa las parcelas ubicadas en cada ambiente de estudio.....	64
<b>Tabla 4.2.</b> Número de individuos totales y por sexos monitoreados de cada población en cada ambiente de estudio. Eventos de captura-recaptura durante las 12 sesiones mensuales de febrero de 2013 a enero de 2014 en el PNN Chingaza.....	67
<b>Tabla 4.3.</b> Entradas de las contribuciones en crecimiento, permanencia y fecundidad por estados de desarrollo.....	70
<b>Tabla 4.4.</b> Proporción de sexos en las poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>Thomasomys niveipes</i> en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. ....	72
<b>Tabla 4.5.</b> Número de individuos de cada edad o estado de desarrollo en las poblaciones de <i>Thomasomys laniger</i> y <i>Thomasomys niveipes</i> en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. ....	73
<b>Tabla 4.6.</b> Tasa de crecimiento proyectado $\lambda_p$ de las poblaciones de <i>T. laniger</i> y <i>T. niveipes</i> en los ambientes estudiados. PNN. Chingaza 2013-20.....	78

**Tabla 4.7.** Elasticidades por edad o estado de desarrollo en las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014..... 78

**Tabla 4.8.** Elasticidades por proceso demográfico en las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. .... 79

**Tabla 4.9.** Tasas de sobrevivencia ( $\phi$ ), reclutamiento (f), tasa de crecimiento realizado  $\lambda_r$  y esperanza de vida ( $EV= 1/-\ln(S)$ ) obtenidos con los modelos de Pradel (1996) de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014..... 81

**Tabla 4.10.** Comparación de la tasa de crecimiento poblacional proyectado ( $\lambda_p$ ) vs. realizado ( $\lambda_r$ ) de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. .... 82

**Tabla 4.11.** Contribución porcentual de la sobrevivencia ( $\phi$ ) y el reclutamiento (f) a la tasa de crecimiento realizado  $\lambda_r$  de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014 ..... 82

**Tabla 5.1.** Tamaño de muestra (n), media, desviación estándar y coeficiente de variación del tamaño centroide TC de las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. .... 116

**Tabla 5.2.** Valores propios (*eigenvalues*) de los 3 primeros componentes principales de las variables de conformación. Este análisis se basa en matriz de similitud con distancias euclidianas. .... 117

**Tabla 5.3.** Comparaciones pareadas no paramétricas mediante 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis de la ordenación del plano dorsal de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) vs. mosaico (Tl/mos) y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) vs. Páramo (Tn/par)..... 126

**Tabla 5.4.** Comparaciones pareadas no paramétricas mediante 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis de la ordenación del plano lateral de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) vs. mosaico (Tl/mos) y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) vs. Páramo (Tn/par)..... 126

**Tabla 5.5.** Comparaciones pareadas no paramétricas mediante 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis de la ordenación del plano mandibular de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) vs. mosaico (Tl/mos) y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) vs. Páramo (Tn/par)..... 127

**Tabla 5.6.** Reclasificación por chequeo cruzado de las distancias de Mahalanobis las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) y mosaico (Tl/mos), y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) y páramo (Tn/par)..... 128

**Tabla 6.1.** Abundancia relativa de las 10 especies con mayores valores de cobertura en el estrato rasante en cada una de las unidades de estudio..... 162

**Tabla 6.2.** Dominancia relativa de las 10 especies con mayores valores de cobertura en el estrato arbustivo en cada una de las unidades de estudio..... 163

**Tabla 6.3.** Dominancia relativa de las 10 especies con mayores valores de cobertura en el estrato arbóreo en cada una de las unidades de estudio..... 163



# Capítulo 1. Introducción general

## 1.1.- Problema de investigación

La especiación o el origen de las especies es uno de los procesos evolutivos más intrigantes, y uno de los responsables de la diversidad de la vida. Este proceso finalmente implica la dinámica de la divergencia entre diferentes poblaciones o entre partes de una misma población biológica (Gavrilets 2003). Los modos de especiación históricamente se han clasificado según el arreglo geográfico de las poblaciones en alopátrica, simpátrica y parapátrica con base en los efectos del flujo de genes sobre la evolución del aislamiento reproductivo (Schluter 2001, Perfectti 2002). Sin embargo, actualmente, la especiación simpátrica es un tema de gran interés en la biología evolutiva en parte porque es bastante controversial (Mallet *et al.* 2009), pero principalmente porque invita a sintetizar la ecología, la genética de poblaciones y el comportamiento para tratar de entender de qué forma opera en la naturaleza (Via 2001, Fitzpatrick *et al.* 2008). Los aportes en este tema provienen principalmente de estudios teóricos mediante la propuesta de modelos, centrados ya sea en el aspecto geográfico o bien en aspectos poblacionales o démicos lo cual implica la genética de poblaciones; aunque recientemente se proponen enfoques teóricos que consideren juntos estos dos aspectos (Gavrilets 2003, Mallet *et al.* 2009); o bien, se llama la atención hacia realizar investigaciones orientadas a entender los mecanismos implicados en la divergencia (Fitzpatrick *et al.* 2008). Uno de los posibles caminos para abordar el estudio de tales mecanismos es el enfoque ecológico o hipótesis ecológica de la especiación, ya que la ecología ha sido siempre considerada integral a la divergencia y la especiación (Orr & Smith 1998).

En la hipótesis ecológica de la especiación se supone que el aislamiento reproductivo evoluciona al final y como consecuencia de la selección natural sobre rasgos que divergen

entre varios ambientes (Schluter 2001, Mallet 2008). Estudios recientes realizados en diversos taxa sugieren que la selección natural causada por cambios en aspectos ecológicos o la invasión hacia nuevos hábitats son importantes en la divergencia adaptativa y en la especiación (Orr & Smith 1998). Poblaciones diferenciadas, razas o especies descendientes (hermanas) que ocurren en parches o en tipos de hábitats diferentes y discretos, cada uno con característica ecológicas diferentes, podrían tener áreas de distribución geográfica que se superponen, pero aun así nunca se encuentran unas a otras en el mismo tiempo y lugar debido a sus distintos nichos ecológicos (Fitzpatrick *et al.* 2008, Mallet 2008). La especiación ecológica es general y podría ocurrir en alopatria o en simpatria, implicando varios agentes de selección natural y resultar de una combinación de procesos adaptativos (Schluter 2001), o también se podrían presentar interacciones entre especies en modos parapátricos de especiación (Bridle & Vines 2007, Mallet *et al.* 2009). (Capítulo 2).

La especiación ecológica es un concepto que unifica el proceso de especiación, considerándola como una consecuencia de la selección divergente y/o disruptiva sobre rasgos (*traits*) que ocurre entre diferentes ambientes. El ambiente se refiere a elementos abióticos del hábitat (clima, recursos y estructura física) o bióticos mediante interacciones entre especies, tales como competencia por recursos, depredación, mutualismos y varias otras formas de interferencia o de relaciones interespecíficas o aún intraespecíficas (p.e. selección sexual). La especiación ecológica puede provenir ya sea indirectamente como consecuencia de la selección natural sobre rasgos demográficos, morfológicos, fisiológicos o comportamentales, o podría incluir selección directa sobre diferentes mecanismos implicados en el aislamiento pre-apareamiento. En el escenario clásico para la especiación ecológica, se propone que el aislamiento reproductivo entre poblaciones se inicia en alopatria a medida que las poblaciones acumulan adaptaciones a aspectos particulares de su ambiente; pero luego, el aislamiento pre-apareamiento evoluciona hasta que se establece la simpatria de forma secundaria (Orr & Smith 1998, Schluter 2001, Mallet 2008).

Entre los rasgos o caracteres de las poblaciones biológicas susceptibles a la selección y a la adaptación evolutiva, los cuales son procesos centrales implicados en los mecanismos de especiación, están los rasgos de historia de vida y los rasgos morfológicos (Mazer &

Damuth 2001a y b, Stearns 1992). Así, mientras que la genética de poblaciones indica que los cambios en las frecuencias de los genes en las poblaciones pueden entenderse analizando las perturbaciones del equilibrio mediante selección, mutación, deriva, flujo genético y apareamiento no aleatorio, la evolución de las historias de vida indica que el fenotipo consiste de rasgos demográficos (nacimientos, edad, tamaño a la madurez, tamaño de la camada, crecimiento, costo reproductivo, esperanza de vida y mortalidad) conectados por relaciones restrictivas o *trade offs* (compromisos) los cuales determinan la adecuación o *fitness* de los individuos en las poblaciones (Stearns 1992). Como consecuencia, la trayectoria evolutiva, la persistencia y las características de una población en un sitio dependen en gran parte de sus características demográficas, las cuales resultan de la interacción entre la estrategia de historia de vida, su capacidad de adaptación y las características del ambiente que ocupa (Saether & Bakke 2000, Stahl & Oli 2006). La historia de vida se define como la forma en que una especie lleva a cabo su ciclo de vida, desde el nacimiento hasta la muerte, balanceando variables como la supervivencia, el crecimiento y la reproducción (Stearns 1992, Zúñiga-Vega *et al.* 2007); aunque bajo la hipótesis del continuo rápido-lento se ha propuesto que es la mortalidad la que juega un papel central en la evolución y estructuración de las historias de vida (Pérez-Mendoza & Zúñiga-Vega 2010).

De otra parte, por largo tiempo se ha apreciado que la morfología refleja la ecología. Los correlatos ecomorfológicos permiten hacer predicciones ecológicas basadas en datos anatómicos, puesto que las características morfológicas pueden representar una respuesta promedio de largo plazo a la selección natural y por lo tanto pueden reflejar las condiciones ambientales de forma más directa que el medio ecológico inmediato (Pianka 2000). De esta forma, los enfoques ecomorfológicos también guardan una estrecha relación con la hipótesis ecológica de la especiación.

En estos términos, al tratar de explicar el origen y mantenimiento de la diversidad biológica, se debe evaluar la variación en los rasgos y los componentes de la adecuación (*fitness*), ya que la evolución es un cambio direccional neto o acumulativo en las características de organismos o poblaciones a través de las generaciones que puede ocurrir

como resultado de selección natural, deriva genética o ambos (Endler 1986). Así, el *fitness* se puede considerar como el grado de diferencia demográfica entre fenotipos, o bien como una medida del grado en que los rasgos morfológicos se hacen disponibles para que actúe subsecuentemente la selección natural (Cam 2009).

Según Endler (1986) la selección natural se basa en los procesos demográficos, por lo cual la estimación de parámetros demográficos es un punto clave en algunos enfoques para detectarla. A su vez, los parámetros demográficos no sólo están involucrados en la evolución de los rasgos morfológicos, conductuales o fisiológicas por selección natural, sino que por sí mismos estos son sometidos a la selección natural (Roff 1992, Stearns 1992). Sin embargo, se pueden tener en cuenta otros rasgos componentes del *fitness*, como por ejemplo cuando la variación en la fecundidad o en la mortalidad puede estar ligada a la variación en características morfológicas. Además, aunque también se puede abordar la relación entre un carácter no demográfico (por ejemplo, morfológico) y el *fitness*, en los estudios de la evolución de la historia de vida que implica características morfológicas, estas últimas se consideran generalmente como parte de otros componentes de la aptitud; por ejemplo, el tamaño corporal está implicado en el *trade-off* entre el tiempo de desarrollo (edad en la madurez) y la fecundidad (Cam 2009, Conroy 2009).

Con el fin de buscar y aportar posible evidencia con respecto a la hipótesis de la especiación ecológica mediante el estudio de las variaciones en rasgos demográficos y morfológicos, los roedores pueden ser un buen modelo gracias a muchos de sus atributos. Los roedores en general se han usado como modelos para abordar el estudio del contexto adaptativo de la variación genética estudiando rasgos fenotípicos heredables; mientras que en otros casos han servido para estudiar cambios demográficos (Cam 2009). También se ha estudiado la variación geográfica en color y morfología de roedores en el marco de la selección natural en donde la depredación actúa como presión de selección en ambientes que difieren en la coloración de fondo y estructura de la vegetación (Brown & Wilson 1994). Particularmente, los roedores de las zonas altas de Los Andes son un excelente modelo de estudio debido a varias de sus características biológicas, ecológicas, demográficas y a su reciente radiación adaptativa (Capítulo 3).

El Orden Rodentia corresponde a los mamíferos con la mayor diversidad de especies vivientes en el mundo, la más amplia gama de formas adaptativas y el mayor número de hábitats conocidos (Linares 1998). En Suramérica este Orden está representado por tres subórdenes, entre los cuales el orden Myomorpha incluye a las ratas y ratones, de origen norteamericano y euroasiático, que inmigraron desde Norteamérica a partir del establecimiento del Istmo de Panamá hace cerca de 3,5 millones de años. A partir de entonces se adaptaron rápidamente generando muchas especies en el continente suramericano, las cuales ocuparon una gran variedad de hábitats terrestres y acuáticos.

Actualmente el orden Rodentia incluye 33 familias entre las que se cuenta la familia Cricetidae (ratas y ratones silvestres) que incluye los ratones silvestres de la subfamilia Sigmodontinae (Carleton & Musser 2005). Con la formación del Istmo de Panamá, los sigmodontinos que ingresaron a Suramérica radiaron adaptativamente durante los últimos 3 o 4 millones de años y actualmente agrupan más de 420 especies vivientes (Reig 1986). La gran diversidad y la rápida colonización del grupo en Suramérica se atribuyen a sus características ecológicas y de historia de vida, tales como una gran variedad de tipos y estrategias alimentarias y de locomoción, y una gran capacidad de dispersión. El centro de radiación adaptativa y evolutiva de estos roedores se ha planteado en las zonas altas del norte de Suramérica en la Cordillera de los Andes (Reig 1986).

En estudios en los altos Andes del norte de Suramérica, en la Cordillera Oriental de Colombia, López-Arévalo & Montenegro-Díaz (1993) y López-Arévalo *et al.* (1993) reportaron en condiciones de simpatria a *Thomasomys laniger* y otra especie de *Thomasomys* muy similar cuya identidad específica inicialmente se desconocía. Posteriormente Gómez-Laverde *et al.* (1997) confirmaron que esta otra especie correspondía a *Thomasomys niveipes*, un nombre que había sido dejado como sinónimo de *T. laniger* por varias décadas. Aunque existe similitud superficial entre las dos especies, un examen más detallado y nuevos estudios mostraron que difieren externamente en el color de las patas y la coloración general del dorso, e internamente difieren en algunos caracteres craneales, cromosómicos y genético moleculares. También, ecológicamente se diferencian en el uso o preferencia del hábitat ya que *T. laniger* parece estar más asociada a ambientes

cerrados o de bosque, mientras que *T. niveipes* se asocia más a sitios abiertos como el páramo, pudiendo encontrarse poblaciones de cada especie viviendo en condiciones de alopatria. Sin embargo, localmente cuando los ambientes se mezclan, como en un ecotono entre bosque y páramo, ambas especies también pueden convivir en simpatria (López-Arévalo *et al.* 1993). Sin embargo, en otros casos, en alguno de estos ambientes solo una de estas dos especies parece estar presente (Liévano-Latorre & López-Arévalo 2015).

En otras palabras, cuando domina el ambiente cerrado de bosque parece estar presente solo una de las dos especies (*T. laniger*) mientras que cuando domina el ambiente abierto solo se encuentra la otra especie (*T. niveipes*). En contraste, en un ambiente mixto o de mosaico de los dos ambientes pueden estar las dos especies. Es decir que las dos especies de *Thomasomys* aquí mencionadas estarán en alopatria, cuando están separadas por el ambiente dominante, mientras que en un ambiente mixto las dos especies estarán en simpatria.

La anterior situación plantea una oportunidad para buscar y aportar evidencia que se espera sea consistente con la hipótesis ecológica de la especiación. En este sentido cabría esperar que se presentaran diferencias en las características demográficas y estrategias de historia de vida, así como en características morfológicas entre estas especies cuando están en condiciones de alopatria comparadas a cuando están en condiciones de simpatria. En el primer caso, las diferencias se podrían deber al tipo de hábitat o ambientes donde se encuentran, y en el segundo se adicionan posibles interacciones competitivas o separación en uno o varios ejes del nicho ecológico entre las dos especies.

En este contexto, se planteó este estudio el cual buscó responder a las siguientes preguntas de investigación:

- ¿Cómo varían los parámetros demográficos entre poblaciones de las especies *T. laniger* y *T. niveipes* cuando se encuentran en condiciones de alopatria en comparación a si están en simpatria?

- ¿Cómo varía la morfología y la conformación craneal entre las poblaciones simpátricas y alopátricas de las dos especies *T. laniger* y *T. niveipes* .
- ¿Es posible detectar cambios en las tasas vitales y en la conformación craneal asociados al tipo de ambiente que habitan y a la condición de vivir en alopatria o en simpatria?

## 1.2.- Hipótesis

- 1.2.1.- Donde domina el ambiente cerrado de bosque se asume que habrá menor depredación porque el ambiente brinda mayor refugio. En consecuencia se espera que sean la fecundidad y el crecimiento y no tanto la supervivencia, los parámetros de mayor importancia en el crecimiento poblacional de la población de *T. laniger* que hábitat el bosque.
- 1.2.2.- Por su parte, donde domina el ambiente abierto del páramo, se asume que la depredación es mayor, debido a menor oferta de refugios. En consecuencia, se esperaría que en la población de *T. niveipes*, que vive en el páramo la supervivencia de los adultos sea el parámetro demográfico más importante en su dinámica poblacional.
- 1.2.3.- En contraste, en un ambiente mixto, donde conviven en simpatria las dos especies, se espera que los parámetros demográficos de estas poblaciones difieran en alguna magnitud. Estas diferencias se deberían en este caso al efecto combinado del ambiente y la competencia interespecífica.
- 1.2.4.- La estructura y conformación del cráneo de las dos especies de *Thomasomys* manifiestan variaciones entre las poblaciones (intraespecíficas), así como variaciones entre las dos especies (interespecíficas), asociadas tanto a las características del ambiente donde se encuentran como a las condiciones de alopatria o simpatria.

1.2.5.- En alopatria *T. laniger* al ser más asociada al ambiente cerrado del bosque podría significar un tamaño de cuerpo más pequeño y cráneo con conformación más corto y robusto que la especie *T. niveipes* la cual está más asociada a las zonas abiertas del ambiente de páramo. En simpatria es posible que la competencia por recursos alimenticios se manifieste en características morfológicas del cráneo y mandíbula asociadas a una posible segregación en el nicho trófico.

### **1.3.- Objetivos**

#### **1.3.1.- General**

Analizar si las diferencias en las características demográficas y en la morfología craneal entre poblaciones alopátricas y simpátricas de especies de roedores altoandinos son consistentes con la hipótesis de especiación ecológica.

#### **1.3.2.- Específicos**

1.3.2.1.- Determinar las variaciones en los parámetros demográficos y las estrategias de historia de vida entre poblaciones de dos especies simpátricas y alopátricas de roedores de páramo *T. laniger* y *T. niveipes*.

1.3.2.2.- Evaluar las variaciones intra e interespecíficas en la morfología, tamaño y estructura o conformación craneal, entre poblaciones alopátricas y simpátricas de las especies *T. laniger* y *T. niveipes*.

1.3.2.3.- Establecer si las variaciones de las tasas vitales y en caracteres craneales de *T. laniger* y *T. niveipes* se pueden interpretar en función a las condiciones alopátricas y simpátricas.

#### 1.4.- Estructura del documento

Este documento contiene en adelante cinco capítulos. En el capítulo 2 se presenta una revisión conceptual del tema de la especiación, con énfasis en la teoría ecológica de la especiación. Con esta revisión se buscó dar un contexto teórico a la tesis. El capítulo 3 presenta una revisión del grupo zoológico de los roedores, con énfasis en los roedores altoandinos de la subfamilia Sigmodontinae y en particular de las dos especies del género *Thomasomys* que son el modelo biológico utilizado en esta tesis. Se buscó con ese capítulo complementar la contextualización de la tesis, desde el punto de vista del grupo de estudio. Le siguen los capítulos cuatro 4 al 6 que corresponden a los resultados generados en esta tesis. El capítulo 4 se enfoca en la variación demográfica entre las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* en condiciones de alopatria y simpatria. El capítulo 5 aborda la variación morfológica craneal entre las dos especies de *Thomasomys* en los mismos contextos de alopatria y simpatria. Se abordó la variación morfológica con un enfoque de morfometría geométrica, centrado en el estudio separado de las variaciones en el tamaño y en la conformación. Finalmente en el capítulo 6 se presentan de manera descriptiva las principales características de los ambientes de bosque, páramo y de lo que en el presente estudio se ha llamado mosaico, que es un ambiente mixto, con elementos tanto de bosque como de páramo. Las características descritas de estos ambientes se enfocan principalmente en su vegetación y su posible oferta de recursos para las poblaciones de *Thomasomys* estudiadas en esta tesis.

### 1.5.- Referencias

- Bridle, J.R. & T.H. Vines. 2007.** Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *TRENDS in Ecology and Evolution* 22 (3): 140-147.
- Brown J.H. & D.E. Wilson. 1994.** *Natural History and Evolutionary Ecology*. Pp. 377-397 en: Rirney, E. C. & J.R. Choate. (Editors). *Seventy five Years of Mammalogy (1919-1994)*. Special Publications No. The American Society of Mammalogist. Library of the Museum of Comparative Zoology Harvard University
- Cam, E. 2009.** Contribution of Capture-Mark-Recapture Modeling to Studies of Evolution by Natural Selection. Pp. 83-129 In. Thomson, D.L.; E. G. Cooch & M.J. Conroy (Eds). *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Environmental and Ecological Statistics Series: Volume 3. Springer.
- Carleton, M. D. & G. G. Musser. 2005.** Order Rodentia. Pp.745-752. In: Wilson, D. E. & D.M. Reeder(eds), *Mammal Species of the World, Third Edition*. The Johns Hopkins University Press.
- Conroy, M.J. 2009.** Application of Capture–Recapture to Addressing Questions in Evolutionary Ecology. Pp. 131-156. In: Thomson, D.L.; E. G. Cooch & M.J. Conroy (Eds). *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Environmental and Ecological Statistics Series: Volume 3. Springer.
- Endler J.A. 1986.** *Natural selection in the wild*. Princeton, University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.
- Fitzpatrick, B.M., J. A. Fordyce & S. Gavrilets. 2008.** What, if anything, is sympatric speciation? *J. Evol. Biol.* 21: 1452-1459.
- Gavrilets, S. 2003.** Models of speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution* 57(10): 2197–2215.
- Gómez-Laverde, M.; O. Montenegro-Díaz, H. López-Arévalo, A. Cadena & M. L. Bueno. 1997.** Karyology, morphology, and ecology of *Thomasomys laniger* and *T. niveipes* (Rodentia) in Colombia. *Journal of Mammalogy* 78(4): 1282-1289.
- Liévano-Latorre, L. F. & H. F. López-Arévalo. 2015.** Comunidad de mamíferos no voladores en un área periurbana andina, Cundinamarca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 20(2): 193-202.

- Linares, O. J. 1998.** Mamíferos de Venezuela. Editorial. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela. 691 p. Martino y Aguilera.
- López-Arévalo, H.F & O. L. Montenegro-Díaz. 1993.** Mamíferos no voladores de Carpanta. Pp. 165-187, En: Carpanta, selva nublada y páramo (G. Andrade, Ed.). Fundación Natura, Bogotá, Colombia.
- López-Arévalo, H.F; O.L. Montenegro-Díaz & A. Cadena. 1993.** Ecología de los pequeños mamíferos de la Reserva Biológica Carpanta, en la Cordillera Oriental colombiana. *Studies on Neotropical Fauna and Environment, Ecology and Systematics* 28: 193-210.
- Mallet, J. 2008.** Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363: 2971–2986.
- Mallet, J.; A. Meyer, P. Nosil & J.L. Feder. 2009.** Space, sympatry and speciation. *J. Evol. Biol.* 22: 2332–2341.
- Mazer, S.J. & J. Damuth. 2001a.** Nature and causes of variation. Pp. 3-15. In: Fox, C.W; D.A. Roff & D.J. Fairbairn (Eds.). *Evolutionay Ecology. Concepts and Case Studies.* Oxford University Press.
- Mazer, S.J. & J. Damuth. 2001b.** Evolutionary significance of variation. Pp. 16-28. In: Fox, C.W; D.A. Roff & D.J. Fairbairn (Eds.). *Evolutionay Ecology. Concepts and Case Studies.* Oxford University Press.
- Orr, M.R & T.B. Smith. 1998.** Ecology and speciation. *Tree* 13 (12): 502-506.
- Pérez-Mendoza, H.A. & J.J. Zúñiga-Vega. 2010.** Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. *Ciencias* 99: 14-22.
- Perfectti, F. 2002.** Especiación: Modos y Mecanismos. Pp. 307-321 En: *Evolución: La base de la biología.* Soler Cruz, M.(Coord.). Editores: Proyecto Sur. España.
- Pianka, E. R. 2000.** *Evolutionary Ecology.* Sixth Edition. An Imprint of Addison Wesley Longman Inc.-HarperCollins College Publishers.
- Reig, O. 1986.** Diversity patterns and differentiation of High Andean Rodents. Págs. 404-439. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.). *High altitude tropical biogeography.* Oxford University Press.
- Roff, D. A. 1992.** *The evolution of life histories.* Chapman and Hall, New York, U.S.A.

- Saether, B. K. & O. Bakke. 2000.** Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81(3): 642-653.
- Schluter, D. 2001.** Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* 16(7): 372-380.
- Stahl, J. T. & M. K. Oli. 2006.** Relative importance of avian life-history variables to population growth rate. *Ecological Modelling* 198: 23-39.
- Stearns, S.C. 1992.** The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Via, S. 2001.** Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 381–390.
- Zúñiga-Vega, J. J., T. Valverde, R. I. Rojas González & J. A. Lemos-Espinal. 2007.** Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* 2: 324-335.

# **Capítulo 2. Teoría de la especiación ecológica y demografía en la variación interpoblacional**

## **2.1.- Introducción**

En este capítulo se hace una breve revisión del concepto de especiación ecológica con el fin de dar un contexto teórico a los capítulos siguientes en los cuales se presentan las variaciones demográficas y morfológicas inter e intraespecíficas en poblaciones de los roedores altoandinos *T. laniger* y *T. niveipes*. Se parte de una breve revisión del concepto de especie y de los tipos de especiación, para destacar la importancia de la especiación ecológica. A continuación se resumen algunas ideas principales específicas a la especiación ecológica y la evidencia relativa al tema, que se espera ponga de manifiesto la importancia del enfoque demográfico y morfológico abordado a la luz de las hipótesis de investigación y los objetivos planteados en el presente estudio.

## **2.2.- Concepto de especie**

Casi todas las definiciones de especie indican que esta consiste de grupos de poblaciones que se entrecruzan, comparten rasgos distintivos y evolucionan independientemente (Perfectti 2002). El concepto biológico de especie es el más utilizado por los biólogos evolutivos interesados en la especiación, a pesar de las limitaciones que este tiene al tratar los aspectos reproductivos y sexuales de las especies. Por esto, nuevos conceptos consideran la especie como la unidad más inclusiva de individuos, con mecanismos de cohesión fenotípica y genotípica que promueven el parentesco genético y el uso de un mismo nicho fundamental (intercambiabilidad demográfica o ecológica) (Templeton 1989, 1998). En las concepciones prevalecientes, las especies se entienden como entidades distintivas y discretas en la naturaleza. Sin embargo una visión diferente plantea que las

especies se podrían concebir mejor como un continuo con “variedades” que se considerarían como especie una vez que la selección natural divergente produce un salto o brecha en rasgos morfológicos o fenotípicos.

Por debajo del nivel de especies habría razas o ecotipos bien definidos, mientras que por encima del nivel de especie, ocurre la hibridización. Este continuo es evidente, tanto en grandes regiones geográficas como localmente, en simpatria. Así, habría evolución gradual de las especies a partir de razas ecológicas y biotipos, hasta especies híbridas y finalmente a especies que ya no se cruzan (Mallet 2008).

Darwin (1859) propuso que las especies evolucionan a partir de morfos, variedades y razas geográficas; y que las especies, reconocidas por discontinuidades morfológicas, forman un continuo de variedades. La evolución de estas discontinuidades o “especiación” por selección divergente, llevaría a la extinción de los fenotipos o formas intermedias, causada por la competencia u otros factores ecológicos. En general parece prevalecer el “concepto biológico de especie” de Mayr, el cual considera la especie como un grupo de poblaciones aisladas reproductivamente (Coyne & Orr 2004, Futuyma 2005), lo que conduce a considerarlas como entidades "reales" y discretas. Sin embargo, si en la naturaleza fueran comunes estados intermedios desde poblaciones locales, razas geográficas o ecológicas, hasta especies completas, sería evidencia de que puede ocurrir divergencia continua que conlleve a la especiación, aunque las poblaciones estén en contacto (Mallet 2008).

Se sabe que las variedades se mezclan de forma imperceptible, por lo que reconsiderar el punto de vista darwiniano inicial, permitiría entender mejor los mecanismos de la evolución. En determinado momento las razas geográficas hicieron parte del concepto de “especies politípicas”, aunque a finales del siglo 19 e inicio del 20, se consideró que la evolución de tales formas geográficas era diferente de la evolución de formas sobrepuestas en simpatria (Mallet 2004, 2007a, 2007b). Tal divergencia no se consideró lo mismo que la especiación si las nuevas formas producto de la divergencia se sobreponían en simpatria, aunque se reconocía que este tipo de evolución sí podría contribuir a la multiplicación de

especies. Por esto hacia 1940, se propuso que la especiación se podría considerar como la evolución de formas diferenciadas que podrían coexistir en simpatría (Mallet 2008).

El concepto politípico de especie implicado en la simpatría fue base para estudios de taxonomía y biología evolutiva hasta aproximadamente la década de 1980, aunque ahora parece haber consenso hacia un enfoque más filogenético (Mallet 2007b, Papadopoulou *et al.* 2008). La definición politípica de especie implica que la especiación consiste de la evolución de formas diferenciadas morfológica y genéticamente, que podrían ocurrir en simpatría (Mayr 1942, Cracraft 1989, Mallet 1995, Coyne & Orr 2004, Mallet 2008).

### **2.3.-Tipos de especiación**

La especiación se refiere a cualquier proceso de divergencia que produce grupos de individuos que eventualmente se podrían reconocer como especies (Fitzpatrick *et al.* 2008). Según el criterio espacial, el cual es el más empleado para diferenciar los tipos de especiación, en los mecanismos de especiación se pueden distinguir tres o cuatro tipos básicos: alopátrica, parapátrica (y estasisipátrica) y simpátrica. En la especiación alopátrica la separación geográfica o ecológica de un acervo genético continuo produce dos o más poblaciones aisladas espacialmente, por medio de mecanismos geográficos o vicariantes, por especiación en poblaciones periféricas (especiación peripátrica), o bien mediante un tipo de especiación alopátrica aplicable a especies asexuales. En la especiación parapátrica la especie hija comparte el rango de distribución con la especie madre sin una separación geográfica completa y se hibridiza en las zonas de contacto, divergiendo luego por factores estocásticos o por selección natural. La idea clásica y dominante es que las especies surgen como subproducto de la evolución de poblaciones en alopatría; aunque la especiación en simpatría parece ahora adquirir mayor preponderancia que antes.

No obstante, la anterior clasificación de los mecanismos de especiación basados en un contexto geográfico al parecer no proporcionan una base satisfactoria de análisis (Via 2001, Fitzpatrick *et al.* 2008, The Marie Curie Speciation Network 2012). La especiación simpátrica implica la divergencia e independencia evolutiva de algunas subpoblaciones o

*demes* dentro de un espacio geográfico común, en el cual las nuevas poblaciones tienen diferentes nichos ecológicos aunque se encuentran en el rango de distribución de la especie ancestral. La especialización en el uso diferencial de recursos del hábitat puede conducir a la divergencia; aunque también se puede producir especiación por hibridación entre especies próximas o bien ser esta impulsada por selección disruptiva/diversificadora (Perfectti 2002).

Las poblaciones diferenciadas, razas locales o especies descendientes ubicadas en diferentes parches o fragmentos de hábitat discretos pueden compartir o sobreponer áreas geográficas pero no encontrarse en el mismo tiempo y lugar debido a sus distintos nichos ecológicos. Las definiciones de especiación simpátrica se basan en el concepto biológico de especie, lo que implica un componente biogeográfico y el aislamiento reproductivo que afecta el flujo de genes (Kondrashov & Mina 1986, Via 2001, Berlocher & Feder 2002, Gavrillets 2003). Así, la divergencia con flujo de genes parece ser el modelo más general y aceptado de divergencia que conlleva a la especiación simpátrica y quizás podría ser el proceso más común de divergencia que ocurre en la naturaleza (Fitzpatrick *et al.* 2008). De esta forma evitar la competencia, explotar nuevos recursos, evitar parásitos o competidores interespecíficos, entre otros factores ecológicos o ambientales, pueden promover la divergencia y la posterior especiación. Entonces, la especialización en nuevos recursos o ambientes puede considerarse un caso particular de selección disruptiva que puede conducir a especiación; estas ideas se pueden englobar en lo que hoy en día se llama la hipótesis ecológica de la especiación.

#### **2.4.-Especiación ecológica**

En la hipótesis ecológica de la especiación, el aislamiento reproductivo evoluciona por selección natural divergente sobre rasgos diferenciales entre ambientes; puede ocurrir en alopatria o en simpatria, e implicar varios agentes de selección natural y combinación de procesos adaptativos (Schluter 2001). La selección divergente (incluyendo la divergencia disruptiva) actúa sobre rasgos de forma diferente entre poblaciones o subpoblaciones en ambientes contrastantes y conduce a la evolución posterior del aislamiento reproductivo.

Los ambientes pueden diferir en elementos bióticos y abióticos del hábitat (p.e. clima, recursos, vegetación y estructura física) así como interacciones con otras especies (p.e. competencia por recursos, depredación, mutualismo y varias formas de interferencia interespecífica). La especiación ecológica puede originar aislamiento precruzamiento, principalmente aislamiento poscruzamiento o a una combinación de ambos, actuando mediante selección natural sobre rasgos demográficos, morfológicos, fisiológicos o comportamentales (Schluter 2001). En estos casos, el aislamiento reproductivo no sería favorecido directamente por la selección natural, sino que sería consecuencia secundaria de la diferenciación genética impulsada por la selección sobre otros rasgos; este proceso es llamado *mecanismo por subproducto* (Orr & Smith 1998, Schluter 2001, Mallet 2008).

En alopatria los agentes de selección podrían incluir recursos contrastantes, depredadores, competidores, simbioses citoplasmáticas, estructura del hábitat que afecta la locomoción o la transmisión de señales de comunicación, y otros factores bióticos o abióticos. Sin embargo, con la interacción entre las especies nacientes en la fase simpátrica, el aislamiento reproductivo se podría completar ayudado por agentes de selección adicionales. La selección divergente podría también generar diferencias morfológicas que resultan en depredación (o sobrevivencia) diferencial u otros aspectos que reduzcan la adecuación (*fitness*) de los híbridos después de un contacto secundario. Así, la selección natural divergente es un importante proceso en la diferenciación fenotípica, primordial en la radiación adaptativa y por esto se podría esperar que contribuya con la especiación; aunque los mecanismos y su funcionamiento aún son poco entendidos (Schluter 2001, Via 2001).

### **2.5.- La evidencia de la especiación ecológica**

Varios estudios con diversos taxa indican que la selección natural causada por cambios en aspectos ecológicos es importante en la adaptación, la divergencia y la especiación, y al parecer estos cambios pueden generar altas tasas de divergencia evolutiva (Carroll *et al.* 1997, Losos *et al.* 1997, Reznick *et al.* 1997). Aunque en los estudios de la divergencia y la especiación es central considerar los aspectos ecológicos (Bush 1994, Orr & Smith 1998, Fox *et al.* 2001), su importancia no es tan manifiesta pues algunos debates, tales como si el

aislamiento reproductivo puede evolucionar en simpatria, la importancia de la selección frente a la deriva (Barton 1996, Coyne 1992, Orr & Smith (1998), o si la especiación se produce simpátrica o alopátricamente, limita las investigaciones sobre los procesos ecológicos que pueden ser importantes en la especiación.

La mayoría de los estudios sobre los factores ecológicos en la especiación se han centrado en si se produce la especiación en simpatria; al parecer esto se debe a que un enfoque en simpatria solo direcciona parcialmente el papel de la ecología pues el flujo existente de genes entre poblaciones simpátricas podría prevenir e inhibir la divergencia del aislamiento reproductivo (Felsenstein 1981). Por lo tanto, el aislamiento reproductivo ecológicamente impulsado puede ser más fácil de detectar entre poblaciones alopátricas. Adicionalmente las poblaciones alopátricas están sujetas a selección divergente por factores que actúan a grandes escalas geográficas (altitud, por ejemplo); mientras que la selección divergente bajo simpatria al parecer no funciona a estas escalas.

Sin embargo, varios estudios recientes indican que los tiempos ecológico y evolutivo se sobreponen y es útil integrar ambas escalas temporales. Por ejemplo, poblaciones del hemíptero *Jadera haematoloma* han evolucionado genéticamente basadas en diferencias en su morfología trófica, tasas de crecimiento, sobrevivencia y fecundidad. En la lagartija *Anolis sagrei* la morfología de las patas, las características de la carrera y la estructura de la vegetación estuvieron muy relacionadas; en consecuencia, especies similares o hermanas filogenéticas de *Anolis* cada una en diferente tipo de hábitat, han evolucionado varias veces y de forma independiente, conformando comunidades con ecomorfos similares de orígenes evolutivos diferentes (Schluter 1996, Losos *et al.* 1997, Reznick *et al.* 1997, Smith *et al.* 1997, Losos *et al.* 1998).

El tamaño del cuerpo diverge entre especies de peces simpátricos de *Gasterosteus* spp. al parecer como resultado de selección natural contrastante entre los hábitats que usan (Nagel & Schluter 1998). De forma similar en los pinzones de Darwin, el tamaño y forma del pico y del cuerpo, fuertemente seleccionados para explotar diferentes alimentos, también son señales de discriminación interspecífica útiles en el apareamiento diferencial (Ratcliffe &

Grant 1983). La diferenciación adaptativa de rasgos de historias de vida también ha conducido a aislamiento reproductivo en algunos insectos (Miyatake & Shimizu 1999).

En poblaciones naturales del pez neotropical guppy (*Poecilia reticulata*) que habitan en arroyos, el estar sujetos a diferente grado de depredación afecta rasgos de su historia de vida; así, por ejemplo, al aumentar la depredación los individuos maduran más rápido y a menor tamaño, y también se afecta el tamaño y madurez de las hembras (Orr & Smith 1998). Desde este punto de vista, otras especies estudiadas son los peces *Gasterosteus aculeatus* con variaciones en morfología trófica, coloración de machos y comportamiento de apareamiento (Taylor *et al.* 1997, McPhail 1984); peces cíclidos Haplochromine en cuanto a su comportamiento, coloración y morfología (Meyer *et al.* 1990, Johnson *et al.* 1996), y la especie *Salvelinus alpinus* en cuanto a cambios en aspectos ecológicos, comportamiento y patrones de historias de vida (Volpe & Ferguson 1996); la mariposa *Heliconius erato* en cuanto a coloración de las alas (Brower 1994); y en aves (*Melospiza melodia*) se producen cambios en el tamaño y color del plumaje (Zink & Dittmann 1993), mientras que en *Andropadus virens* las diferencias morfológicas de las alas y el pico persisten en poblaciones entre hábitats contrastantes de bosques lluvioso y ecotonos independientemente de un alto flujo de genes (Smith *et al.* 1997).

En muchas taxa la segregación o variación resulta de la correlación entre el fenotipo y el uso de recursos (Schluter 1996, Meyer 1993, Robinson & Wilson 1994, Robinson *et al.* 1996, Schluter & McPhail 1993, Skulason *et al.* 1989, Schluter 1995, Smith & Skulason 1996), aunque también se ha investigado la relación entre la segregación ecológica y la evolución del aislamiento reproductivo (Schluter 1995, Nagel & Schluter 1998).

Otros estudios han mostrado que la evolución de las señales visuales y acústicas de cortejo son influidas por características del hábitat (Endler & Basolo 1998, Endler & Théry 1996). Por ejemplo la divergencia intraespecífica en los cantos de la rana *Acris crepitans*, que es diferente entre hábitats abiertos y boscosos, marca diferencias en el poder de transmisión de las llamadas de cortejo en cada ambiente. En zorros simpátricos, las diferencias en el

tamaño corporal y el uso del hábitat, favorecen la coexistencia más que las diferencias tróficas (Zapata *et al.* 2008).

Varios estudios de ecología de comunidades de mamíferos han mostrado que las especies que coexisten tienden a ser diferentes en tamaño corporal, forma del cuerpo y otros atributos (Bowers & Brown 1982, Findley 1989, Hope & Brown 1986) y tienden a usar diferentes microhábitats (Brown & Lieberman 1973, Lemen & Rosenzweig 1978, M'Closkey 1981, Price 1978, Rosenzweig & Winakur 1969, Brown & Wilson 1994). Varios estudios sobre evolución de historias de vida y sistemas sociales fueron hechos con roedores e implicaron relaciones alométricas y sus patrones de variación con respecto al tamaño corporal. Otros estudios sobre alometría de rasgos de historias de vida, tales como tamaño de la camada, tiempo de gestación e inversión materna en la descendencia (Clutton-Brock & Harvey 1983, Eisenberg 1981, Eisenberg & Wilson 1979), mostraron correlatos del tamaño del cuerpo expresado en relaciones alométricas en varias especies de mamíferos; las desviaciones de estas relaciones se atribuyeron a limitaciones evolutivas o a adaptaciones a condiciones ecológicas especiales (Millar 1977, Millar & Zammuto 1983, Brown & Wilson 1994).

En lagartos (*Xenosaurus platyceps*), Rojas-Gonzalez *et al.* (2008) encontraron variación entre poblaciones en características demográficas y estrategias de historia de vida, y proponen evidencia de que las condiciones ambientales de un lugar afectan la expresión de los aspectos demográficos y los rasgos de historia de vida (Hedderson & Longton 1996, Sears 2005, Zamora-Abrego *et al.* 2007). De otra parte, poblaciones del sapo *Rhinella marina* variaron en supervivencia, depredadores, y en la forma corporal, aunque estas tres variables no se relacionaron; por lo cual se sugiere que otras causas de mortalidad diferentes a la depredación así como otros agentes selectivos (competencia por recursos o selección diferente de alimentos o refugios) originarían diferencias en las tasas de supervivencia entre las poblaciones estudiadas (Vega-Trejo *et al.* 2014).

Las diferencias en las características demográficas, en historias de vida y en los patrones ecomorfológicos entre poblaciones de una misma especie pueden tener una base genética

que resulta de adaptaciones locales a un conjunto particular de factores selectivos (Niewiarowski & Roosenburg 1993, Roff 1992). Un efecto ecológico sobre los mecanismos de especiación se podría soportar si el aislamiento reproductivo se incrementa entre las líneas o linajes de diferentes ambientes parentales y disminuye entre líneas híbridas de un mismo ambiente. Si los factores genéticos no ambientales son responsables de la divergencia, las comparaciones entre hábitats podrían mostrar diferencias independientemente de la cantidad de flujo genético (Smith *et al.* 1997). Sin embargo, para que ocurra la evolución, al menos algo de la variación entre individuos en rasgos que afectan la sobrevivencia y los sucesos reproductivos se debe transmitir de padres a hijos. La selección actúa sobre los fenotipos expresados y tanto la expresión de la variación genética como la fuerza de la selección dependen del ambiente (Kruuk *et al.* 2008). Adicionalmente, la plasticidad adaptativa de rasgos clave quizás pueda permitir a las poblaciones seguir cambiando ante las presiones de selección, sin que evolucionen mucho (Reed *et al.* 2011).

## **2.6.- Demografía e historia de vida**

La demografía estudia la estructura y la dinámica de las poblaciones biológicas, para entender sus mecanismos y predecir su comportamiento futuro (Gotelli 2001, Lemos Espinal *et al.* 2005). Una población se conforma de individuos de diferentes clases de sexo y edades o estados de desarrollo, a las cuales se asocian tasas demográficas o tasas vitales y de cuyos valores dependen las oscilaciones en su estructura y su abundancia (Heppel *et al.* 2000, Gotelli 2001, Akcakaya *et al.* 1999, Lemos Espinal *et al.* 2005).

La abundancia de una población resulta de la interacción y balance entre los nacimientos, las muertes, la emigración y la inmigración, lo que determina si una población crece o decrece (Krebs 1989, Gotelli 2001, Akcakaya *et al.* 1999, Alstad 2007). Para analizar estos aspectos los modelos demográficos matriciales (Caswell 1989), permiten calcular la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ), la estructura estable por clases de edad o estadios y el valor reproductivo por cada categoría de edad, estado de desarrollo o tamaño. Luego, los análisis de perturbación prospectiva (análisis de sensibilidades y elasticidades) permiten identificar las tasas demográficas y las fases del ciclo de vida más importantes para determinar la

estrategia de crecimiento poblacional (incremento en  $\lambda$ ) (De Kroon *et al.* 1986, Heppel *et al.* 2000, Caswell 1989, Lemos Espinal *et al.* 2005).

Dados su poder descriptivo y predictivo el estudio de las poblaciones con modelos matriciales además de brindar información ecológica, permite hacer análisis e interpretaciones sobre posibles presiones selectivas útiles para estudiar mecanismos de especiación o bien para buscar aplicaciones para la conservación de las poblaciones (Van Groenendael *et al.* 1988, Crouse *et al.* 1987, Zúñiga-Vega *et al.* 2007, Govindarajulu *et al.* 2005).

Las características de cada especie se originan en el hecho que para cada una de ellas evolucionó una estrategia de historia de vida, que le garantiza sobrevivir exitosamente combinando y balanceando características o rasgos de historia de vida (*traits*) (Stearns 1992, Bennet & Owens 2006). De la combinación de tales rasgos resultan gran cantidad de posibles historias vida; aunque evolutivamente se priorizan y se equilibra la importancia de los rasgos basados en las potencialidades genotípicas y fenotípicas, y según las características ambientales. Esto conduce a competencia entre rasgos (*trade-offs*) restringiéndose la evolución simultánea de dos o más de ellos (Stearns 1992). Las limitaciones que imponen los *trade-offs*, limitan la estructuración evolutiva de las historias de vida y puede generarse complejidades y diferencias entre las especies y entre las poblaciones.

La investigación de las historias de vida son claves en los estudios de ecología evolutiva. Diferentes autores han estudiado la influencia que algunos rasgos de historias de vida sobre la dinámica de las poblaciones, dada su importancia en el conocimiento ecológico de las especies y su potencial aplicación para entender varios aspectos de las poblaciones (Cole 1954, Crouse *et al.* 1987, Stearns 1992, Brault & Caswell 1993). En poblaciones de mamíferos de especies que maduran temprano (crecimiento rápido), tienen vida corta y camadas grandes (mamíferos "rápidos", como algunos roedores y pequeños carnívoros), el mayor efecto sobre la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ) lo ejerce la tasa de fecundidad (sus elasticidades son altas), pero es baja la elasticidad de la supervivencia de adultos (Heppel *et*

al. 2000, Saether & Bakke 2000, Oli & Dobson 2003, Oli 2004, Stahl & Oli 2006, Clark & Martin 2007). Sin embargo, Pérez-Mendoza & Zúñiga-Vega (2010) destacan en particular que bajo la teoría del continuo rápido-lento de Promislow & Harvey (1990), el punto central es que la intensidad en la mortalidad actúa como mecanismo de selección principal, lo que explicaría la gran variación que presentan las historias de vida. Así, en los organismos con ciclos de vida ya sea cortos o largos, tales atributos se relaciona fuertemente con la intensidad en la mortalidad; es decir, los mamíferos “rápidos” con altas tasas de mortalidad, alcanzan madurez y logran mayor talla a edades tempranas, tienen camadas grandes, crías pequeñas, tiempos de gestación cortos y son poco longevos. Lo contrario ocurre con los mamíferos “lentos” en los cuales la mortalidad es baja por lo cual crecen más lento, maduran o llegan a tallas grandes en más tiempo (y generalmente son más grandes), tienen camadas pequeñas con individuos grandes, alto cuidado parental, mayores tiempos de gestación y son de mayor longevidad.

Un mecanismo alternativo propuesto para explicar la variación en las características de las historias de vida es el modelo del mejor apostador (*bet-hedging*), el cual se basa en la importancia del efecto de la presión selectiva atribuible a la variabilidad ambiental. De esta manera, en ambientes muy variables se favorecerían los organismos que “invierten” poco en la reproducción, pues si toda una progenie crece en un momento desfavorable se puede perder todo el esfuerzo reproductivo. Así que cuando no se sabe qué va a ocurrir en el entorno lo mejor es “apostar” a tener pocos hijos. Las teorías del continuo rápido-lento y la teoría del mejor apostador son dos propuestas que tratan de explicar los mecanismos por medio de los cuales actúa la selección natural sobre la estructuración de los ciclos de vida (Pérez-Mendoza & Zúñiga-Vega 2010).

Con base a lo expuesto en el anterior contexto teórico, se espera por lo tanto que los resultados hallados en el presente estudio contribuyan al conocimiento de la variación demográfica (Capítulo 4) y en la conformación morfológica (Capítulo 5) a la luz de las diferencias inter e intrapoblacionales que se presentan en las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* sujetas a presiones selectivas en alopatria y en simpatria, en ambientes contrastantes en las zonas altoandinas en la Cordillera Oriental de Colombia.

## 2.7.- Referencias

- Akcakaya, H. R., M. A. Burham & L. R. Ginzburg.** 1999. Applied population ecology. Principles and computer exercises using Ramas Ecolab 2.0. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Alstad, D.** 2007. Populus. Simulations on population biology. Versión 5.3. Department of Ecology, Evolution & Behavior. University of Minnesota.
- Barton, N.H.** 1996. Natural selection and random genetic drift as causes of evolution on islands, *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 351: 785–795.
- Bennet, P. M. & I. P. F. Owens.** 2006. Evolutionary ecology of birds. Life histories, mating systems and extinction. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press. New York.
- Berlocher, S.H. & J.L. Feder.** 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annu. Rev. Entomol.* 47: 773–815.
- Bowers, M. A. & J. H. Brown.** 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure. *Ecology* 63: 391–400.
- Brault, S. & H. Caswell.** 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74 (5): 1444–14564.
- Brower, A.V.Z.** 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91: 6491–6495.
- Brown, J. H. & G. A. Lieberman.** 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788–797.
- Brown J.H. & D.E. Wilson.** 1994. Natural History and Evolutionary Ecology. Pp. 377–397 In: Rirney, E. C. & J.R. Choate. (Editors). Seventy five Years of Mammalogy (1919–1994). Special Publications No. The American Society of Mammalogist. Library of the Museum of Comparative Zoology Harvard University
- Bush, G.L.** 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles, *Trends Ecol. Evol.* 9, 285–288.

- Carroll, S.P., Dingle, H. & S.P. Klassen. 1997.** Genetic differentiation of fitness-associated traits among rapidly evolving populations of the soapberry bug. *Evolution* 51: 1182–1188.
- Caswell, H. 1989.** Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. Primera Edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Clark, M.E. & T. E. Martin. 2007.** Modelling tradeoffs in avian life history traits and consequences for population growth. *Ecological Modelling* 209: 110–120.
- Clutton-Brock, T. H. & P. H. Harvey. 1983.** The functional significance of variation in body size in mammals. Pp. 632-663, in *Advances in the study of mammalian behavior* (J. F. Eisenberg & D. G. Kleiman, Eds.). Special Publications, The American Society of Mammalogists.
- Cole, L. 1954.** The populations consequences of life-history phenomena. *Quart. Rev. Biol.* 29: 103-137.
- Coyne, J. A. & H.A. Orr. 2004.** Speciation. Sunderland, MA. Sinauer Associates.
- Coyne, J.A. 1992.** Genetics and speciation. *Nature* 355: 511–515.
- Cracraft, J. 1989.** Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. Pp. 28–59 In: *Speciation and its consequences* (Ed. D. Otte), Sunderland, MA. Sinauer Associates.
- Crouse, D. T., L. B. Crowder & H. Caswell. 1987.** A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68(5): 1412-1423.
- Darwin, C. 1859.** *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* London, UK: John Murray.
- De Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael & H. Caswell. 1986.** Elasticities: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Eisenberg, J. F., & D. E. Wilson. 1979.** Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution* 32: 740-751.
- Eisenberg, J.F. 1981.** *The mammalian radiations.* University of Chicago Press, Chicago, 621 pp.

- Endler, J.A. & A.L. Basolo. 1998.** Neuroecology, perceptual biases, and sexual selection, *Trends Ecol. Evol.* 13: 415–420.
- Endler, J.A. & M. Théry. 1996.** Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds, *Am. Nat.* 148: 421–452.
- Felsenstein, J. 1981.** Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution* 35: 124–138.
- Findley, J.S. 1989.** Morphological patterns in rodent communities of southwestern North America. Pp. 253-264, in *Patterns in the structure of mammalian communities* (D. W. Morris, Z. Abramsky, B. J. Fox, and M. R. Willig, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University.
- Fitzpatrick, B.M., J. A. Fordyce & S. Gavrilets. 2008.** What, if anything, is sympatric speciation? *J. Evol. Biol.* 21: 1452-1459.
- Fox, C.W.; D.A. Roff & D.J. Fairbairn (Eds). 2001.** *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies.* Oxford University Press.
- Futuyma, D. J. 2005.** *Evolution.* Sunderland, MA. Sinauer Associates.
- Gavrilets, S. 2003.** Models of speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution* 57(10): 2197–2215.
- Gotelli, N. J. 2001.** *A Primer of Ecology.* Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Govindarajulu, P., R. Altwegg & B. D. Anholt. 2005.** Matrix model investigation of invasive species control: Bullfrog on Vancouver Island. *Ecological Applications* 15 (6): 2161-2170.
- Hedderson, T.A. & R.E. Longton. 1996.** Life history variation in mosses: water relations, size and phylogeny. *Oikos* 77: 31-43.
- Heppell, S.S.; H. Caswell & L.B. Crowder. 2000.** Life Histories and Elasticity Patterns: Perturbation Analysis for Species with Minimal Demographic Data. *Ecology* 81(3): 654-665.
- Hope, F. A., and J. H. Brown. 1986.** The bull's-eye method for testing randomness in ecological communities. *Ecology* 67: 1139-1155.

- Johnson, T.C.; C. A. Scholz, M. R. Talbot, K. Kelts, R. D. Ricketts, G. Ngobi, K. Beuning, I. Ssemmanda & J. W. McGill. 1996.** Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* 273: 1091–1093.
- Kondrashov, A.S. & S.I. Mina. 1986.** Sympatric speciation: when is it possible? *Biol. J. Linn. Soc.* 27: 201–223.
- Krebs Ch. J. 1989.** *Ecological methodology.* HarperCollins Publishers. New York.. 654pp.
- Kruuk, L. E. B., J. Slate & A. J. Wilson. 2008.** New answers for old questions: the evolutionary quantitative genetics of wild animal populations. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 525–548.
- Lemen, C. A., & M. L. Rosenzweig. 1978.** Micro habitat selection in two species of heteromyid rodents. *Oecologia*, 33: 127-135.
- Lemos Espinal, J. A., R. I. Rojas González & J. J. Zúñiga Vega. 2005.** Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad –CONABIO-. México.
- Losos, J.B., Warheit, K.B. & T.W. Schoener. 1997.** Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387: 70–73.
- Losos, J.B.; T. R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz & L. Rodríguez-Schettino. 1998.** Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115–2118.
- M'Closkey, R. T. 1981.** Microhabitat use in coexisting desert rodents— the role of population density. *Oecologia*, 50: 310-315.
- Mallet, J. 1995.** A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology and Evolution.* 10: 294–299. (doi:10.1016/0169- 5347(95)90031-4)
- Mallet, J. 2004.** Poulton, Wallace and Jordan: how discoveries in *Papilio* butterflies initiated a new species concept 100 years ago. *Syst. Biodiv.* 1: 441–452. doi:10.1017/S1477200003001300).
- Mallet, J. 2007a.** Hybrid speciation. *Nature* 446:279–283. (doi: 10.1038/nature05706)
- Mallet, J. 2007b.** Concepts of species. *Encyclopedia of Biodiversity* 1-15. Elsevier.
- Mallet, J. 2008.** Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363:2971–2986.

- Mayr, E. 1942.** Systematics and the Origin of species. New York. Columbia University Press.
- McPhail, J.D. 1984.** Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): Morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia, Can. J. Zool. 62: 1402–1408.
- Meyer, A. 1993.** Trophic polymorphisms in cichlid fish. Do they represent intermediate steps during sympatric speciation and explain their rapid adaptive radiation? Pp. 257–266, In: Trends in Ichthyology (Vol. 7) (Schroder, J.H., Bauer, J. and Schartl, M., eds), Blackwell.
- Meyer, A.; T.D. Kocher, P. Basasibwaki & A.C. Wilson. 1990.** Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. Nature 347: 550–553.
- Millar, J. S., & R. M. Zammuto. 1983.** Life histories of mammals: an analysis of life tables. Ecology 64: 631-635
- Millar, J. S. 1977.** Adaptive features of mammalian reproduction. Evolution, 31:370-386.
- Miyatake, T. & T. Shimizu. 1999.** Genetic correlations between life-history and behavioral traits can cause reproductive isolation. Evolution 53: 201–208.
- Nagel, L. & D. Schluter. 1998.** Body size, natural selection, and speciation in sticklebacks. Evolution 52: 209–218.
- Niewiarowski, P.H. & W. Roosenburg. 1993.** Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. Ecology 74: 1992-2002.
- Oli, M.K. & F.S. Dobson. 2003.** The Relative Importance of Life-History Variables to Population Growth Rate in Mammals: Cole's Prediction Revisited. The American Naturalist 161(3): 422-440.
- Oli, M. K. 2004.** The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. Basic and Applied Ecology 5: 449-463.
- Orr, M.R & T.B. Smith. 1998.** Ecology and speciation. TREE 13 (12): 502-506.
- Papadopoulou, A., Bergsten, J., Fujisawa, T., Monaghan, M. T., Barraclough, T. G. & A.P. Vogler. 2008.** Speciation and DNA barcodes: testing the effects of dispersal

- on the formation of discrete sequence clusters. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363:2987–2996. (doi:10.1098/rstb.2008.0066).
- Pérez-Mendoza, H.A. & J.J. Zúñiga-Vega. 2010.** Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. *Ciencias* 99: 14-22.
- Perfectti, F. 2002.** Especiación: Modos y Mecanismos. Pp. 307-321 en: *Evolución: La base de la biología*. Soler Cruz, M. (Coord.). Editores:Proyecto Sur. España.
- Price, M. V. 1978.** The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* 59: 910-921.
- Promislow, D. E. L. & P. H. Harvey. 1990.** Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *J. Zool. Lond.* 220: 417-437.
- Ratcliffe, L.M. & P.R. Grant. 1983.** Species recognition in Darwin's finches (Geospiza, Gould). I. Discrimination by morphological cues. *Anim. Behav.* 31: 1139–1153.
- Reed, T.E.; D.E. Schindler & R. S. Waples. 2011.** Interacting Effects of Phenotypic Plasticity and Evolution on Population Persistence in a Changing Climate. *Conservation Biology* 25 (1): 56-63.
- Reznick, D.N.; F.H. Shaw, F.H. Rodd & R.G. Shaw. 1997.** Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275: 1934–1937.
- Robinson, B.W. & D.S. Wilson. 1994.** Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *Am. Nat.* 144: 596–627.
- Robinson, B.W., Wilson, D.S. & G.O. Shea. 1996.** Trade-offs of ecological specialization: An intraspecific comparison of pumpkinseed sunfish phenotypes. *Ecology* 77: 170–178.
- Roff, D. A. 1992.** The evolution of life histories. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- Rojas-González, R.I.; C.P. Jones, J. J. Zúñiga-Vega & J.A. Lemos-Espinal. 2008.** Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia* 29: 245-256.
- Rosenzweig, M. L. & J. Winakur. 1969.** Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology* 50: 558-572.
- Saether, B. K & O. Bakke. 2000.** Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81(3): 642-653.

- Schluter, D. & J.D. McPhail. 1993.** Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 197–200.
- Schluter, D. 1995.** Adaptive radiation in sticklebacks: Trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology* 76: 82–90.
- Schluter, D. 1996.** Ecological causes of adaptive radiation, *Am. Nat.* 148: S40–S64.
- Schluter, D. 2001.** Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* 16(7): 372–380.
- Sears, M.W. 2005.** Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* 143: 25–36.
- Skúlason S.; S.S. Snorrason, D.L.G. Noakes, M.M. Ferguson & H.J. Malmquist. 1989.** Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *J. Fish Biol.* 35: 225–232.
- Smith, T.B. & S. Skulason. 1996.** Evolutionary significance of resource polymorphisms in fish, amphibians and birds, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 111–133.
- Smith, T.B.; R.K. Wayne, D.J. Girman & M.W. Bruford. 1997.** A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855–1857.
- Stahl, J. T. & M. K. Oli. 2006.** Relative importance of avian life-history variables to population growth rate. *Ecological Modelling* 198: 23–39.
- Stearns, S.C. 1992.** *The evolution of life histories.* Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Taylor, E.B., McPhail, J.D. & D. Schluter. 1997.** History of ecological selection in sticklebacks: uniting experimental and phylogenetic approaches, Pp. 511–534 In: *Molecular Evolution and Adaptive Radiation* (Givnish, T.J. and Systema, K.J., eds), Cambridge University Press.
- Templeton, A.R. 1989.** The meaning of species and speciation: a genetic perspective. Pp. 3–27 In: D. Otte & J.A. Endler (Eds.): *Speciation and its Consequences.* Sinauer, Sunderland, MA.
- Templeton, A. R. 1998.** Species and speciation: geography, population structure, ecology, and gene trees. Pp. 32–43 In: *Endless Forms: Species and Speciation.* D. J. Howard and S. H. Berlocher, eds. Oxford, Oxford University Press, 1998.

- The Marie Curie Speciation Network. 2012.** What do we need to know about speciation? Feature Review. *Trends in Ecology and Evolution* 27 (1): 27-39.
- Van Groenendael, J., H. de Kroon & H. Caswell. 1988.** Projection matrices in population biology. *Tree* 3(10): 264-269.
- Vega-Trejo, R.; J.J. Zúñiga-Vega & R. B. Langerhans. 2014.** Morphological differentiation among populations of *Rhinella marina* (Amphibia: Anura) in western Mexico. *Evol Ecol* 28:69-88. DOI 10.1007/s10682-013-9667-6
- Via, S. 2001.** Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 381–390.
- Volpe, J.P. & M.M. Ferguson. 1996.** A molecular genetic examination of the polymorphic arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Thingvallavatn, Iceland, *Mol. Genet.* 5: 763–772.
- Zamora-Abrego, J.G., Zúñiga-Vega, J.J. & A. Nieto-Montes de Oca. 2007.** Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *J. Herpetol.* 41: 630-637.
- Zapata, S.C.; D.E. Procopio, R. Martínez-Peck, J. I. Zanón & A. Travaini. 2008.** Morfometría externa y Reparto de Recursos en Zorros Simpátricos (*Pseudalopex culpaeus* y *P. griseus*) en el Sureste de la Patagonia Argentina. *Mastozoología Neotropical* 15(1): 103-111. Versión on-line ISSN 1666-0536. <http://www.sarem.org.ar>
- Zink, R.M. & D.L. Dittmann. 1993.** Gene flow, refugia, and evolution of geographic variation in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *Evolution* 47: 717–729.
- Zúñiga-Vega, J. J., T. Valverde, R. I. Rojas González & J. A. Lemos-Espinal. 2007.** Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* 2: 324-335.

## **Capítulo 3. Origen y diversificación de los sigmodontinos y conocimiento de *Thomasomys* en Colombia**

### **3.1.- Introducción**

En este capítulo se presenta una revisión sobre el origen y diversificación de los roedores en Suramérica, centrado en la subfamilia sigmodontinae, grupo natural al cual pertenecen las dos especies *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* tomadas como modelo de estudio de la presente investigación. Esta revisión se presenta con el fin de poner de manifiesto la importancia de este grupo de roedores y de estas especies en particular, como modelo biológico que permite incrementar su conocimiento morfológico, demográfico y ecológico. Así, el estudio con un enfoque demográfico (Capítulo 4) trata de generar evidencia sobre factores de posible presión selectiva generadora de su variación y diversidad en una escala de tiempo ecológico, puesto que las características demográficas pueden variar de forma más rápida que la morfología ante los cambios o variaciones rápidas o locales del ambiente. Mientras que el estudio de la variación morfológica en la conformación craneal (Capítulo 5) trata de generar conocimiento sobre posibles factores de presión en una escala evolutiva, porque se asume que las variaciones morfológicas entre las especies y entre las poblaciones reflejarían el resultado de adaptaciones ocasionadas por las diferencias impuestas por el ambiente biótico y abiótico a largo plazo. Ambos enfoques podrían contribuir a explicar mecanismos de diversificación mediante especiación ecológica, que sean útiles para explicar el origen y mantenimiento de la alta diversidad de esta subfamilia de roedores en las zonas altas del norte de los Andes.

Adicionalmente al final del capítulo se resumen los principales conocimientos que se tienen hasta el momento sobre la historia natural y algunos aspectos ecológicos de las dos especies de *Thomasomys*, los cuales se encuentran dispersos en varios estudios. Esperamos que esta

información sirva de base para poner de manifiesto el conocimiento ecológico actual que se posee sobre las especies modelo de estudio, como contexto explicativo a las variaciones demográficas y morfológicas, que son los temas centrales del presente trabajo.

Los roedores (Rodentia) son el orden o clado más abundante y variados dentro de los mamíferos vivientes (Fabre *et al.* 2012), con cerca del 42 % de la diversidad de mamíferos del mundo (Musser & Carleton 2005). Por su gran diversidad dentro de la fauna viviente de América del Sur, tienen un gran significado en la historia de la fauna neotropical desde el Oligoceno (Terciario Medio) hasta el presente (Reig 1981c, Hernández *et al.* 1992).

Aunque el endemismo de roedores en los Andes concuerda con la hipótesis de que el aislamiento geográfico ha sido la causa más importante de su diversificación, quizás sea más plausible considerar que hayan sido necesarios varios eventos complejos de dispersión, diferenciación local, pre-adaptación, y ajustes posteriores al incremento en la altitud, para configurar los patrones actuales de diversidad de la fauna de los altos Andes (páramos y punas) (Reig 1986). Es decir, varios episodios habrían afectado conjuntamente la evolución y composición de los mamíferos de las zonas altas de los Andes (Hoffstetter 1986, Reig 1981c, Reig 1986). Así, el origen y la historia de la biota de las zonas altas del norte de los Andes están marcados por el movimiento de los continentes, el levantamiento de los Andes, la aparición y desaparición de conexiones entre masas de tierra, y particularmente la conexión de Centroamérica con Sudamérica. Estos dos últimos eventos condicionaron desplazamientos latitudinales desde el sur y norte del continente de biota pre-adaptada a bajas temperaturas, así como la migración altitudinal de elementos desde tierras bajas tropicales (Reig 1981a, c). Adicional a estos factores, desde inicios del Cuaternario (cerca de 2,0-1,8 ma AP) se inició la sucesión de los períodos glaciales-interglaciales, que en las zonas altas contribuyeron a la extinción, especiación y redistribución de la biota (Flórez 2000). Los cambios climáticos asociados a estos eventos terminaron hace unos 10.000 a 9.500 años A.P. y finalmente durante el Holoceno (7.500-3.000 años A.P.), un clima más cálido permitió el avance hacia arriba del bosque andino y subpáramo y la disminución del páramo, que antes estuvo extendido e interconectado (Van der Hammen & Cleef 1986, Van der Hammen 1986).

Pero aunque es plausible que la diversificación de la biota Andina se atribuya principalmente a los cambios en clima y vegetación ocurridos durante el Pleistoceno operando en ciclos de aislamiento y dispersión determinados por la oscilación de los períodos glacial-interglacial del Cuaternario, no es claro que tal especiación alopátrica pueda ser la única explicación para la formación de especies y la diversidad de roedores en los biomas de los altos Andes (Reig 1986). En los roedores es frecuente la especiación a través de cambios cromosómicos (especiación cromosómica) en condiciones de parapatria (Nevo *et al.* 1974, Reig 1981 a y b), o aún posiblemente en condiciones de simpatria (Tiboche-García & Bueno 2010); tales mecanismos no necesariamente requieren largos períodos de aislamiento para la completa separación de especies. Es decir en estos casos no sería necesario invocar la teoría de los refugios pleistocénicos, aunque posiblemente ésta sí jugó un papel adicional en la especiación de roedores en los biomas de los altos Andes. La importancia de esto se podría establecer solo luego de conocer mejor y de forma detallada la sistemática, distribución geográfica y preferencias de hábitats de las especies de roedores que habitan actualmente las punas y los páramos (Reig 1986); pues el conocimiento actual sobre los límites de distribución tanto ecológica como geográfica, demografía y ecología poblacional, y parámetros de historia de vida e historia natural, es aún inadecuado para la mayoría de las especies que habitan los Andes tropicales (Mena *et al.* 2011). En particular el conocimiento sobre los roedores del género *Thomasomys* en los Andes es bastante pobre (Pacheco & Luna 2010).

Dentro de rodentia, el suborden Myomorpha agrupa a ratas y ratones silvestres (Patton *et al.* 2015) e incluye a la familia Cricetidae como la única familia de miomorfos en Suramérica. La familia Cricetidae está representada en este subcontinente por tres de sus cinco subfamilias: Tylominae, Neotominae y Sigmodontinae, con un fuerte predominio en especies dentro de esta última (Patton 2015). La familia Cricetidae presenta en su historia evolutiva los mayores cambios en sus tasas de diversificación, en comparación con otros roedores, debido a que posiblemente la colonización de nuevas áreas geográficas podría haber impulsado la especiación (Fabre *et al.* 2012); en esta familia se reconocen actualmente unos 22 géneros sudamericanos, entre los cuales se encuentra el género *Thomasomys*.

### **3.2.- Diversificación de la subfamilia Sigmodontinae**

Los sigmodontinos conforman la subfamilia más diversa y compleja de la familia Cricetidae, con cerca de 400 especies vivientes y 86 géneros con miembros pequeños a medianos (12-500 gr), y con amplia distribución en todos los ambientes terrestres desde el nivel del mar hasta los 5.000 m en los altos Andes (Musser & Carleton 2005, D'Elía *et al.* 2006, Parada 2013, Parada *et al.* 2015, Leite *et al.* 2014, D'Elía & Pardiñas 2015). Aunque algunos sigmodontinos pueden encontrarse en Centro y Norteamérica (D'Elía *et al.* 2007), son principalmente suramericanos y representan alrededor del 20 % de los mamíferos que habitan el subcontinente (Pardiñas *et al.* 2002). Al parecer esta extensa subfamilia se diversificó en Suramérica (Reig 1986, Patton *et al.* 2015); posee endemismos en 69 de sus 86 géneros (D'Elía & Pardiñas 2015, D'Elía 2003, D'Elía *et al.* 2007) y dentro de ella las relaciones taxonómicas aún se están construyendo (D'Elía *et al.* 2007, Patton *et al.* 2015).

La extensa distribución y gran diversidad de la subfamilia Sigmodontinae se atribuye a la amplia gama de historias de vida y adaptaciones ecomorfológicas que presentan los roedores en general (Fabre *et al.* 2012, Leite *et al.* 2014). En particular, se asume que los atributos biológicos de los sigmodontinos tales como cortos períodos de gestación, varias camadas anuales, gran número de crías, gran variedad de tipos y estrategias alimentarias, y su capacidad de dispersión, sumados a factores históricos tales como la ausencia de roedores nativos de tamaño pequeño y la gran heterogeneidad y dinámica de los ambientes naturales durante el Neogeno (Mioceno/Plioceno) permitieron su rápida colonización en Suramérica (Linares 1998). Posiblemente los cambios en el paisaje y nuevas colonizaciones dieron amplias oportunidades ecológicas que originaron su alta diversificación (Parada *et al.* 2015); esto llevó a la subfamilia Sigmodontinae a tener una radiación muy exitosa (Weksler 2003) y de gran magnitud en comparación con otros grupos (Reig 1986).

Tal exitosa adaptación a una gran diversidad de hábitats y estilos o hábitos de vida en una amplia distribución geográfica, indica que el contexto ecológico es relevante para entender la evolución de esta subfamilia (Parada 2013, Parada *et al.* 2015, D'Elía & Pardiñas 2015). Se considera que la subfamilia Sigmodontinae representa una de las pocas radiaciones

adaptativas demostrada en mamíferos (Schenk & Stepan 2015), tema que ha sido de continuo interés, debate y un **gran desafío** (Leite *et al.* 2014, D'Elia *et al.* 2006). Las controversias alrededor de su radiación se han centrado en el origen geográfico del ancestro común, el lugar donde ocurrió la diversificación basal y el momento de su entrada en Suramérica (Parada 2013).

Para explicar la colonización en Suramérica se han planteado varias hipótesis a partir de eventos relacionados con su historia biogeográfica (Fabre *et al.* 2012). Una de las primeras hipótesis propone “un arribo tardío” de los sigmodontinos a Suramérica, después del gran intercambio de fauna que se dio al finalizar la formación del istmo de Panamá (Leite *et al.* 2014). A partir de esto, Simpson en 1950 propuso que un grupo basal de Sigmodontinae tuvo una rápida radiación una vez que la forma ancestral llegó a Suramérica (Parada 2013). Variaciones a esta hipótesis plantean que los sigmodontinos evolucionaron al final del Mioceno (entre 23 a 6 millones de años A.P.) y principio del Plioceno (5 a 1,8 millones de años A.P.) en Centroamérica y en el sur de Norteamérica, donde se diferenciaron los principales linajes que posteriormente pasaron a Suramérica, donde hubo una radiación explosiva con una rápida acumulación de especies (Patterson & Pascual 1968 y Baskin 1978, citados en Parada 2013, Leite *et al.* 2014), considerándose entonces como invasores recientes en Suramérica (Reig 1986).

Una segunda hipótesis, propuesta por Hershkovitz en 1972 y desarrollada por Reig (1981), plantea un “arribo temprano” de los sigmodontinos a Suramérica a través del mar, durante el Mioceno temprano y medio (hace 23-11 millones de años A.P.), antes de la formación del Istmo de Panamá (Parada 2013, Leite *et al.* 2014). En esta hipótesis, la diferenciación de tribus, géneros y especies habría ocurrido localmente en varios sitios de los Andes luego de la llegada a Suramérica de un ancestro invasor proveniente de Norteamérica. Una vez llegado tal ancestro a Suramérica los sigmodontinos radiaron adaptativamente en diferentes regiones de los Andes, la cual se considera la principal región de diferenciación de éste grupo. Posteriormente, en episodios diferentes, alcanzaron las zonas de vida de las tierras bajas orientales (Reig 1986). García (2015) soporta la hipótesis de que la diversificación de

la subfamilia Sigmodontinae se dio mucho antes de la formación del Istmo de Panamá, mientras que la diferenciación de las tribus está asociada a la orogenia andina.

En la hipótesis de Marshall se propone que los sigmodontinos se originaron en Norteamérica y viajaron a través del istmo de Panamá durante el descenso del nivel del mar eustático hace 5-7 millones de años (Leite *et al.* 2014) y luego ocurrió su diversificación en Suramérica después de su reciente arribo (Parada 2013). Análisis filogenéticos a nivel molecular y con métodos para estimar el tiempo de divergencia (p.e. D'Elía 2003, D'Elía *et al.* 2006, Salazar-Bravo *et al.* 2013, Parada *et al.* 2013) han aumentado el conocimiento de la historia evolutiva de los sigmodontinos, su radiación y sus relaciones filogenéticas. Con base en estos hallazgos se han propuesto diferentes tiempos de diversificación de los sigmodontinos, desde hace 11,9 millones de años (Engel *et al.* 1998); 10-14 millones de años (Smith & Patton 1999); 10,6-14,5 millones de años (Steppan *et al.* 2004); o cerca de 12 millones de años en el Mioceno medio (Parada 2013, Lessa *et al.* 2014).

Parada *et al.* (2015) plantearon que a lo largo del Mioceno (23 a 6 millones de años A.P.) las tribus Akodontini, Oryzomyini, Phyllotini y Thomasomyini comenzaron a diversificarse; mientras que Abrotrichini y Sigmodontini se comenzaron a diversificar en el Plioceno (5 a 1,8 millones de años). Por su parte, recientemente García (2015) también encontró que la subfamilia Sigmodontinae se separó de su ancestro más reciente hace 11,3–10,3 millones de años, su diversificación se dio hace 9,2-6,8 millones de años y sus tribus empezaron a diversificarse en los últimos 5 millones de años.

Parada (2013) encontró mayores tasas de diversificación en los linajes de sigmodontinos de tierras bajas en comparación con los linajes de tierras altas, por lo cual destaca una correlación entre el hábitat ocupado y sus tasas de especiación; y propone que las tierras bajas tropicales jugaron un papel importante en su diversificación y especiación. La aparición de nuevos hábitats, los cambios geológicos y la vegetación abundante y variada durante el Mioceno/Plioceno habría promovido tal diversificación; junto a otros factores, como la orogenia y al acceso a nuevos recursos en la vegetación de hábitats abiertos en tierras bajas durante el Mioceno tardío (Parada *et al.* 2015).

Aunque los géneros que conforman la subfamilia Sigmodontinae están estrechamente vinculados entre sí por la morfología del pene, músculos, sistema digestivo, glándulas sexuales, estructura del pelo, dientes y cráneo (Reig 1986), estos han sido divididos en grupos formales o tribus (Reig 1986, Weksler 2003, Musser & Carleton 2005, D'Elía *et al.* 2006, Salazar-Bravo *et al.* 2013, Patton *et al.* 2015). Recientes análisis filogenéticos realizados a partir de caracteres morfológicos (p.e. Pacheco 2003) o datos moleculares (p. e. Smith & Patton 1999, D'Elía 2003, Weksler 2003, D'Elía *et al.* 2006, D'Elía *et al.* 2007, Salazar-Bravo & Yates 2007, Salazar-Bravo *et al.* 2013) dan evidencia natural para delimitar estos grupos, reconsiderando su composición.

Actualmente se reconocen nueve tribus y un grupo *incertae sedis* (D'Elía 2003, D'Elía *et al.* 2007, D'Elía & Pardiñas 2015). Sin embargo más de la mitad de las especies y géneros de la subfamilia pertenecen a las tribus Akodontini, Oryzomyini y Phyllotini (D'Elía & Pardiñas 2015); tal dominancia numérica en tres tribus sugiere que la diferenciación de Sigmodontinae tuvo lugar en Suramérica a través de tres principales episodios cladogenéticos (Reig 1986). La subfamilia Sigmodontinae es considerada como monofilética (Reig 1981 c, Engel *et al.* 1998, García 1999, Pacheco 2003, Weksler 2003, Fabre *et al.* 2012, Parada *et al.* 2015, García 2015). De acuerdo con análisis moleculares de D'Elía *et al.* (2006), la estructura de la radiación de los sigmodontinos está conformada por dos clados, uno de los cuales se denomina Oryzomyalia y contiene entre otras a la tribu Thomasomyini.

Por otro parte, las características de la historia natural, comportamiento alimentario y el papel ecológico de los sigmodontinos en los hábitats neotropicales es desconocido para muchos de estos roedores (Sahler *et al.* 2015). Sin embargo, en general las especies de sigmodontinos simpátricas presentan dietas disímiles como posible estrategia para evitar o disminuir la competencia (Noblecilla & Pacheco 2012); y quizás podrían ser importantes depredadores de artrópodos y actuar como frugívoros dispersores de semillas en los bosques montanos tropicales (Sahler *et al.* 2015).

Al parecer el área de origen de la distribución de las especies de la tribu Oryzomyini= Thomasomyini fue en el norte de los Andes en Ecuador, Colombia y Venezuela (Reig 1986); y el centro de diversificación del género *Thomasomys* incluye el oriente de Ecuador, donde varias especies se encuentran en simpatria (Voss 2003). Este género tiene elementos exclusivamente andinos (en selvas nubladas y páramos) (Soriano *et al.* 1999) y todas sus especies se encuentran en los Andes de Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y Bolivia por encima de los 1.500 msnm (Gómez-Laverde *et al.* 1997). La formación de las especies que conforman el género y su distribución fue fuertemente influenciada por los Andes (Pacheco & Luna 2010).

### **3.3.- Tribu Thomasomyini Steadman & Ray, 1982.**

A pesar de los análisis filogenéticos de roedores de la tribu Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) (Pacheco 2003) o la filogenia de roedores muroideos (Jansa & Weksler 2004), entre otros, las relaciones sistemáticas y filogenéticas entre los diferentes taxa de roedores sudamericanos (e.d. subfamilias, tribus y géneros), en su mayoría no son claras aún. Dentro de los sigmodontinos, la tribu Thomasomyini es un grupo con una historia taxonómica compleja (D'Elía *et al.* 2006), pobremente definido y uno de los menos conocidos e incluso no reconocido por algunos investigadores; sin embargo actualmente se considera a Thomasomyini como una tribu independiente y taxonómicamente hermana de la tribu Oryzomyini (Pacheco 2003). Estas dos tribus predominan en las áreas boscosas tropicales (D'Elía & Pardiñas 2015). Thomasomyini junto a Akodontini y Phyllotini presentan el mayor número de especies en altitudes intermedias en los Andes (Mena *et al.* 2011), mientras que en altitudes superiores a los 2.500 m., Thomasomyini es el grupo más numeroso en especies y en individuos (Lee *et al.* 2015).

De acuerdo con las relaciones filogenéticas en esta tribu evaluadas a partir de datos morfológicos (Pacheco 2003), la tribu Thomasomyini se conforma por un grupo natural de once géneros: *Abrawayaomys*, *Aepeomys*, *Chilomys*, *Delomys*, *Juliomys*, *Phaenomys*, *Rhagomys*, *Rhipidomys*, *Wilfredomys*, *Wiedomys* y ***Thomasomys***. Pero datos moleculares apoyan un clado monofilético de thomasominos conformado solo por cuatro géneros

predominantemente andinos (*Aepeomys*, *Chilomys*, *Rhipidomys* y *Thomasomys*) (Smith & Patton 1999, D'Elía *et al.* 2006). Stepan (1995) en su estudio de relaciones filogenéticas de sigmodontinos concluye que la tribu Thomasomyini es parafilética; mientras que los recientes estudios moleculares de García (2015) apoyan la monofilia de Thomasomyini y muestran que su diversificación habría ocurrido hace aproximadamente 5,7 millones de años.

Dentro de la tribu Thomasomyini, el género *Thomasomys* es el de mayor diversidad y complejidad taxonómica (D'Elía & Pardiñas 2015), hecho reflejado en la discrepancia de los resultados de varios estudios morfológicos y moleculares. Smith & Patton (1999) señalan a la tribu Akodontini como grupo hermano de los Thomasomyini; mientras que Pacheco (2003) sugieren a Oryzomyini como grupo hermano y García (2015) encuentra que Abrotrichini es la tribu hermana de Thomasomyini. El género *Thomasomys* es rico en especies endémicas, y es propio de los bosques nublados de los Andes tropicales desde Venezuela hasta Bolivia (Nowak 1999, Voss 2003).

### **3.4.- Género *Thomasomys* Coues, 1884.**

Los roedores del género *Thomasomys* pertenecen al suborden Myomorpha, superfamilia Muroidea, familia Cricetidae, subfamilia Sigmodontinae, tribu Thomasomyini (D'Elía *et al.* 2007, Carleton & Musser 2005). Este género es muy diverso y taxonómicamente complejo del cual actualmente se reconocen cerca de 29 especies vivientes muy similares entre si. Aunque para Colombia Alberico *et al.* (2000) reportan siete especies de *Thomasomys*, según el análisis morfológico y morfométrico de Pacheco & Luna (2010) es posible que existan unas 18 especies de este género en los Andes de Colombia.

El género *Thomasomys* descrito por Coues en 1884 (Musser & Carleton 2005) es propio de los Andes tropicales y agrupa varias especies endémicas de Suramérica (Nowak 1999, Voss 2003). Sus especies se encuentran en hábitats tropicales y subtropicales en la Sierra Nevada de Santa Marta y en los Andes de Colombia, así como en Venezuela, Ecuador, Perú y Bolivia, desde los 1.000 hasta los 4.500 m de altitud (Gómez-Laverde *et al.* 1997, Pacheco

2003, Pacheco 2015). La distribución de este género hacia el sur de Suramérica parece estar limitada por la deflexión de Huancabamba, al norte de Perú, que actuaría como barrera geográfica (Pacheco 2015).

Las complejas relaciones taxonómicas entre las especies del género *Thomasomys* están sin resolver y son débilmente sustentadas (Pacheco 2003, Parada *et al.* 2015). Algunos análisis muestran que *Thomasomys* es un género hermano de *Rhipidomys*, mientras otros sugieren que es un género hermano de *Chilomys* (Smith & Patton 1999). García (2015) también plantea una relación hermana entre los géneros *Thomasomys* y *Chilomys*, cuyo ancestro más reciente dataría de hace 5,2 millones de años indicando el inicio de la diversificación del género *Thomasomys* hace 4,4 millones de años.

En la diversidad de especies del género *Thomasomys* y su distribución, muy influenciada por la Cordillera de los Andes (Luna & Pacheco 2002), se encuentran elementos exclusivamente andinos que viven en páramos y bosques montanos y premontanos (Soriano *et al.* 1999, Pacheco 2003), con muchas especies endémicas en los bosques nublados y con una considerable variación morfológica (Pacheco 2015). Aunque los estudios ecológicos de *Thomasomys* son escasos, en la dieta de algunas de sus especies se han encontrado semillas intactas, restos vegetales, esporas de micorrizas y artrópodos (López-Arévalo *et al.* 1993, Noblecilla & Pacheco 2012). No obstante las variaciones en la dieta entre las especies pueden ser bastante notorias. Por ejemplo, *T. oreas* consume con frecuencia frutos y artrópodos, *T. aureus* parece ser especialista en frutos y plantas, mientras que *T. kalinowskii* es generalista al incluir en su dieta artrópodos, micorrizas, frutas y semillas de especies como *Gregia* sp., una bromelia de bayas rojas (Sahler *et al.* 2015). La especie *T. laniger* consume frutos, semillas e insectos; mientras que *T. niveipes* consume principalmente hojas jóvenes y otros restos vegetales (López-Arévalo *et al.* 1993). Especies simpátricas como *T. notatus* y *T. kalinowskii* ocupan el nicho de herbívoros sin llegar a competir entre ellas ya que cada especie consume diferentes tipos de plantas (Noblecilla & Pacheco 2012). Dentro de los thomasominos las frutas parecen jugar un papel importante en su dieta en especies como *T. kalinowskii*, *T. notatus* y *T. aureus* (Noblecilla & Pacheco 2012, Sahler *et al.* 2015).

Genéticamente las especies del género *Thomasomys* se caracterizan por tener un número diploide  $2N=40, 42$  o  $44$ , con cromosomas autosómicos predominantemente acrocéntricos (Gardner & Patton 1976). Sin embargo, *Thomasomys niveipes* es excepción a la homogeneidad cariotípica del género, ya que que tiene un número diploide  $2n=24$  (Gómez-Laverde *et al.* 1997).

En general el conocimiento sobre la diversidad de roedores del género *Thomasomys* en los Andes es relativamente pobre (Pacheco & Luna 2010). En las últimas décadas el número de especies reconocidas de *Thomasomys* ha aumentado de 25 (Musser & Carleton 1993, Linares 1998) a 36 (Pacheco 2003, Musser & Carleton 2005) y recientemente a 44 (Voss 2003, Salazar-Bravo & Yates 2007, Pacheco 2015), debido a reclasificaciones o la descripción de nuevas especies (Luna & Pacheco 2002, Voss 2003, Salazar-Bravo & Yates 2007). Sin embargo, varios autores destacan la necesidad de hacer análisis filogenéticos más completos y detallados del género *Thomasomys* (Lee *et al.* 2011, Lee *et al.* 2015, Pacheco 2015).

### **3.5.- Especies de *Thomasomys* en Colombia.**

El número de especies de *Thomasomys* presentes en Colombia ha aumentado en los últimos años. Alberico *et al.* (2000) mencionan para Colombia siete especies (*T. aureus*, *T. bombycinus*, *T. cinereiventer*, *T. hylophilus*, *T. laniger*, *T. monochromos* y *T. niveipes*) y la posible presencia de una especie más (*T. vestitus*). Mientras que Solari *et al.* (2013) mencionan 13 especies, adicionando a las anteriores a *T. cinnamomeus*, *T. contradictus*, *T. dispar*, *T. nicefori*, *T. popayanus* y *T. princeps*. Recientemente, Pacheco (2015) menciona 15 especies de *Thomasomys* con distribución en Colombia, adicionando a *T. baeops* y *T. paramorum*.

De acuerdo con Pacheco (2015), y según los conocimientos actuales, tres de estas especies son exclusivas de localidades de la Cordillera Oriental, cuatro de la Cordillera Central, y tres de la Cordillera Occidental, mientras que una es exclusiva de la Sierra Nevada de Santa

Marta; otras especies se encuentran en dos de los tres ramales de la Cordilleras de los Andes en Colombia y ninguna se encuentra simultáneamente en los tres (Tabla 3.1.).

**Tabla 3.1.** Ubicación de las especies de *Thomasomys* presentes en Colombia en los tres ramales de la Cordillera de los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), con base en los registros de su distribución.

Especies	Cordillera			SNSM
	Oriental	Central	Occidental	
<i>T. aureus</i>	x	x		
<i>T. baeops</i>		x		
<i>T. bombycinus</i>			x	
<i>T. cinereiventer</i>			x	
<i>T. cinnameus</i>		x		
<i>T. contradictus</i>		x		
<i>T. dispar</i>	x	x		
<i>T. hylophilus</i>	x			
<b><i>T. laniger</i></b>	x	x		
<i>T. monochromos</i>				x
<i>T. nicefori</i>		x	x	
<b><i>T. niveipes</i></b>	x			
<i>T. paramorum</i>		x		
<i>T. popayanus</i>			x	
<i>T. princeps</i>	x			

Dos de las anteriores especies (*Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes*) modelo de los estudios en la presente investigación, conviven en simpatría en localidades de la Cordillera Oriental colombiana (Fig. 3.1.), aunque en ocasiones es posible hallar poblaciones locales en condiciones de alopatría.

Aunque estas dos especies son de apariencia similar, difieren en algunos caracteres morfológicos externos, craneales y citogenéticos (Gómez-Laverde *et al.* 1997, Tiboche-García & Bueno 2010), así como ecológicos ya que los datos conocidos indican que ocupan nichos ecológicos diferentes (López-Arévalo & Montenegro-Díaz 1993, López-Arévalo *et al.* 1993). Recientemente, evidencias moleculares con el gen **Citocromo b** confirman la separación de *T. laniger* y *T. niveipes* como entidades taxonómicas independientes e indican que estas son especies hermanas que se separaron de su ancestro común hace aproximadamente 2,2 millones de años y diversificaron hace 1,5 y 0,73 millones de años, respectivamente (García 2015). Esta autora menciona que la evolución en simpatría, la

divergencia y la posterior diversificación de *Thomasomys*, particularmente en el páramo de Chingaza en la Cordillera Oriental de Colombia, pudo deberse a la oportunidad ecológica y al apareamiento selectivo, dada la heterogeneidad fisiográfica propia de las zonas altas de los Andes, lo cual les permitió explotar y adaptarse a ambientes independientes.

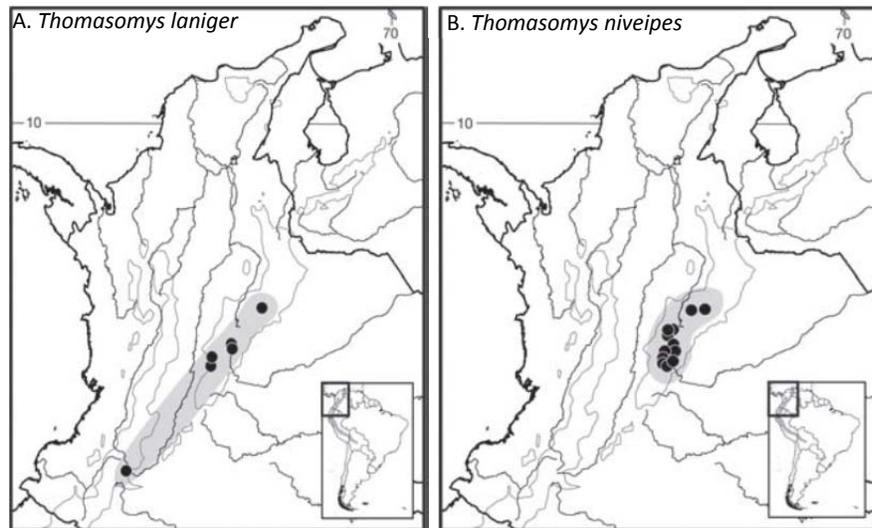


Figura 3.1. Distribución de *Thomasomys laniger* (A) y *Thomasomys niveipes* (B) en la Cordillera Oriental de Colombia. Tomado de Pacheco (2015).

### 3.6.- *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes*

La especie *Thomasomys laniger* (Thomas, 1895) o ratón montaño patinegro, se distribuye en los ramales central y oriental de la Cordillera de los Andes de Colombia, entre los 2.600 y 3.600 msnm (Pacheco 2015), en los departamentos de Boyacá, Cundinamarca, Huila, Quindío, Cauca y Valle del Cauca (Alberico *et al.* 2000, Solari *et al.* 2013, Pacheco 2015). Se ha encontrado en formaciones de bosques andinos (Zuñiga *et al.* 1988), bosque altoandino y páramo (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990, López-Arévalo & Montenegro-Díaz 1993, Pérez-Torres 1994, Valbuena 1995, Pérez Torres & Correa 1997), en bosque andino mixto y subpáramo (CI & CAR 2009, Pacheco 2015, SIB 2013, Villegas *et al.* 2006).

Al parecer *Thomasomys laniger* pudo haber iniciado su especiación hace 1,5 millones de años (García 2015) y se considera monotípica (Pacheco 2015). Análisis filogenéticos realizados a partir de caracteres morfológicos indican que *T. laniger* pertenece al clado o grupo *cinereus* (Pacheco 2003, Pacheco 2015). Inicialmente *T. laniger* incluyó varias especies sinónimas o subespecies, como es el caso de *T. laniger emeritus*, considerada por Thomas en 1916 como subespecie o sinónimo de *laniger*; y el caso de *niveipes*, considerada por Cabrera en 1961 también como sinónimo de *laniger* (Musser & Carleton 1993, Pacheco *et al.* 2008). Sin embargo, estudios morfológicos y cariológicos posteriores revelaron diferencias entre *T. laniger* y *T. niveipes*, así como diferencias en las preferencias del hábitat, las cuales argumentaron su separación como especies independientes (Gómez-Laverde *et al.* 1997). Análisis filogenéticos recientes hechos a nivel molecular indican que *T. laniger* es especie hermana de *T. niveipes* y sugieren una estrecha cercanía evolutiva entre estos taxones (García 2015).

La cola de *Thomasomys laniger* es un poco más larga que la longitud cabeza cuerpo, de apariencia desnuda pero con pelos cortos (Gómez-Laverde *et al.* 1997). Las vibrisas mystaciales son largas, extendiéndose más allá del margen posterior del pabellón auricular cuando se doblan, mientras que no posee vibrisas genales (Pacheco 2015). Las patas de *T. laniger* están cubiertas dorsalmente de pelaje oscuro (López-Arévalo & Montenegro-Díaz 1993), que lo diferencia de *T. niveipes* cuyas patas tienen coloración más clara, al igual que su menor tamaño corporal (Gómez-Laverde *et al.* 1997).

Las hembras adultas pueden tener una longitud total de 221,19 mm y longitud cabeza-cuerpo de 98,13 mm, con un peso promedio de 33,0 gr; los machos tienen longitud total de 222,38 mm y 100,86 mm de longitud corporal con un peso promedio de 34,33. En todas las clases de edad, las hembras de *T. laniger* son menos pesadas que los machos. En el Capítulo 5 se muestran diferencias en la morfología conformacional del cráneo entre las poblaciones y entre las dos especies de *T. laniger* y *T. niveipes* estudiadas en la presente investigación.

La especie *Thomasomys laniger* es nocturna, terrestre, omnívora (Pacheco *et al.* 2008) o frugívoro-insectívoro (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990, Pérez-Torres 1994, Valbuena 1995), y oportunista ya que aprovecha los recursos disponibles o más abundantes de la época (López-Arévalo *et al.* 1993). Estos roedores son cavadores y semicavadores y usan principalmente el estrato rasante de la vegetación (Pérez-Torres & Correa 1997). Anidan en la base de frailejones (*Espeletia grandiflora*) dentro de la necromasa en pie (Pérez-Torres 1994), posiblemente de forma similar a lo registrado para *T. paramorum* en Ecuador, especie que hace nidos con hojas masticadas, entre las hojas verdes y secas de frailejones (*Espeletia pycnophyllia*), a una altura de 1,5 m; aunque también se han encontrado nidos de *T. paramorum* de forma circular o alargada bajo las raíces de *Gynoxys sodiroi* y *Lachemilla orbiculata* y sobre la superficie desde los 15 cm hasta 1,5 m de altura, cerca de cuerpos de agua (Brito *et al.* 2012).

*Thomasomys laniger* es considerada como una especie común (Pacheco *et al.* 2008) y sus poblaciones parecen ser abundantes (Vargas & Pedraza 2003). Prefiere más los bosques nublados que el páramo (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990, López-Arévalo *et al.* 1993, Gómez-Laverde *et al.* 1997) y puede usar con menor frecuencia el ecotono o ambientes mixtos o de mosaico transicionales entre el bosque-páramo y el matorral bajo (Valbuena 1995).

En poblaciones de *T. laniger* en zonas conservadas de páramo y bosque se ha determinado una tasa de supervivencia de 1,75 y una tasa de reclutamiento o ganancia de individuos de 0,86 (Valbuena 1995) o entre 0,11 y 0,44 (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990). Su expectativa de vida promedio es de 30 meses; la etapa de neonato dura un mes, la infantil 2-3 meses, la juvenil hasta los 5-6 meses, son subadultos a los 6-7 meses y adultos hacia los 15-16 meses, con una expectativa de supervivencia en esta categoría de edad de 14-15 meses más. Las hembras maduran más rápido que los machos, pero su expectativa de vida es menor (Pérez-Torres 1994).

En un bosque altoandino a 3.000-3.100 m. de altitud sobre el nivel del mar, la población local de *T. laniger* incrementó la densidad y la actividad reproductiva hacia los meses de

mayores lluvias (junio-agosto) (López-Arévalo *et al.* 1993); tuvo una proporción de sexos de 1:1 y una estructura de edades caracterizada por la presencia de juveniles durante febrero-marzo y julio-agosto, junto con subadultos que aparecen también en los meses posteriores a la aparición de los juveniles. Los adultos son permanentes, pero son exclusivos de abril a julio (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990). En la población estudiada por Pérez-Torres (1994) los infantiles se encuentran en menor proporción que los juveniles y éstos a su vez en menor proporción que los subadultos, siendo los adultos los que se encuentran en mayor proporción. Ambos sexos tienen actividad reproductiva constante de febrero a agosto (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990); las hembras alcanzan la madurez sexual en 3,5 meses y la gestación puede durar 24 días (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990, López-Arévalo *et al.* 1993). Varias hembras disectadas en el presente estudio presentaron un número de crías que varió entre los ambientes estudiados de 1 a 1,8 crías (Capítulo 4).

En bosques andinos del Cerro Majuy en Cundinamarca a 2.600 msnm, la densidad estimada de *T. laniger* fue de 8 ind/ha (Zuñiga *et al.* 1988); mientras que en zonas de páramo a 3.200 msnm se calculó un índice de densidad relativa promedio anual de 3,03 individuos, con un máximo de 5,19 individuos en agosto, época de máxima floración y fructificación de la vegetación (Pérez-Torres 1994). En el bosque altoandino y en el páramo, la densidad poblacional se incrementa en los meses lluviosos, que determinan la floración y fructificación, ideales para la reproducción y establecimiento de nidos, época donde es frecuente encontrar hembras preñadas y lactantes (López-Arévalo *et al.* 1993, Cadena & Malagón 1994, Pérez-Torres 1994).

En zonas con vegetación mixta de páramo y bosque altoandino *T. laniger* presentó áreas de acción de 547-1.593 m<sup>2</sup> (Valbuena 1995). En bosques altoandinos el área de acción fue mayor en los machos (2.300 m<sup>2</sup>) que en las hembras (1.400 m<sup>2</sup>) (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990); y en zonas de páramo el área de acción fue de 3.677,9 m<sup>2</sup> y 2.319,8 m<sup>2</sup>, para los machos y las hembras, respectivamente (Pérez-Torres 1994).

Cariológicamente *T. laniger* presenta un número diploide  $2n=40$  y  $FN=40$  (Gómez-Laverde *et al.* 1997) o 42 (Tiboche-García & Bueno 2010). Estas últimas autoras consideran a *T. laniger* como especie primitiva por tener la mayoría de cromosomas monobraquiales. Adicionalmente, García (2015) presenta evidencias que indican que poblaciones de *T. laniger* que habitan ambientes diferentes entre sí (bosque vs. mosaico) parecen **diverger**, indicando posibles procesos de adaptación y especiación. Sin embargo, esta autora señala que se requiere una mayor muestra para aumentar la resolución de su análisis y dar soporte a esta hipótesis.

De otra parte, la especie *Thomasomys niveipes* (Thomas, 1896) o ratón montañero de patas blancas, es endémica de Colombia y exclusiva de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos, en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca entre los 2.500 y 3.700 msnm (Alberico *et al.* 2000, Solari *et al.* 2013, Pacheco 2015). Se ha registrado en ambientes de bosque altoandino y páramo entre los 2.900 y 3.345 m de altitud (López-Arévalo *et al.* 1993, Valbuena 1995, Medina *et al.* 2015), en bosques andinos (Zuñiga *et al.* 1988), y subandinos (Cadena & Malagón 1994, Vianchá *et al.* 2012, Pacheco 2015, Liévano-Latorre & López-Arévalo 2015).

Datos recientes indican que al parecer *Thomasomys niveipes* podría haber iniciado su proceso de especiación hace 0,73 millones de años, por lo que es una especie más reciente que *T. laniger*, y sobre la cual actualmente aún pueden estar operando procesos de selección (García 2015). *Thomasomys niveipes* al parecer tiene su centro de radiación en el altiplano Cundiboyacense (Muñoz *et al.* 2000). Esta especie fue originalmente descrita por Thomas en 1895 como *Oryzomys niveipes* (Gómez-Laverde *et al.* 1997, Pacheco 2015) y fue considerada como sinónima de *T. laniger*. Sin embargo, las diferencias morfológicas, cariológicas y ecológicas ya mencionadas entre ellas, sustentó reconocerla como especie válida (Gómez-Laverde *et al.* 1997, Musser & Carleton 2005). Posteriormente con base en análisis moleculares García (2015) sustentan la divergencia entre *T. niveipes* y *T. laniger*. Estudios filogenéticos basados en datos morfológicos relaciona a *T. niveipes* con *T. paramorum* y *T. hudsoni* dentro del grupo *cinereus* y la definen como una especie

monotípica (Pacheco 2003). No obstante, como ya se mencionó García (2015) ubica a *T. niveipes* como especie hermana de *T. laniger* e indican su estrecha cercanía evolutiva.

Aunque *T. laniger* es externamente similar a *Thomasomys niveipes*, esta última especie tiene el cuerpo más grande y la cola, las patas traseras y las orejas más largas (Gómez-Laverde *et al.* 1997, Pacheco 2015). Internamente *T. niveipes* tiene el cráneo más alto, con la región interorbital y la fosa mesopterigoidea más estrecha que en *T. laniger* (Gómez-Laverde *et al.* 1997) y las muescas zigomáticas son comparativamente las más profundas para el género (Pacheco 2015).

Las hembras de *Thomasomys niveipes* en todas las clases de edad también son más pequeñas que los machos, alcanzando una longitud total de 229,11 mm, un tamaño del cuerpo de 100,98 y peso de 34,5 gr. La longitud total de los machos es 241,05 mm, cuerpo de 107,55 mm y peso de 42,9 gr. Al parecer puede ser activa tanto de día como de noche; es de hábitos terrestres y omnívoros o generalista (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990, Valbuena 1995, Rivas & Gómez-Laverde 2008). Prefieren hábitats abiertos de páramo (López-Arévalo *et al.* 1993, Gómez-Laverde *et al.* 1997, Vianchá *et al.* 2012), aunque se han encontrado en bosque andino entre 2.600-3.000 msnm (Liévano-Latorre & López-Arévalo 2015) o puede encontrarse en el ecotono o zonas con ambientes mixtos o mosaicos de páramo-bosque.

En zonas con predominio de páramo su área de acción puede ser entre de 757 m<sup>2</sup> y 1.368 m<sup>2</sup>, dependiendo del estado de conservación o recuperación del hábitat; su centro de actividad se puede presentar en medio del chusque *Chusquea tessellata* y frailejón *Espeletia uribei* (Valbuena 1995). El área de acción de los machos (3.200 m<sup>2</sup>) es mayor que el de hembras (1.300 m<sup>2</sup>) y en la población en general puede ser de 2.300 m<sup>2</sup> (López-Arévalo *et al.* 1993). Algunos machos adultos, se desplazan ocasionalmente entre 500-800 m lineales, al parecer en excursiones exploratorias luego de las cuales regresan a su localidad permanente. Posiblemente el desplazamiento de machos corresponda a una necesidad de dispersión por aspectos reproductivos o de búsqueda de territorios, al igual que ocurriría con *T. laniger* (López-Arévalo *et al.* 1993).

El reclutamiento de individuos dentro de la población es permanente, por lo cual la densidad es constante en el tiempo (López-Arévalo *et al.* 1993). En áreas protegidas con vegetación mixta o en mosaicos, donde predomina el páramo con respecto al bosque, la tasa de sobrevivencia de *T. niveipes* se estimó en 0,62 y la tasa de reclutamiento en 0,74; mientras que en zonas de páramo exclusivamente la tasa de sobrevivencia fue 1,18 y el reclutamiento de 0,86 (Valbuena 1995). Las hembras activas reproductivamente predominan de marzo a agosto y las hembras preñadas en julio, que corresponde a la época de lluvias (Montenegro-Díaz & López-Arévalo 1990). Las hembras disectadas en el presente estudio presentaron tres crías o fetos (Capítulo 4).

El cariotipo de *T. niveipes* es  $2n=24$  y  $NF=42$  (Gómez-Laverde *et al.* 1997, Tiboche-García & Bueno 2010). Estas últimas autoras plantean que la reducción del cariotipo de *T. niveipes* con respecto a *T. laniger* sugiere que sucesivas translocaciones robertsonianas serían el mecanismo de evolución cromosómica involucrado en su divergencia. Por esto *T. niveipes* puede ser considerada como una especie más recientemente derivada de su congénere *T. laniger*, ya que, a diferencia de esta, posee cromosomas biarmados producto posiblemente de las fusiones céntricas (Tiboche-García & Bueno 2010). Esta interpretación concuerda con las conclusiones derivadas a partir de las evidencias moleculares, y son consistentes con la propuesta de que *T. laniger* y *T. niveipes* son especies hermanas que se separaron de su ancestro común hace cerca de 2,2 millones de años y diversificaron hace 1,5 y 0,73 millones de años, respectivamente (García 2015).

### 3.7.- Referencias

- Alberico, M.; A. Cadena, J. Hernández-Camacho & Y. Muñoz-Saba. 2000.** Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1(1): 43-75.
- Brito J.; W. R. Teska & R. Ojala-Barbour. 2012.** Descripción del nido de dos especies de *Thomasomys* (Cricetidae) en un bosque alto-andino en Ecuador. *Therya* 3(2): 263-268.
- Cadena, A. & C. Malagón. 1994.** Parámetros poblacionales de la fauna de pequeños mamíferos no voladores del Cerro de Monserrate (Cordillera Oriental, Colombia). Págs. 583-618 En: L. E. Mora-Ósejo y H. Sturm (eds.). *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino de la Cordillera Oriental de Colombia*. Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras Nro. 6, Bogotá.
- Carleton, M. D. & G. G. Musser. 2005.** Order Rodentia. Pp.745-752. In: Wilson, D. E. & D.M. Reeder(eds), *Mammal Species of the World, Third Edition*. The Johns Hopkins University Press.
- CI & CAR (Conservación Internacional & corporación Autónoma Regional de Cundinamarca). 2009.** Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá. Inventario de fauna. Convenio # 00529 de 28 de diciembre de 2007. Bogotá. 133 pp.
- D'Elía G. & U. F. J. Pardiñas. 2015.** Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843. Pp. 63-70. In: J. L Patton, UFJ Pardiñas & G D'Elía (eds.). *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- D'Elía G. 2003.** Testing patterns and processes of diversification of a South American group of land mammals (Rodentia,Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 10 (1): 186-187.
- D'Elía G.; L. Luna, E. M. González & B. D. Patterson. 2006.** On the Sigmodontinae radiation (Rodentia, Cricetidae): an appraisal of the phylogenetic position of *Rhagomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 558–64. DOI:10.1016/j.ympev.2005.08.011

- D'Elía G.; U. F. J. Pardiñas, P. Teta & J. Patton. 2007.** Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine Rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana* 71(2): 187-194.
- Engel, S. R.; K. M. Hogan, J. F. Taylor & S. K. Davis. 1998.** Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution* 15: 35-49.
- Fabre, P.; L. Hautier, D. Dimitrov & E. J. P. Douzery. 2012.** A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology* 12: 88.
- Flórez, A. 2000.** Geomorfología de los páramos. Págs. 24-36. En: Rangel-Ch., J. O. (Ed.) Colombia diversidad biótica III: La región de Vida Paramuna. Editorial Unibiblos, Bogotá.
- García, L. F. 1999.** Molecular Phylogenetics on Neotropical Oryzomyine Rodentes (Muridae: Sigmodontinae). Tesis de Doctorado. University of California, Berkeley.
- García, L. M. 2015.** Variabilidad genética y estatus taxonómico de especies de *Thomasomys* (Rodentia: Cricetidae) en el páramo de Chingaza, Colombia. Tesis de Maestría en Ciencias-Biología Universidad Nacional de Colombia. Facultad De Ciencias, Departamento de Biología Bogotá, Colombia. 76 pp.
- Gardner A. L. & J.L Patton. 1976.** Karyotypic variation in orizomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetine complex. *Ocasional papers Museum of Zoology Louisiana State University*. 49: 1-48.
- Gómez-Laverde, M.; O. Montenegro-Díaz, H. López-Arévalo, A. Cadena & M. L. Bueno. 1997.** Karyology, morphology, and ecology of *Thomasomys laniger* and *T. niveipes* (Rodentia) in Colombia. *Journal of Mammalogy* 78(4): 1282-1289.
- Hernández, J.; Th. Walschburger; R. Ortiz & A. Hurtado. 1992.** Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. Págs. 55-104. En: Halffter, G. (Ed.). La diversidad biológica de iberoamericana I. Instituto de Ecología-A.C., Xalapa.

- Hoffstetter, R. 1986.** High Andean mammalian faunas during the Plio-Pleistocene. Pp. 218-245. En: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.). High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, Oxford.
- Jansaa, S.A. & M. Weksler. 2004.** Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 256–276.
- Lee, T. E. Jr.; A. R. Ritchie, S. Vaca-Puente, J. M. Brokaw, M. A. Camacho & S. F. Burneo. 2015.** Small mammals of Guandera Biological Reserve, Carchi Province, Ecuador and comparative andean small mammal ecology. *Occasional Papers. Museum of Texas Tech University.* 334: 1-16.
- Lee, T. E. Jr.; C. Boada-Terán, A. M. Scott, S. F. Burneo & J. D. Hanson. 2011.** Small mammals of Sangay National Park, Chimborazo Province and Morona Santiago Province, Ecuador. *Occasional Papers. Museum of Texas Tech University* 305: 1–14.
- Leite R. N.; S-O. Kolokotronis, F. C. Almeida, F. P. Werneck, D, S. Rogers & M. Weksler. 2014.** In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *Plos One* 9(6): e100687.
- Lessa, E.; J. Cook, G. D’Elía & J. Opazo. 2014.** Rodent diversity in South America: transitioning into the genomics era. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2(39): 1-7.
- Liévano-Latorre L. F. & H. F López-Arévalo. 2015.** Comunidad de mamíferos no voladores en un área periurbana andina, Cundinamarca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 20: 193-202.
- Linares, J. O. 1998.** Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas.
- López-Arévalo H. F.; O. L. Montenegro-Díaz & A. Cadena. 1993.** Ecología de los pequeños mamíferos de la Reserva Biológica Carpanta, en la Cordillera Oriental colombiana. *Studies on Neotropical Fauna and Environment, Ecology and Systematics* 28: 193-210.

- López-Arévalo, H. F. & O. L. Montenegro-Díaz. 1993.** Mamíferos no voladores de Carpanta. Pp. 165-187 En: Andrade, G. (ed.). Carpanta, Selva Nublada y Páramo. Fundación Natura. Bogotá, D.C., Colombia.
- Luna L. & V. Pacheco. 2002.** A new species of *Thomasomys* (Muridae: Sigmodontinae) from the Andes of southeastern Peru. *Journal of Mammalogy* 83: 834-842.
- Medina W.; D. C. Macana-García & F. Sánchez. 2015.** Aves y mamíferos de bosque altoandino-páramo en el páramo de Rabanal (Boyacá-Colombia). *Revista Ciencia en Desarrollo* 6(2): 185-198.
- Mena J. L.; S. Solari, J. P. Carrera, & L. F. Aguirre. 2011.** Diversidad de pequeños mamíferos en los Andes Tropicales: visión general. 307-324 pp. En: Herzog, S. K., R. Martínez, P. M. Jorgensen & H. Tiessen. Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales. Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI), São José dos Campos, y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE), Paris.
- Montenegro-Díaz, O. L. & H. López-Arévalo. 1990.** Aspectos de la ecología y biología de pequeños mamíferos en una zona de bosque altoandino y páramo de la reserva biológica Carpanta. Tesis de pregrado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 164 pp.
- Muñoz, Y.; A. Cadena & J.O. Rangel-Ch. 2000.** Mamíferos. Pp 599-611. En: J.O. Rangel-Ch.(ed.), Colombia Diversidad Biótica, III. La región de vida paramuna. Instituto de Ciencias Naturales-Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Musser G. & M. D. Carleton 1993.** Family Muridae. Pp. 501-755. In: D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds.). *Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Musser G. & M. D. Carleton. 2005.** Superfamily Muroidea. Pp. 894-1531. In D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds.). *Mammal species of the world, Third Edition*. The Johns Hopkins University Press.
- Nevo, E.; Y.J. Kim, C. Shaw & C.S. Thaler, Jr. 1974.** Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. *Evolution* 28: 1-23

- Noblecilla, M. C. & V. Pacheco. 2012.** Dieta de roedores sigmodontinos (Cricetidae) en los bosques montanos tropicales de Huanuco, Perú. *Revista Peruana de Biología* 19: 317–322.
- Nowak, R. M. 1999.** Walker's mammals of the World. 6th ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2:vii- x + 834–1936 pp.
- Pacheco V. 2003.** Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Ph.D. Thesis. Faculty in Biology. The City University of New York.
- Pacheco V. 2015.** Genus *Thomasomys*. Pp. 617–683 In: Patton J. L, Pardiñas U. F. J, D'Elía G (eds.) *Mammals of South America – Volume 2, Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pacheco V.; J. Ochoa & M. Gómez-Laverde. 2008.** *Thomasomys aureus*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 17 February 2014.
- Pacheco, V. & L. Luna. 2010.** Sistemática y diversidad de roedores Thomasomyinos (Cricetidae: Sigmodontinae) en los Andes colombianos. Pp. 159 En: Asociación Colombiana de Zoología (Ed.). *Creando un clima para el cambio: La biodiversidad, servicios para la humanidad*. III Congreso Colombiano de Zoología, Libro de resúmenes. Asociación Colombiana de Zoología. 159 pp. En línea: [www.iiicongresocolombianodezoologia.org/](http://www.iiicongresocolombianodezoologia.org/) [www.aczcolombia.org](http://www.aczcolombia.org).
- Parada A.; G. D'Elía & R. E. Palma. 2015.** The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical Sigmodontine rodents. *BMC Evolutionary Biology* 15:172. 15:172. DOI 10.1186/s12862-015-0440-z.
- Parada, A. 2013.** Tiempo y modo de la radiación de roedores neotropicales Sigmodontinos. Tesis Doctoral. Pontificia Universidad Católica de Chile, Facultad de Ciencias Biológicas. Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas, Mención en Ecología. 143 pp.
- Parada, A.; U. F. J. Pardiñas, J. Salazar-Bravo, G. D'Elía & R. E. Palma. 2013.** Dating an impressive Neotropical radiation: molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 66: 960–68.

- Pardiñas, U. F. J.; G. D'Elía & P. E. Ortiz. 2002.** Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical* 9: 209–252.
- Patton, J. L. 2015.** Suborder Myomorpha Brants, 1855. Pp. 58-60. In: Patton J. L., U. J. F. Pardiñas & G. D'Elía (eds.). *Mammals of South America, Volume 2 - Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Patton, J. L.; U. J. F. Pardiñas & G. D'Elía. 2015.** *Mammals of South America, Volume 2 - Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 1363 p.
- Pérez-Torres, J. & J. E. Correa. 1997.** Anotaciones sobre los lagomorpha y rodentia del Parque Nacional Natural Chingaza (III). *Universitas Scientiarum. Revista de la Facultad de Ciencias* 4(1): 31-50.
- Pérez-Torres, J. 1994.** Distribución, abundancia y estructura demográfica del ratón de páramo (*Thomasomys laniger*) en el Valle del Frailejón, Parque Natural Nacional Chingaza (Cundinamarca-Meta, Colombia). Tesis de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 220 pp.
- Reig, O. 1981a.** Breve reseña del estado actual de la teoría de la especiación. Pp. 11-42. In: O.A. Reig (Ed.), *Ecología y genética de la especiación animal*. Editorial Equinoccio. Universidad Simón Bolívar. Caracas.
- Reig, O. 1981b.** Modelos de especiación cromosómica en las casiraguas (genus *Proechimys*) de Venezuela. Pp. 149-190. In: O. A. Reig (Ed.), *Ecología y genética de la especiación animal*. Editorial Equinoccio. Universidad Simón Bolívar. Caracas.
- Reig, O. 1981c.** Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae*. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, de Mar del Plata, 1, 1-162
- Reig, O. 1986.** Diversity patterns and differentiation of High Andean Rodents. Págs. 404-439. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press.
- Rivas, P. & M. Gómez-Laverde. 2008.** *Thomasomys niveipes*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 17 February 2014.

- Sahler C. T., K. Cervantes, V. Pacheco, E. Salas, D. Paredes & A. Alonso. 2015.** Diet of a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of Mammalogy*. 96(5): 1071–1080, 2015. DOI:10.1093/jmammal/gyv112.
- Salazar-Bravo J.; U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía. 2013.** A phylogenetic appraisal of the Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on Phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta*. 42:250–61.
- Salazar-Bravo, J. & T. L. Yates. 2007.** A new species of *Thomasomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) from central Bolivia. Pp. 747– 74. In: *The Quintessential Naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*. D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. Salazar- Bravo, and J. L. Patton (eds.). *University of California Publications in Zoology*. 134:v-xii + 1–981.
- Schenk, J. J. & S. J. Stepan 2015.** The role of geography in the adaptive radiation of sigmodontine rodents in South America. Pp 13. In 95th annual meeting of the American Society of Mammalogists. 12-16 June 2015. Hyatt Regency Jacksonville Riverfront. Jacksonville, Florida.
- SIB (Sistema de Información Sobre Biodiversidad de Colombia). 2013.** Datos de registros biológicos Colombianos repatriados: GBIF Occurrence Download 0000134-130617162047391.
- Smith, M. F. & J. L. Patton. 1999.** Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: Evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution* 6: 89-128.
- Solari, S.; Y. Muñoz-Saba, J. V. Rodríguez-Mahecha, T. Defler, H. Ramírez-Chaves & F. Trujillo. 2013.** Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20(2): 301-365.
- Soriano, P., A. Díaz de Pascual, J. Ochoa & M. Aguilera. 1999.** Las comunidades de roedores de los Andes venezolanos. Pp. 211-226, en Halffter, G. (ed.), *Diversidad biológica en Iberoamerica*. III Acta Zoológica Mexicana. Volumen Especial
- Steppan, S. J. 1995.** Revision of the Tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana: Zoology* 80: 1–112.

- Steppan, S; R. Adkins & J. Anderson. 2004.** Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic biology* 53: 533–553.
- Tiboche-García, A. & M. L. Bueno. 2010.** Translocaciones robertsonianas en dos especies simpátricas del género *Thomasomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) en el Altiplano Cundiboyacence, Colombia. Pp. 27, En: Asociación Colombiana de Zoología. (ed). *Creando un clima para el cambio: La biodiversidad, servicios para la humanidad. III Congreso Colombiano de Zoología, Libro de resúmenes. Asociación Colombiana de Zoología. Disponible en línea: [www.iiicongresocolombianodezoologia.org](http://www.iiicongresocolombianodezoologia.org) / [www.aczcolombia.org](http://www.aczcolombia.org).*
- Valbuena, M. S. 1995.** Comunidades de pequeños mamíferos y preferencia de habitat en el parque nacional natural Chingaza (Cordillera Oriental, Colombia). Tesis de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 86 pp.
- Van der Hammen, T. & A. M. Cleef. 1986.** Development of the high andean páramo flora and vegetation. Págs. 153-201. En: Vuillemier, F. & M. Monasterio (Eds.). *High altitude tropical biogeography.* Oxford University Press, Oxford-New York.
- Van der Hammen, T. 1986.** La Sabana de Bogotá y su lago en el periglacial medio. *Caldasia* 15(71-75): 249-262.
- Vargas R., J.O. & P. Pedraza. 2003.** El parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Unidad de de Parques Nacionales, Acueducto de Bogotá. 226pp.
- Vianchá, A. P.; J. Y. Cepeda-Gómez, E. C. Muñoz-López, A. M. Hernández-Ochoa & L. Rosero. 2012.** Mamíferos pequeños no voladores del Parque Natural Municipal Ranchería, Paipa, Boyacá, Colombia. *Revista Biología Neotropical.* 2(1): 37-44.
- Villegas, B.; L. Sesana & M. Dromgold (eds.). 2006.** Colombia Parques Naturales. Villegas Editores. Bogotá. 447 pp.
- Voss, R. S. 2003.** A new species of *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) from eastern Ecuador, with remarks on mammalian diversity and biogeography in the Cordillera Oriental. *American Museum Novitates* 3421:1-47.

- Weksler, M. 2003.** Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 331–349.
- Zuñiga, H.; J. R. Rodríguez & A. Cadena. 1988.** Densidad de población de pequeños mamíferos en dos comunidades del bosque Andino. *Acta Biológica Colombiana*.1: 85–93.

## **Capítulo 4. Variación demográfica entre poblaciones locales de *Thomasomys laniger* y *T. niveipes* en zonas altas de la Cordillera de los Andes**

### **4.1.- Introducción**

Generalmente las radiaciones adaptativas recientes y rápidas implican especies separadas por evidentes diferencias morfológicas, asociadas a una clara repartición de sus nichos ecológicos, mediante especiación ecológica (Rowe *et al.* 2011, Gavrillets & Losos 2009, Schluter 2009, Losos & Miles 2002), aunque también podrían existir mecanismos alternativos de especiación (rearreglos cromosómicos y poliploidías), sin evidente divergencia ecológica (White 1978, King 1993, Searle 1993). En Rodentia la rápida diversificación puede implicar poca divergencia morfológica y ecológica entre especies (Wiens 2004, Kozak *et al.* 2006, Rundell & Price 2009); aunque factores comportamentales, fisiológicos, reproductivos y factores demográficos, puedan explicar las divergencias más que solo los cambios morfológicos (Rowe *et al.* 2011).

Es posible que poblaciones co-específicas que habitan en ambientes diferentes exhiban diferencias morfológicas como reflejo de adaptaciones locales diferenciales a las condiciones abióticas (clima, relieve, etc) o bióticas tales como la depredación y la competencia inter e intraespecífica. La depredación puede causar variación fenotípica entre poblaciones y entre especies (e.g., Vamosi 2003, Langerhans *et al.* 2004, Langerhans 2006, Eklöv & Svanbäck 2006), y afectar características de la historia de vida (Walsh & Reznick 2009, Johnson & Belk 2001, Johnson & Zúñiga-Vega 2009, Reznick *et al.* 2012), y de forma consecuente afectar rasgos del comportamiento, coloración, fisiología y la morfología de las presas (Putman & Wratten 1984, Lind & Cresswell 2005, Stoks *et al.* 2005, Eklöv & Svanbäck 2006, DeWitt & Schneider 2004, Lind & Cresswell 2005, Steiner

2007), generando diferencias morfológicas inter-poblacionales (Dayton *et al.* 2005, Langerhans & Gifford 2009, Mobley *et al.* 2011, Lima *et al.* 2001). La competencia como factor clave de presión de selección natural puede generar segregación en varios ejes del nicho, en particular diferencias en el uso de recursos espaciales y tróficos, lo cual puede conllevar a que las especies o aún los individuos difieran para evitarla, generando variaciones demográficas, morfológicas o comportamentales.

Dado que la selección natural, es el único proceso evolutivo que produce adaptación, mediante la variación en caracteres que favorezcan dejar más descendientes (Freeman & Herron 2002), para estudiar los mecanismos implicados en la especiación, -además de los enfoques teóricos centrados en aspectos espaciales geográficos y demográficos (Gavrilets 2003, Mallet *et al.* 2009, Fitzpatrick *et al.* 2008)-, otro de los posibles enfoques se basa en la hipótesis ecológica de la especiación (Orr & Smith 1998), la cual implica selección natural sobre rasgos que divergen entre ambientes (Schluter 2001, Mallet 2008, Orr & Smith 1998, Fitzpatrick *et al.* 2008, Mallet 2008).

La especiación ecológica en alopatria o en simpatria puede implicar varios agentes de selección natural y resultar de una combinación de procesos adaptativos (Schluter 2001), ocasionando selección divergente y/o disruptiva sobre rasgos (*traits*) demográficos, morfológicos, fisiológicos o comportamentales, diferencialmente entre ambientes (Orr & Smith 1998, Schluter 2001, Mallet 2008).

Entre los rasgos o caracteres de las poblaciones biológicas susceptibles a la selección y a la adaptación están los rasgos de historia de vida y los rasgos morfológicos (Mazer & Damuth 2001a y b, Stearns 1992, Pianka 2000). Aunque los rasgos morfológicos se relacionan estrechamente con la hipótesis ecológica de la especiación con base en su asociación con la adecuación o *fitness* (Endler 1986, Cam 2009), también la selección natural puede actuar sobre los procesos demográficos, pues estos a su vez están involucrados en la evolución de los rasgos o características morfológicas, conductuales o fisiológicas (Endler 1986, Roff 1992, Stearns 1992). Aunque el estudio de la evolución de las historias de vida se centra en parámetros demográficos y en rasgos componentes de aptitud o *fitness* (Stearns 1992),

pueden considerarse otros rasgos componentes del *fitness*, como por ejemplo cuando la variación en la fecundidad o en la mortalidad puede estar ligada a la variación en características morfológicas (Cam 2009, Conroy 2009).

En estudios ecológicos en los altos Andes del norte de Suramérica, en la Cordillera Oriental de Colombia, López-Arévalo & Montenegro-Díaz (1993) y López-Arévalo *et al.* (1993) reportaron en condiciones de simpatria a *Thomasomys laniger* y otra especie, la cual posteriormente Gomez-Laverde *et al.* (1997) confirmaron como *Thomasomys niveipes*. Esta última especie es de apariencia similar a *T. laniger*, pero externamente las dos difieren en el color de las patas y en la coloración general del dorso, e internamente difieren en caracteres craneales, cromosómicos y moleculares. La evidencia preliminar también indica que ecológicamente estas especies se diferencian en el uso o preferencia del hábitat ya que *T. laniger* parece estar más asociada al ambiente cerrado del bosque, mientras que *T. niveipes* se asocia más al ambiente abierto del páramo; viviendo en cada caso en poblaciones alopátricas. Sin embargo, localmente también se pueden encontrar poblaciones simpátricas de las dos especies viviendo en ambientes mixtos o de mosaico bosque-páramo. Esta situación plantea una oportunidad para buscar evidencia consistente con la hipótesis ecológica de la especiación. En este sentido cabría esperar que se presentaran características demográficas diferenciales entre poblaciones de estas especies asociadas al tipo de ambiente donde se encuentran, viviendo ya sea en ambientes separados en alopatria o en un ambiente compartido en simpatria.

En el presente trabajo se estudia si se presentan variaciones en las características demográficas y patrones de historia de vida intra e interespecíficas en poblaciones de las dos especies de los roedores cricétidos *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* cuando las dos especies están solas a cuando están juntas, posiblemente por competencia o por un efecto combinado entre competencia y adaptación al ambiente.

## **4.2.- Métodos**

**4.2.1.- Sitio de estudio.** El presente estudio se realizó en el ecosistema de páramo y bosque altoandino en el Parque Nacional Natural Chingaza (PNN Chingaza). Esta área protegida se



4°41'03,1" N; 73°45'58,9" W) y otra en un ambiente mixto de bosque-páramo (ubicada en el sector de Las Ciervas 4°37'47,2" N; 73°43'57,9" W) al que se denominó mosaico (Fig. 4.2). En el capítulo 6 se presentan detalles de las características florísticas y estructurales de cada ambiente estudiado.



**Figura 4.2.** Vista general de los ambientes de bosque (izquierda), páramo (centro) y mosaico (derecha), Parque Nacional Natural Chingaza. 2013.

En la parcela de bosque solo se encontró una población de la especie *T. laniger* y en el páramo solo una población de la especie *T. niveipes*, mientras que en el mosaico estuvieron presentes poblaciones de las dos especies estudiadas. Las parcelas estuvieron separadas entre 3,90 y 11,0 km (Tabla 4.1), por lo cual se consideró que las poblaciones de *T. laniger* del bosque y *T. niveipes* del páramo están en condiciones de alopatría; mientras que las poblaciones de estas dos especies en el ambiente de mosaico están en simpatria.

**Tabla 4.1.** Distancia (km) el línea recta que separa las parcelas ubicadas en cada ambiente de estudio.

	Bosque	Páramo	Mosaico
Bosque		11,0	3,9
Páramo	11,0		7,12
Mosaico	3,9	7,12	

Durante sesiones de muestreo de seis días por mes durante 12 meses, desde febrero de 2013 hasta enero de 2014, en cada ambiente se instaló una parcela o cuadrícula de muestreo de 80 m x 80 m (6.400 m<sup>2</sup>= 0,64 ha), en cuyos vértices cada 10 m se ubicó una trampa plegable de aluminio Sherman<sup>®</sup> de 377 x 120 x 105 mm o de 76 x 89 x 229 mm para un total de 81 trampas por cuadrícula o parcela de estudio. El esfuerzo de muestreo por parcela fue de 5.832 trampas-noche, y un total de 17.493 trampas-noche en todo el estudio.

Las trampas se recibieron diariamente con una mezcla de avena, grasa, maní y esencias de vainilla, coco y banano. Los individuos capturados se llevaron a una mesa de trabajo instalada en campo en donde luego de una anestesia ligera se confirmó su identidad taxonómica y se obtuvieron medidas morfológicas externas en milímetros (longitud total, longitud cabeza cuerpo, longitud de las patas, orejas y cola) y se obtuvo su peso en gramos (Fig. 4.3). Igualmente de cada espécimen se determinó su sexo, y se definió la categoría de edad o estado de desarrollo, y se marcaron de forma individual.



**Figura 4.3.** Medición de algunas variables corporales externas en campo.

**4.2.3.- Determinación del sexo.** Mediante el examen de la morfología externa y observación del estado de los órganos sexuales se determinó el sexo: en las hembras se examinó el estado de los pezones y la vagina; en los machos se observó el tamaño del pene así como el tamaño y posición de los testículos. Adicionalmente se analizó la distancia uroanal, la cual es notoriamente más corta en las hembras que en los machos (Fig. 4.4.).



**Figura 4.4.** Estudio de los órganos sexuales externos para asignar el sexo. Izquierda, hembra; derecha, macho.

**4.2.4.- Determinación de la edad o estado de desarrollo.** De acuerdo con el análisis conjunto de tamaño, estado del pelo, estado reproductivo, tamaño corporal y características de los órganos sexuales externos, cada individuo fue asignado a una categoría de edad relativa o estado de desarrollo como juvenil, subadulto o adulto. Dados los cambios individuales experimentados en el transcurso de los eventos de recaptura, para estimar el

número de individuos por estado de desarrollo se calculó la proporción de individuos dentro de cada categoría de edad relativa o estado de desarrollo, con relación a todos los eventos de captura-recaptura ocurridos durante todo el periodo de muestreo; y la proporción correspondiente a cada estado de desarrollo se multiplicó por el número de recaptura totales.

**4.2.5.- Marcaje y liberación.** Todos individuos capturados por primera vez fueron marcados con un código numérico único de 9 dígitos mediante microimplantes (microchips) AVID® de 12 x 2 mm colocados de forma subcutánea en la región escapular izquierda y leídos con un scanner de la misma marca (Fig. 4.5). Luego de registrar los datos morfológicos, determinar el sexo y el estado reproductivo, asignar la edad o estado de desarrollo y ser marcados, los individuos se mantuvieron en observación durante 5 a 15 minutos hasta que recuperaron su comportamiento y movimientos normales y posteriormente se liberaron en el mismo punto de captura de cada cuadrícula.



**Figura 4.5.** Diferentes aspectos del marcaje con microchips AVID y lectura del respectivo número. La imagen del extremo derecho corresponde a un ejemplar disectado durante una prueba experimental previa sobre el marcaje para definir localización y estado del implante subcutáneo.

**4.2.6.- Fecundidad.** La fecundidad corresponde a la razón del número de crías/número de hembras reproductivas (Gotelli 2001, Lemos-Espinal *et al.* 2005). Aunque la subfamilia Sigmodontinae es uno de los grupos de roedores más diversos y ampliamente distribuidos, los aspectos reproductivos de la mayoría de estos roedores en vida libre se desconocen a nivel de especies o incluso géneros. En general es muy incipiente el conocimiento de casi todos los atributos de las historia de vida relacionados con la reproducción- especialmente el tamaño de la camada y el tiempo de gestación-, a pesar de su importancia principal por su relación con casi todas las adaptaciones estructurales, morfológicas, fisiológicas, comportamentales y demográficas en los pequeños mamíferos neotropicales (Silva *et al.*

2015, De Conto & Cerqueira 2007). La poca información existente sobre aspectos reproductivos de roedores neotropicales se ha obtenido de animales mantenidos en cautiverio, y algunas veces solo se reporta de forma dispersa en monografías sobre fauna local o regional (Silva *et al.* 2015).

Adicionalmente, debido a las dificultades logísticas y a las restricciones normativas para mantener individuos en cautiverio y obtener estimativos de fecundidad, para estimar este parámetro en el presente estudio, en lugares alejados de las respectivas parcelas de estudio aunque dentro de los mismos ambientes, se instalaron líneas adicionales de 30 trampas mediante las cuales se capturaron hembras que posteriormente fueron disectadas. De las hembras preñadas se registró el número de embriones o fetos, los cuales fueron medidos y fotografiados.

**4.2.7.- Historiales de captura-recaptura.** Durante el estudio se obtuvo el historial de captura-recaptura de 166 individuos: De la especie *Thomasomys laniger* se monitorearon 46 individuos de la población en el ambiente de bosque (25♂, 21♀) y 44 de la población del ambiente de mosaico (29♂, 15♀); mientras que de la especie *Thomasomys niveipes* se monitorearon 10 individuos de la población del mosaico (7♂, 3♀) y 66 de la población del páramo (43♂, 23♀). Se obtuvieron un total de 809 eventos de captura-recaptura durante las 12 ocasiones de muestreo, distribuidas en 226 y 300 para las poblaciones de *T. laniger* del bosque y del mosaico, respectivamente; y 53 y 562 para las poblaciones de *T. niveipes* del mosaico y del páramo, respectivamente (Tabla 4.2).

**Tabla 4.2.** Número de individuos totales y por sexos monitoreados de cada población en cada ambiente de estudio. Eventos de captura-recaptura durante las 12 sesiones mensuales de febrero de 2013 a enero de 2014 en el PNN Chingaza.

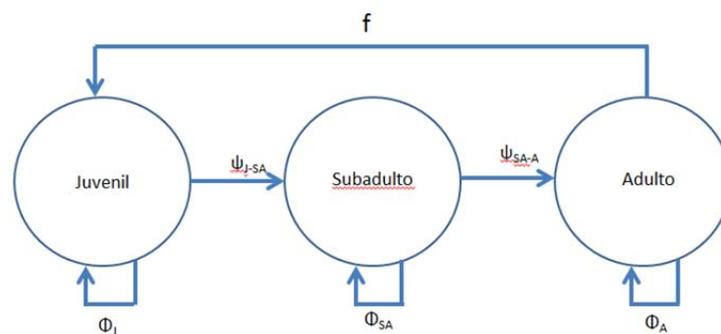
Especie	Ambiente	n	Sexo		Ocasiones (meses) de captura (2013-2014)												Totales
			♂	♀	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	
<i>T. laniger</i>	Bosque	46	25	21	12	18	17	13	12	14	11	11	8	4	7	7	226
<i>T. laniger</i>	mosaico	44	29	15	8	26	12	20	21	25	32	21	11	8	17	11	300
<i>T. niveipes</i>	mosaico	10	7	3	0	0	0	4	7	7	2	1	0	3	1	8	53
<i>T. niveipes</i>	páramo	66	43	23	17	38	36	23	16	32	40	40	45	61	35	47	562
<b>Totales</b>		166	104	62	37	82	65	60	56	78	85	73	64	76	60	73	<b>809</b>

**4.2.8.- Prueba de supuestos.** Se aplicaron pruebas de bondad de ajuste (GOF) de los modelos mediante la rutina RELEASE incluida programa de computador MARK (Cooch & White 2016), para analizar el ajuste de los historiales de captura-recaptura a los supuestos requeridos por el modelo teórico de marca-recaptura de Cormack-Jolly-Seber (CJS) para poblaciones abiertas (Manly *et al.* 2005, Cooch & White 2016). Este proceso permitió verificar el cumplimiento de los supuestos de homogeneidad en captura (Test 2.C o test de recaptura) y el supuesto de sobrevivencia (Test3 o test de sobrevivencia). Así el Test 2 prueba el supuesto de homogeneidad temporal en las probabilidades de captura mientras que el Test 3 prueba el supuesto de que los animales marcados vivos en el momento ( $i$ ) tienen la misma probabilidad de sobrevivir al momento ( $i+1$ ). Los datos de todas las poblaciones cumplieron tales supuestos, excepto para la población de *T. niveipes* del mosaico debido a los pocos datos obtenidos en campo. **(Anexo 4.6.1).**

**4.2.9.- Estimación de las tasas vitales.** Se usaron modelos uniestado Cormack-Jolly-Seber (CJS) para obtener estimativos de sobrevivencia general de cada población de las especies estudiadas y modelos multiestado (MS) para estimar las tasas vitales o parámetros de cada población, según el grupo de edad o estado de desarrollo, utilizando el programa de computador MARK (Schwarz 2005, Cooch & White 2016, Thomson *et al.* 2009). Este programa usa procedimientos de máxima verosimilitud para determinar los parámetros que dieron origen a las frecuencias observadas en los respectivos historiales de capturas de cada población estudiada. Cada población se modeló para obtener las probabilidades de sobrevivencia ( $\Phi$ ), captura ( $p$ ) y transición ( $\psi$ , probabilidad de cambio de un estado de desarrollo otro). En la modelación se incluyó un modelo saturado, modelos más generales con menos parámetros, y un modelo simple con la menor cantidad posible de parámetros. Para obtener los estimativos de los parámetros se utilizó el modelo más parsimonioso (aquel que tiene un mayor soporte en los datos) con base en el criterio de información de Akaike AIC (Manly *et al.* 2005, Cooch & White 2016). Cuando las diferencias en AIC entre dos modelos alternos ( $\Delta AIC$ ) es  $< 2$ , se consideró que ambos se ajustan adecuadamente a los datos. Si  $2 < \Delta AIC < 7$ , dos modelos alternativos se consideraron diferentes; y si  $\Delta AIC > 7$ , se considera evidencia fuerte de la diferencia real entre modelos alternativos.

En algunos casos, se corrigió la falta de ajuste de algunos modelos usando el factor de inflación de la varianza  $\hat{c}$  (variación extra binomial o sobredispersión en los datos). Si el modelo general se aparta mucho del modelo saturado entonces  $\hat{c} > 1$ . Si  $\hat{c} = 1$  entonces QAICc se acerca a AICc. Pero si  $\hat{c} > 1$ , la contribución al valor de QAICc a partir de la verosimilitud del modelo declina, y se incrementa una relativa penalización relativa a un determinado número de parámetros  $K$ . A medida que  $\hat{c}$  se incrementa, el valor QAICc tiende a favorecer a modelos con menos parámetros. Los modelos definidos y usados para obtener los estimativos de los parámetros demográficos de cada población se muestran en el **Anexo 4.6.2 A y B**.

**4.2.10.- Modelo demográfico (Análisis matricial).** Para cada población de las especies de interés se construyó un modelo demográfico basado en análisis de matrices de transición, desarrollado a partir de estimativos de las tasas vitales. Las tasas de sobrevivencia, fecundidad y de transición, junto a la estructura de la población son los parámetros básicos para proyectar la dinámica de la población (Gotelli 2001, Lemos-Espinal *et al.* 2005). Las respectivas matrices de transición se construyeron a partir del diagrama del ciclo básico poblacional construido con base a los tres estados de desarrollo definidos como juvenil, subadulto y adulto (Fig. 4.6).



**Figura 4.6.** Diagrama del ciclo de vida general de las poblaciones de las especies de *Thomasomys* ( $\psi$ : crecimiento o transición;  $\Phi$  Permanencia o sobrevivencia,  $f$  = fecundidad o reclutamiento).

Se asumió que las poblaciones de *Thomasomys* crecen pasando por los estados de desarrollo (edad) con una probabilidad  $\psi$  (transición), y permanecen en cada estado o edad con una probabilidad de sobrevivencia  $\Phi$ . Los adultos por fecundidad ( $f$ ) producen hijos y contribuyen a la primera clase. Los estimativos de las respectivas tasas de sobrevivencia,

transición y fecundidad de cada población se integraron en una matriz de Lefkovitch [A]. El llenado de las celdas de la matriz corresponde a las contribuciones en permanencia (sobrevivencia,  $\Phi$ ), crecimiento (transición,  $\psi$ ) y fecundidad (f) entre los diferentes estados de desarrollo (**Tabla 4.3**).

**Tabla 4.3.** Entradas de las contribuciones en crecimiento, permanencia y fecundidad por estados de desarrollo.

		<i>t</i>			
		<i>Estados</i>	Juvenil	Subadulto	Adulto
[A]	<i>t+1</i>	Juvenil	$\Phi$	0	f
		Subadulto	$\Psi$	$\Phi$	0
		Adulto	0	$\psi$	$\Phi$

Al multiplicar la matriz [A] por el vector del número de individuos por estado de desarrollo se proyectó el tamaño poblacional futuro  $N_{t+1}$ , y se calculó la **tasa de crecimiento poblacional proyectado**  $\lambda_p$  para cada período de tiempo y cada estado de desarrollo ( $\lambda_p = N_{t+1}/N_t$ ). Cuando cada población alcanzó la estructura estable de edades, y  $\lambda_p$  fue igual o sin cambios posteriores en el tiempo para cada estado de desarrollo o edad, se obtuvieron los vectores de la estructura poblacional (**w**) así como el vector de valor reproductivo (**v**), los cuales corresponden al vector propio derecho (**w**) y al vector propio izquierdo (**v**) de la matriz de transición, respectivamente (Caswell 1989, Lemos-Espinal *et al.* 2005, Gotelli 2001, Stearns 1992).

Una vez calculadas las tasas de sobrevivencia, transición y la fecundidad así como el número de individuos por estado de desarrollo, se estimó la tasa finita de crecimiento poblacional proyectado ( $\lambda_p$ ), y se analizó la importancia relativa de las tasas vitales sobre el crecimiento poblacional ( $\lambda_p$ ) a través de la estimación de las sensibilidades y las elasticidades (Heppell *et al.* 2000).

**4.2.11.- Estrategias de historia de vida. Análisis de perturbación prospectiva.** Para conocer y comparar la importancia relativa de las contribuciones de las tasas de permanencia (supervivencia), crecimiento (transición) y fecundidad, en la estructuración de

las estrategias de historia de vida de cada especie y población, y analizar la ubicación relativa de las poblaciones de las dos especies de interés en el continuo rápido-lento (Silvertown *et al.* 1993) se realizaron análisis de perturbación prospectiva mediante el cálculo de las respectivas sensibilidades y elasticidades (Caswell 1978, Caswell 1989, de Kroon *et al.* 1986).

Estos análisis permitieron visualizar y comparar el efecto de las tasas vitales sobre el crecimiento poblacional (tasa de crecimiento proyectado,  $\lambda_p$ ) (Caswell 1989, Lemos-Espinal *et al.* 2005). El valor escalar  $\lambda_p$ , y los vectores  $\mathbf{w}$ ,  $\mathbf{v}$  se usaron para calcular las sensibilidades y las elasticidades. Las sensibilidades ( $s_{ij}$ ) miden la respuesta o **cambio absoluto** en la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda_p$ ) que resultaría de un cambio absoluto en cada una de las tasas vitales ( $a_{ij}$ ).

$$s_{ij} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}$$

Mientras que las elasticidades ( $e_{ij}$ ) miden el cambio **proporcional o relativo** en la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda_p$ ) debidos a cambios proporcionales en las tasas vitales ( $a_{ij}$ ) (de Kroon *et al.* 1986). Las elasticidades resultan del producto de la sensibilidad ( $S_{ij}$ ) por el cociente del valor de la tasa vital ( $a_{ij}$ ) sobre  $\lambda_p$  (Lemos-Espinal *et al.* 2005):

$$e_{ij} = s_{ij} \left( \frac{a_{ij}}{\lambda_p} \right)$$

Para analizar las posibles diferencias en las estrategias demográficas entre las poblaciones de las dos especies, las contribuciones relativas de la sobrevivencia (permanencia), transición (crecimiento) y fecundidad de cada población se ubicaron en el triángulo demográfico (Silvertown *et al.* 1993, Lemos-Espinal *et al.* 2005).

**4.2.12.- Modelos Pradel.** De forma complementaria, a través de los modelos Pradel (Pradel 1996, Cooch & White 2016) se obtuvieron estimativos de sobrevivencia ( $\phi$ ), reclutamiento ( $f$ ), esperanza de vida (EV) y de la tasa de **crecimiento poblacional realizado** ( $\lambda_r$ ) de las

poblaciones. Los modelos desarrollados para este enfoque se presentan en el anexo 4.6.3. En los modelos Pradel (1996) se analizan de forma inversa los historiales de captura/recaptura, lo cual permite estimar la probabilidad de que un individuo capturado en el momento  $t+1$  estuviese en el momento previo  $t$ , la cual se denomina antigüedad (*seniority*) y se representa con la letra  $\gamma$ . Con base en esta aproximación se estimó la tasa de reclutamiento como  $f_i=1-\gamma_i$ , la cual representa la fracción de nuevos individuos en la población “reclutados” ya sea por reproducción o por inmigración (Pradel 1996, Lima *et al.* 2001, Cooch & White 2016). El crecimiento realizado ( $\lambda_r$ ) se obtuvo con la expresión  $(\lambda_r)_{i+1}= f_i+\phi_i$  y la esperanza de vida se obtuvo como  $EV= 1/-\ln(\phi)$  (Cooch & White 2016).

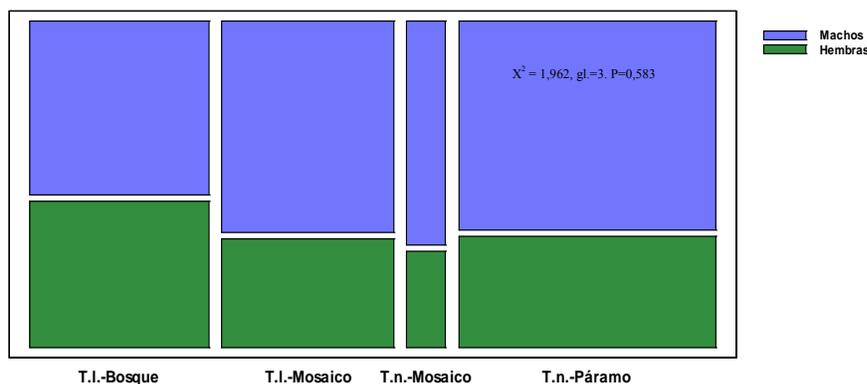
La contribución relativa (%) de la sobrevivencia ( $\phi$ ) y el reclutamiento ( $f$ ) al respectivo crecimiento realizado ( $\lambda_r$ ) de cada población se presenta y se compara entre las poblaciones de las especies estudiadas. Finalmente se comparan los patrones y tendencias de la sobrevivencia entre las poblaciones obtenidas con los modelos CJS y los modelos Pradel.

### 4.3.- Resultados

**4.3.1.- Proporción de sexos.** La proporción de sexos en tres de las cuatro poblaciones de las dos especies estudiadas estuvieron a favor de las hembras en una relación ♂:♀ de 1 a 2 (Tabla 4.4.); se exceptuó la población de *Thomasomys laniger* del ambiente de bosque en donde la proporción ♂:♀ fue de 1:1. Sin embargo, la proporción de sexos no fue significativamente diferente entre las cuatro poblaciones estudiadas ( $X^2=1,962$ ; g.l.=3;  $P=0,583$ ) (Fig. 4.7).

**Tabla 4.4.** Proporción de sexos en las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

Especie	ambiente	n	sexo		proporción	
			♂	♀	♂:♀	
<i>T. laniger</i>	bosque	46	25	21	1	1
<i>T. laniger</i>	mosaico	44	29	15	1	2
<i>T. niveipes</i>	mosaico	10	7	3	1	2
<i>T. niveipes</i>	páramo	66	43	23	1	2

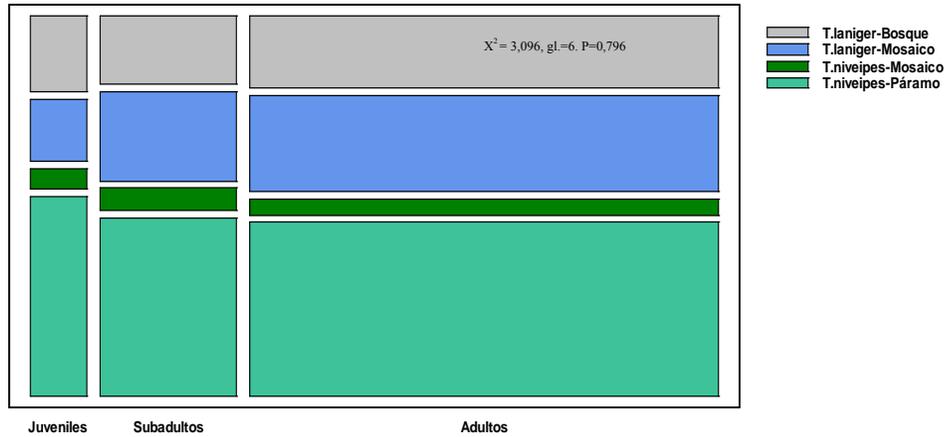


**Figura 4.7.** Proporción de sexos de las poblaciones de *Thomasomys laniger* (T.l.) y *Thomasomys niveipes* (T.n.) en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

**4.3.2.- Estados de desarrollo o edades.** En las poblaciones estudiadas prevalecieron los adultos, seguidos de los subadultos y en menor proporción los juveniles (Tabla 4.5), en una proporción aproximada de 7:3:1. Sin embargo, aunque en la población de *T. laniger* del mosaico tendieron a prevalecer los adultos en proporción casi al doble en comparación con la estructura de edades de las otras tres poblaciones, las diferencias en la estructura de edades entre las poblaciones no fueron significativas ( $X^2 = 3,096$ ,  $gl.=6$ ;  $P=0,796$ ) (Fig. 4.8).

**Tabla 4.5.** Número de individuos de cada edad o estado de desarrollo en las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

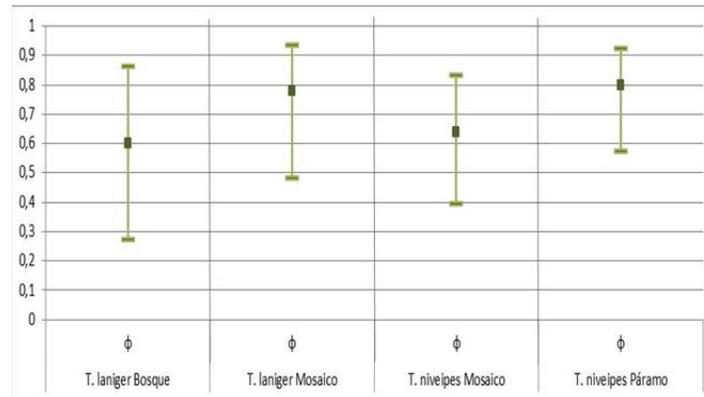
Edad o Estado	<i>T. laniger</i>		<i>T. niveipes</i>	
	bosque	mosaico	mosaico	páramo
Juvenil	11	9	3	29
Subadulto	24	31	8	62
Adulto	87	115	19	208



**Figura 4.8.** Estructura de edades o estados de desarrollo de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

#### 4.3.3. Sobrevivencia, crecimiento y fecundidad

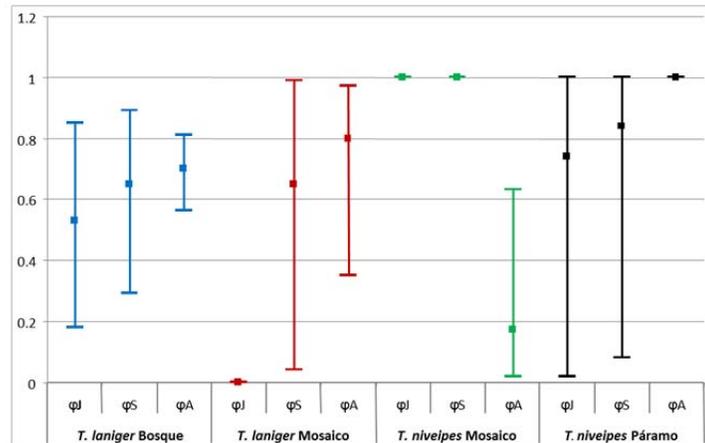
**Sobrevivencia.** La sobrevivencia de la población en general (sin considerar la edad o estado de desarrollo) fue mayor en la población de *T. niveipes* del páramo (0,80) con un valor prácticamente similar a la población de *T. laniger* del mosaico (0,78). Mientras que valores un tanto menores pero también similares entre sí, se obtuvieron para la población de *T. niveipes* del mosaico (0,64) y *T. laniger* del bosque (0,60) (Fig. 4.9, Anexo 4.6.4.).



**Figura 4.9.** Estimativos de las probabilidades de sobrevivencia general de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

En cuanto a la sobrevivencia por grupos de edad o estados de desarrollo, en tres de las poblaciones estudiadas fue mayor en los adultos, seguida de los subadultos y el menor valor

en los juveniles. Sin embargo, en la población de *Thomasomys niveipes* del ambiente de mosaico, la sobrevivencia fue notablemente mayor en los juveniles y subadultos que en los adultos (Fig. 4.10).

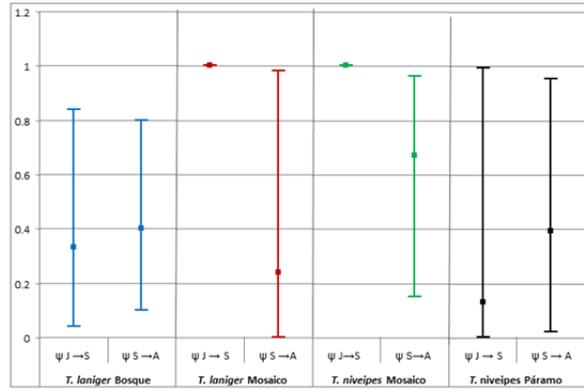


**Figura 4.10.** Comparación de la probabilidades de sobrevivencia ( $\phi$ ) de juveniles (J), subadultos (S) y adultos (A) de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. Los respectivos valores numéricos se presentan en el anexo 4.6.4

Tanto en la población de *Thomasomys laniger* del bosque como en la población de *Thomasomys niveipes* del páramo (en alopatría) los tres grupos de edad tuvieron probabilidades de sobrevivencia relativamente altos sin grandes diferencias entre las edades. Sin embargo en la población de *Thomasomys laniger* del mosaico (en simpatría con *T. niveipes*) aunque los subadultos y adultos tuvieron sobrevivencia relativamente alta, es de destacar que la sobrevivencia de juveniles fue muy baja. Por el contrario, para la población de *T. niveipes* del mosaico (en simpatría con *T. laniger*), la sobrevivencia de juveniles y subadultos fue máxima, mientras que aparentemente los adultos son muy afectados por la mortalidad (Fig. 4.10). Sin embargo, es de destacar la alta variabilidad general de los estimativos, lo cual se manifiesta en algunos casos en sus errores estándar que alcanzan entre el 9 % y 90 % del valor estimado del respectivo parámetro, así como en los amplios tamaños de los intervalos de confianza (Fig. 4.10, Anexo 4.6.4).

**Crecimiento o transición.** Los cambios de edad o estado de desarrollo de juveniles a subadultos y de subadultos a adultos tanto en la población de *T. laniger* del bosque como en

la población de *T. niveipes* del páramo (lugares donde ocurre sola cada especie o en alopatría) ocurrieron con una probabilidad relativamente baja (0,33 y 0,4; 0,13 y 0,39 respectivamente (Fig. 4.11).



**Figura 4.11. Comparación de las probabilidades de transición ( $\psi$ , crecimiento) de juveniles (J) a subadulto (S) y de subadulto (S) a adultos (A) de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014. Los respectivos valores numéricos se presentan en el anexo 4.6.4**

No obstante en el mosaico en donde se encuentran juntas poblaciones de las dos especies, la probabilidad de cambio de juveniles a subadultos ocurren con una probabilidad mayor ( $\psi = 1,0$  en ambos casos); mientras que la transición de subadultos a adultos tiene el valor más bajo ( $\psi = 0,24$ ) para *T. laniger* y el valor más alto para la población de *T. niveipes* ( $\psi = 0,67$ ) (Fig. 4.11, Anexo 4.6.4.).

**Fecundidad.** Las disecciones indicaron un tamaño de camada o número de fetos para *Thomasomys laniger* en el bosque y el mosaico de 1 y 1,8 respectivamente; mientras que en las dos poblaciones de *Thomasomys niveipes* tanto en el mosaico como en el páramo fue de 3 crías en cada caso (Fig. 4.12).

Este tamaño de la camada o número de crías (fecundidad) encontrado en el presente estudio en general se encuentra dentro de los rangos reportados en la literatura para roedores de la subfamilia Sigmodontinae. Por ejemplo, Silva *et al.* (2015) a partir de necropsias de 28 especies de sigmodontinos reportan que en esta subfamilia el tamaño medio de la camada

es de  $3,36 \pm 1,2$ . Aunque Ernest (2003) con base en datos de 38 especies de sigmodontinos indica una variación interespecífica entre 2 y 7,05; y en general, varios estudios indican que el tamaño medio de la camada varía entre 2,7 y 5,6 crías, según la especie (Anexo 4.6.7).

### *Thomasomys laniger*



### *Thomasomys niveipes*



**Figura 4.12.** Tamaño de la camada o número de crías de *Thomasomys laniger* en los ambientes de bosque (1) y mosaico (1,8) y de *Thomasomys niveipes* en los ambientes de mosaico (3) y páramo (3).

**4.3.4. Crecimiento poblacional proyectado ( $\lambda_p$ ).** Mediante la proyección de las respectivas matrices de transición [A] multiplicada por el vector del número de individuos por estado de desarrollo, la mayor tasa de crecimiento proyectado  $\lambda_p$  se obtuvo para la población de *T. niveipes* del mosaico (2,04), seguida de la población de esta misma especie del páramo (1,40). En cuanto a las poblaciones de *T. laniger* estas también manifestaron un crecimiento positivo aunque con una intensidad menor con respecto a las dos poblaciones

de la especie *T. niveipes*; así, el crecimiento de *T. laniger* en el mosaico fue de 1,31 y el menor crecimiento de todos se obtuvo en la población de *T. laniger* del bosque (1,14) (Tabla 4.6).

**Tabla 4.6.** Tasa de crecimiento proyectado  $\lambda_p$  de las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* en los ambientes estudiados. PNN. Chingaza 2013-2014.

Población	Ambiente	Tasa de crecimiento $\lambda_p$ .
<i>Thomasomys laniger</i>	Bosque	1,14
	Mosaico	1,31
<i>Thomasomys niveipes</i>	Mosaico	2,04
	Páramo	1,40

**4.3.5. Análisis de elasticidades.** Las elasticidades de los procesos demográficos por grupo de edad de las poblaciones de *Thomasomys* indican que en las poblaciones de *T. laniger* tanto del bosque como del mosaico y al igual que en la población de *T. niveipes* del páramo la principal importancia en el crecimiento poblacional corresponde a los adultos y en menor proporción los subadultos y juveniles. Sin embargo, en la población de *T. niveipes* del mosaico resultan más importantes los juveniles que los adultos, mientras que la importancia de los subadultos es relativamente similar a la de las otras poblaciones (Tabla 4.7).

**Tabla 4.7.** Elasticidades por edad o estado de desarrollo en las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

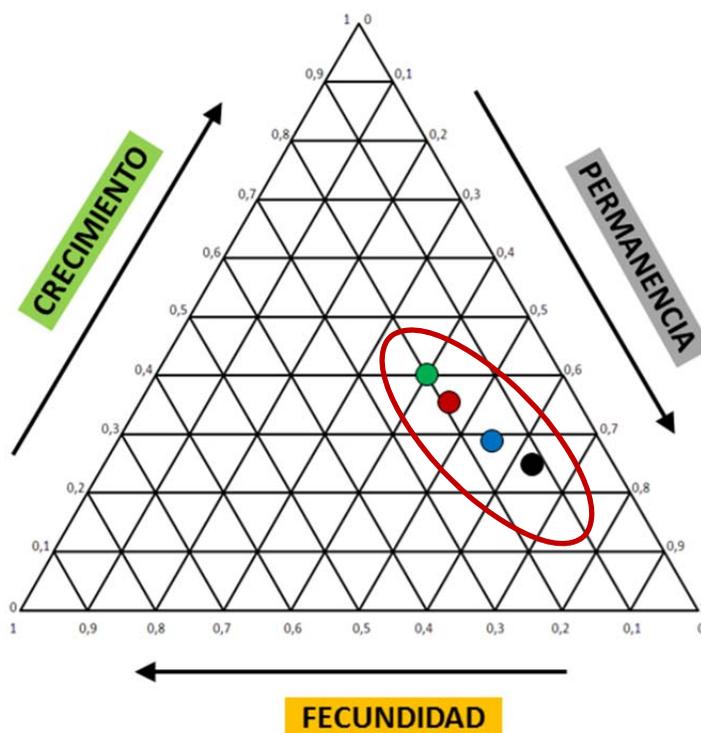
Edad o estado de desarrollo	<i>T. laniger</i>		<i>T. niveipes</i>	
	Bosque	Mosaico	Mosaico	Páramo
Juvenil	0,28	0,18	0,39	0,26
subadulto	0,34	0,36	0,39	0,31
Adulto	0,38	0,46	0,22	0,43
$\Sigma$	1,00	1,00	1,00	1,00

De otra parte, de acuerdo con la importancia de los procesos demográficos, la sobrevivencia es el proceso demográfico de mayor importancia para el crecimiento en todas las poblaciones. Esto es más evidente en las poblaciones de *T. laniger* tanto del bosque como del mosaico ( $\Phi= 0,56$  y  $0,46$ , respectivamente), y en la población de *T. niveipes* del páramo ( $\Phi=0,63$ ). En la población de *T. niveipes* del mosaico la sobrevivencia pierde importancia relativa a favor del crecimiento; mientras que en todas las poblaciones la menor importancia corresponde a la fecundidad (Tabla 4.8).

**Tabla 4.8.** Elasticidades por proceso demográfico en las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

Proceso Demográfico	Tasa vital	<i>T. laniger</i>		<i>T. niveipes</i>	
		Bosque	Mosaico	Mosaico	Páramo
Crecimiento	$\psi$	0,29	0,36	0,40	0,25
Permanencia	$\Phi$	0,56	0,46	0,40	0,63
Fecundidad	$f$	0,15	0,18	0,20	0,12
$\Sigma$		1,00	1,00	1,00	1,00

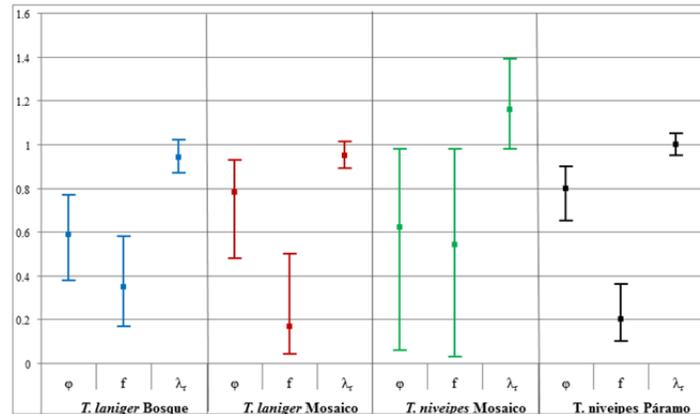
De acuerdo con estos resultados las cuatro poblaciones estudiadas se ubican en el triángulo demográfico manifestando mayor importancia relativa de la sobrevivencia (permanencia) y segregadas o separadas principalmente por las diferencias en fecundidad. (Fig. 4.13).



**Figura 4.13.** Ubicación en el triángulo demográfico (Silvertown *et al.* 1993) de las poblaciones de *T. laniger* en el bosque (**azul**), *T. laniger* en el mosaico (**rojo**), *T. niveipes* en el mosaico (**verde**), *T. niveipes* en el páramo (**negro**). PNN Chingaza 2013-2014.

Sin embargo, tal ubicación manifiesta un gradiente demográfico en el cual las poblaciones en condición de alopatria *T. laniger* en el bosque (azul), *T. niveipes* en el páramo (negro) se ubican más hacia un extremo, mientras que las poblaciones en simpatria *T. laniger* en el mosaico (rojo), *T. niveipes* en el mosaico (verde), se ubican en posiciones intermedias del triángulo demográfico.

**4.3.6. Modelos Pradel.** En la figura 4.14 se muestra comparativamente los estimativos de sobrevivencia ( $\phi$ ), reclutamiento ( $f$ ) y tasa de crecimiento realizado  $\lambda_r$  de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo, obtenidas mediante los modelos Pradel (1996).



**Figura 4.14.** Comparación de las tasas de sobrevivencia ( $\phi$ ), reclutamiento ( $f$ ) y tasa de crecimiento realizado  $\lambda_r$  entre las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

**Sobrevivencia ( $\phi$ ).** De acuerdo con los estimativos de las tasas vitales obtenidos con los modelos Pradel (1996) la sobrevivencia fue mayor, relativamente alta y similar entre la población de *T. niveipes* del páramo (0,80) y la población de *T. laniger* del mosaico (0,78) y fue más baja y relativamente similar entre la población de *T. niveipes* del mosaico (0,62) con respecto a la población de *T. laniger* del bosque (0,59) (Tabla 4.9 y Fig. 4.14). Los resultados y los patrones de sobrevivencia obtenidos con los modelos Pradel, fueron similares a los obtenidos con los modelos CJS, los cuales correspondieron a 0,80 (*T. niveipes* del páramo); 0,78 (*T. laniger* del mosaico); 0,64 (*T. niveipes* del mosaico) y 0,60 para *T. laniger* del bosque (Anexo 4.6.4.).

**Tabla 4.9.** Tasas de sobrevivencia ( $\phi$ ), reclutamiento ( $f$ ), tasa de crecimiento realizado  $\lambda_r$  y esperanza de vida ( $EV=1/-\ln(S)$ ) obtenidos con los modelos de Pradel (1996) de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

Parámetro	Especie-población			
	<i>T. laniger</i> Bosque	<i>T. laniger</i> Mosaico	<i>T. niveipes</i> Mosaico	<i>T. niveipes</i> Páramo
$\phi$	0,59	0,78	0,62	0,80
$f$	0,35	0,17	0,54	0,20
$\lambda_r$	0,94	0,95	1,16	1,00
$EV$	1,90	3,96	2,13	4,50

**Esperanza de vida ( $EV$ ).** La población alopátrica de *T. niveipes* en el páramo tuvo la mayor esperanza de vida (4,5); mientras que la población también en alopatria de la otra especie *T. laniger* tuvo la menor  $EV$  (1,9). Mientras que en condiciones de simpatria la esperanza de vida de *T. laniger* se torna mayor (3,96) que en la especie *T. niveipes* (2,13) (Tabla 4.9).

**Reclutamiento ( $f$ ).** En cuanto al reclutamiento ( $f$ ), con los modelos Pradel (1996) se obtuvo el valor más alto para *T. niveipes* del mosaico (0,54), un valor intermedio para *T. laniger* del bosque (0,35) y los menores valores para la población de *T. niveipes* del páramo (0,20) y *T. laniger* del mosaico (0,17) (Tabla 4.9).

**Crecimiento poblacional realizado ( $\lambda_r$ ).** Los estimativos de crecimiento poblacional realizado ( $\lambda_r$ ) obtenido con los modelos de Pradel (1996) presentaron la misma tendencia que los obtenidos para el crecimiento poblacional proyectado ( $\lambda_p$ ) obtenido con las proyecciones matriciales, no obstante que sus magnitudes son un tanto diferentes (Tabla 4.10). Entonces en general, la población de mayor crecimiento fue la correspondiente a *T. niveipes* del mosaico, seguido de la población de esta misma especie en el páramo y la población de *T. laniger* del mosaico; y finalmente la población de *T. laniger* del bosque fue la que tuvo menor crecimiento.

**Tabla 4.10.** Comparación de la tasa de crecimiento poblacional proyectado ( $\lambda_p$ ) vs. realizado ( $\lambda_r$ ) de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

Población	Ambiente	Crecimiento poblacional	
		Proyectado $\lambda_p$	Realizado $\lambda_r$
<i>Thomasomys laniger</i>	Bosque	1,14	0,94
	Mosaico	1,31	0,95
<i>Thomasomys niveipes</i>	Mosaico	2,04	1,16
	Páramo	1,40	1,00

**Contribución relativa de las sobrevivencia y la fecundidad en el crecimiento.** En

términos relativos o porcentuales, los anteriores estimativos, patrones y tendencias obtenidos con los modelos Pradel, en las cuatro poblaciones de *Thomasomys* estudiadas la contribución de la sobrevivencia en el crecimiento realizado resultan mayores que la contribución de la fecundidad. Y esta contribución es mayor en las poblaciones de *T. laniger* del mosaico (81,8 %) y *T. niveipes* del páramo (80,1 %) y es menor aunque relativamente similar para *T. laniger* del bosque (62,7 %) y *T. niveipes* del mosaico (53,7 %) (Tabla 4.11).

**Tabla 4.11.** Contribución porcentual de la sobrevivencia ( $\phi$ ) y el reclutamiento ( $f$ ) a la tasa de crecimiento realizado  $\lambda_r$  de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014

Parámetro	Especie-población				
	<i>T. laniger</i> Bosque	<i>T. laniger</i> Mosaico	<i>T. niveipes</i> Mosaico	<i>T. niveipes</i> Páramo	
<b>A. Pradel</b>	$\Phi$	62,7	81,8	53,7	80,1
	$f$	37,3	18,2	46,3	19,9
<b>B. Elasticidades</b>	$\Phi$	78,9	71,9	66,7	84,0
	$f$	21,1	28,1	33,3	16,0

Por otro lado, en la parte inferior de la tabla 4.11 también se muestran de forma relativa (%) las contribuciones al crecimiento poblacional, calculadas a partir de las elasticidades de la sobrevivencia y de la fecundidad (reclutamiento) obtenidos con base en los modelos matriciales. En general, se observa el mismo patrón obtenido con los modelos Pradel (1996); es decir en todas las poblaciones la contribución relativa de la sobrevivencia en el

crecimiento poblacional es mayor que la contribución de la fecundidad, con valores relativamente similares entre las cuatro poblaciones.

#### **4.4.-Discusión**

Brown & Zeng (1989) sugirieron que los patrones de similitudes y diferencias entre poblaciones de especies estrechamente relacionadas, indican que las restricciones evolutivas limitarían las variaciones en sus historias de vida y demografía e interpretaron la diversidad de historias de vida y dinámicas poblacionales entre las especies que coexisten como una consecuencia de (a) un ambiente espacial y temporalmente variable en productividad lo que provee variados recursos que pueden usarse de diferentes formas, (b) eventos biogeográficos históricos que han conllevado a conformar un determinado grupo de especies y (c) diferencias ecológicas poblacionales entre las especies que habrían evolucionado primariamente en el contexto de otros ambientes coexistiendo con base en el uso diferencial de recursos. Así, es probable que un conjunto de estos factores puedan explicar tanto las características como las diferencias demográficas entre las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* encontradas en el presente estudio.

Con respecto a diferencias debidas a la influencia del ambiente biótico, en roedores los ciclos de abundancia poblacional pueden generarse por las respuestas de los parámetros de la historia de vida a los cambios dependientes de la densidad de adultos y en la sobrevivencia en la etapa pre-reproductiva (Morris 1984). En tales casos la densodependencia reduce la reproducción y el reclutamiento estabilizando las variaciones en abundancia (Ostfeld *et al.* 1993, Reed & Slade 2008) dado que en general se ha interpretado que la fecundidad tiene un efecto mayor que la sobrevivencia en el crecimiento poblacional de pequeños mamíferos (Gaillard *et al.* 2005, Morrison & Hik 2007, Reed & Slade 2008). No obstante, en las cuatro poblaciones de *Thomasomys* del presente estudio no fue la fecundidad sino la sobrevivencia el principal parámetro demográfico que afectó su crecimiento.

El efecto de la sobrevivencia y la reproducción en la estructuración demográfica puede variar entre las especies y cambiar entre las estaciones. Por ejemplo, en poblaciones del ratón *Phyllotis darwini*, aunque la reproducción y la sobrevivencia contribuyen aproximadamente igual al crecimiento es principalmente la sobrevivencia la que proporcionará valor selectivo; mientras que para el ratón *Mastomys natalensis* es la reproducción más que la sobrevivencia el factor demográfico principal durante la estación reproductiva, aunque fuera de la estación reproductiva, sí es más importante la sobrevivencia (Lima *et al.* 2003). De otra parte en poblaciones del ratón casero común *Mus musculus* las diferencias en estructura y dinámica poblacional se atribuyen en conjunto a las diferencias en reproducción, depredación, competencia interespecífica, y a los cambios estacionales en alimento y temperatura (Gómez *et al.* 2008); mientras que en los roedores *Clethrionomys glareolus* y *Apodemus flavicollis* las variaciones interanuales en su densidad poblacional se deberían principalmente a las variaciones en la producción de semillas (Stenseth *et al.* 2002).

En cuanto a la influencia del ambiente abiótico, el crecimiento poblacional de las especies de vida corta, como al parecer ocurre en general en los roedores sigmodontinos, es sensible al efecto de la variabilidad estocástica del ambiente sobre todas las tasas vitales (Morris *et al.* 2008, Wang *et al.* 2013, Ballerini *et al.* 2009, Nevoux *et al.* 2008). Por ejemplo, en poblaciones de pikas (*Ochotona dauurica*) una mayor temperatura mejora el reclutamiento, aunque reduce la sobrevivencia disminuyendo el crecimiento poblacional; contrario a lo que ocurre con una mayor precipitación, la cual disminuye la sobrevivencia (Chen *et al.* 2015). Mientras que en roedores muridos la estacionalidad reproductiva y las fluctuaciones de la densidad dependen de las lluvias las cuales promueven la productividad primaria (Massawe *et al.* 2011).

En el presente estudio, a nivel interespecífico tanto el crecimiento poblacional proyectado como el realizado fue mayor para *T. niveipes* que para *T. laniger*; mientras que a nivel intraespecífico, las poblaciones de ambas especies en condiciones de alopatria (e.d. *T. laniger* en el bosque y *T. niveipes* en el páramo) crecieron a menor velocidad que las poblaciones de las dos especies en simpatria en el ambiente de mosaico. Es posible que

estas diferencias se puedan explicar posiblemente por una menor productividad primaria (semillas) y secundaria (insectos) tanto en el ambiente abierto del páramo como del ambiente cerrado del bosque, en comparación con una mayor productividad en el ambiente mixto o de mosaico. Sin embargo, los efectos de la convivencia de las dos especies en simpatria en el ambiente de mosaico podrían estar generando presiones competitivas que se traducirían en un crecimiento poblacional más vigoroso por parte de ambas especies de *Thomasomys*.

En cuanto a la estructura de las poblaciones, en general en el presente estudio la proporción de sexos estuvo ligeramente a favor de las hembras y no se presentaron diferencias significativas entre las poblaciones de las dos especies estudiadas. Igualmente con respecto a la estructura de edades o estadios de desarrollo en todas las poblaciones prevalecieron los adultos y luego los subadultos y juveniles, sin diferencias significativas entre las poblaciones. Es decir, la estructura de sexos y de edades no difiere entre las especies o poblaciones de *Thomasomys* estudiadas; y al parecer las diferencias demográficas se originan más en la influencia diferencial en el peso o importancia relativa de las tasas vitales y en la estructuración del patrón de historias de vida, las cuales pueden ser debidas probablemente a la influencia de las características ecológicas de los ambientes donde viven las respectivas poblaciones; por ejemplo las diferencias en radiación –menor en los ambientes cerrados del bosque y mayor en los ambientes paramunos abiertos- que incidirían de forma diferente en la productividad. Adicionalmente, las diferencias demográficas se podrían quizás originar por la influencia también de presiones selectivas motivadas por las condiciones de alopatria (bosque y páramo) o de simpatria (mosaico).

Los resultados del presente estudio son consistentes con la hipótesis de que las características demográficas podrían ser diferentes bajo condiciones de alopatria vs. simpatria; así, tanto con los modelos CJS como con los modelos Pradel (1996) la **mayor sobrevivencia** se obtuvo para las población alopátrica de *T. niveipes* del páramo (0,8) y la menor sobrevivencia ocurrió en la población alopátrica de *T. laniger* del bosque (0,60), mientras que en el ambiente de mosaico donde viven en simpatria las poblaciones de las dos especies presentaron sobrevivencias intermedias (*T. laniger* 0,78 y *T. niveipes* 0,64).

Igualmente y en consecuencia con los respectivos patrones de sobrevivencia, la esperanza de vida fue mayor para la población de *T. niveipes* del páramo (4,5) y fue menor para la población de *T. laniger* del bosque (1,9), mientras que en simpatria las dos especies presentaron valores intermedios o un tanto menores de esperanza de vida (*T. laniger* 2,13 y *T. niveipes* 3,96). Adicionalmente, en todas las poblaciones estudiadas la sobrevivencia fue mayor en los adultos, seguida de los subadultos y un menor valor en los juveniles. Aunque son múltiples los factores ambientales que podrían causar de tales diferencias, entre ellos la depredación y la competencia, quizás estén influyendo también las diferencias en disponibilidad y preferencias tróficas, de hábitat, así como disponibilidad y uso de refugios.

Tal efecto diferente entre las poblaciones también se observó en las **transiciones** las cuales en general fueron bajas en las poblaciones en alopatria en el bosque y en el páramo. Mientras que en simpatria en el ambiente de mosaico la transición fue alta de juveniles a subadultos, aunque el valor menor ( $\psi = 0,24$ ) fue para *T. laniger* y el valor más alto para *T. niveipes* ( $\psi = 0,67$ ). Estos resultados podrían indicar que compartir el ambiente (simpatria) afectaría el crecimiento de juveniles a subadultos de forma similar entre las dos especies; pero tal efecto sería diferente entre las dos especies en cuanto al paso o transición de subadultos a adultos. En el ambiente de mosaico la población de *T. niveipes* es menos abundante y posiblemente esté en fuerte competencia por recursos en su lucha por establecerse localmente.

En cuanto a la **fecundidad** esta fue claramente diferente entre las especies, con un promedio 1,8 crías o fetos para *T. laniger* vs. 3,0 para *T. niveipes*. Estos resultados indican que para las dos especies de roedores estudiados la convivencia en simpatria no afectaría este parámetro, condición bajo la cual cada una tiene la misma fecundidad que cuando se encuentran en alopatria en el páramo (*T. niveipes*) o en el bosque (*T. laniger*).

De otra parte, si consideramos que el reclutamiento por nacimientos es similar entre las dos poblaciones de *T. niveipes*, entonces las diferencias en el reclutamiento, estimado con los modelos Pradel (1996), manifestarían diferencias debidas a posibles migraciones. De tal forma habría mayor migración en la población de *T. niveipes* del mosaico ( $f=0,54$ ) que en

el páramo ( $f=0,20$ ), mientras que para *T. laniger* la migración sería mayor en el bosque ( $f=0,35$ ) que en el mosaico ( $f=0,17$ ). Una posible colonización local reciente por migración de individuos de *T. niveipes* hacia el mosaico, podría explicar estas diferencias, las cuales serían consistentes con su mayor crecimiento poblacional. Sin embargo, es necesario hacer estudios más profundos que permitan diferenciar el reclutamiento por nacimientos (fecundidad) del reclutamiento por migraciones, en estas y en otras poblaciones de estas especies, para valorar la consistencia y la posible variabilidad interpoblacional espacial y temporal de estos importantes parámetros demográficos.

En relación con la fecundidad, se sabe que los patrones y características reproductivas de los sigmodontinos varían ampliamente inter e intraespecíficamente (Lacher 1992); así mismo varía estacional e interanualmente (Francisco *et al.* 1995) o entre tipos de hábitat, a veces asociadas a condiciones climático-ambientales (Lacher 1992). En general para sigmodontinos se han reportado varias camadas anuales, gestación corta (23-30 días) y tamaño de camada grande (Linares 1998). Sin embargo, Silva *et al.* (2015) reportan tamaño medio de camada de  $3,36 \pm 1,2$ , con variaciones estacionales, a veces asociado con el tamaño de la madre y con la cantidad de lluvia (Sobral & Oliveira 2014); mientras que otros estudios indican en sigmodontinos un tamaño medio de camada entre 2,7 y 5,6 (Anexo 4.6.7); o aún entre 2 y 7,05 crías (Ernest 2003). Las complejas y variadas características reproductivas entre las especies de roedores requieren estudios específicos, los cuales deben considerar las particularidades conocidas de los sigmodontinos por ser poliándricos, iteroparous y promiscuos. Otros parámetros de la historia de vida importantes –aunque difíciles de conocer– para comprender las estrategias demográficas de las poblaciones de roedores altoandinos incluyen conocer el tiempo de desarrollo de las crías, la cantidad y calidad del cuidado parental y la edad a la madurez. Por ejemplo se sabe que en algunas especies las hembras maduran varias semanas antes que los machos y otras pueden dar crías a sólo cuatro semanas de edad (Carleton & Musser 1984, Nowak 1999). Dentro de la tribu Thomasomyini se ha registrado que *T. laniger* y *T. niveipes* son activos reproductivamente durante la época de lluvias (Montenegro & López 1990, López-Arévalo *et al.* 1993); la madurez sexual de las hembras de *T. laniger* se presenta a los 3,5 meses y el

periodo de gestación puede durar cerca de 24 días aproximadamente (Montenegro & López 1990).

En muchas especies de roedores la dinámica poblacional se ha relacionado con la reproducción la cual está a su vez asociada con la disponibilidad y preferencias o selectividad de recursos alimenticios, hábitat y microhábitat específicos. Además, las tasas de supervivencia se pueden incrementar especialmente durante o justo después de la estación o período lluvioso, lo cual al parecer es un patrón característico de los roedores sigmodontinos del Neotropico (Gentile *et al.* 2000, Bonecker *et al.* 2009, Fonseca & Kierulff 1989, Pereira *et al.* 1993).

En general se ha interpretado que las características de las historias de vida de los pequeños mamíferos tales como cortos periodo de vida, corto tiempo de gestación, reproducción temprana y tamaños de camada grande, les permite tener una respuesta rápida a la variación ambiental (Sobral & Oliveira 2014), asociados a una respuesta demográfica “rápida” o estrategia de crecimiento *r*.

No obstante, la ubicación resultante de las cuatro poblaciones de *Thomasomys* en el triángulo demográfico indica que todas tienden a ser de estrategia lenta o *K-estrategas*, en donde es más importante la sobrevivencia y el crecimiento (transición) que el tamaño de la camada o la fecundidad. Estos resultados concuerdan con la hipótesis del continuo “rápido-lento”, la cual se basa en la variación en la sobrevivencia de adultos como el principal factor selectivo que afecta la evolución de las estrategias de historia de vida (Harvey & Zammuto 1985, Promislow & Harvey 1990, Charnov 1990, 1991); así, altas sobrevivencia y valor reproductivo en adultos se asocia con un ciclo de vida “lento”, mientras que baja sobrevivencia y bajo valor reproductivo de adultos se asocia con un ciclo de vida “rápido” (Promislow & Harvey 1990, Blackburn 1991, Saether & Bakke 2000, Benton & Grant 1999, Oli & Dobson 2003).

Según las elasticidades de los procesos demográficos en tres de las poblaciones estudiadas (*T. laniger* de bosque y mosaico; y *T. niveipes* del páramo) los adultos son la categoría de

edad clave en el crecimiento poblacional; mientras que en la población de *T. niveipes* del mosaico resultan más importantes los juveniles. Este hecho podría indicar un crecimiento más vigoroso de esta población fundamentada en el reclutamiento por reproducción. Se podría hipotetizar que quizás en el mosaico la población de *T. niveipes* esté procurando establecerse recientemente para lo cual un rápido crecimiento poblacional se basaría en una mayor fecundidad, lo cual resultaría consistente con el mayor crecimiento poblacional proyectado y realizado ya indicados en la población de esta especie en el mosaico. Aunque como ya se indicó es posible que también estos patrones puedan tener un componente así sea menor, basado en la migración local de individuos.

De acuerdo con los estimativos, patrones y tendencias obtenidos tanto con los modelos CJS como con los modelos Pradel (1996) en las cuatro poblaciones de *Thomasomys* la mayor importancia para el crecimiento recae sobre la sobrevivencia en comparación con la contribución de la fecundidad. Este hecho resulta más evidente en las poblaciones en alopatría (*T. laniger* del bosque y *T. niveipes* del páramo); mientras que en las poblaciones de las dos especies en condiciones de simpatría la sobrevivencia pierde importancia relativa más a favor del crecimiento y un poco menor sobre la fecundidad.

Estos resultados ilustran dos hechos importantes: primero, en todos los casos la importancia de la sobrevivencia sobre los demás parámetros demográficos, lo cual indica que en las poblaciones de estos roedores prevalece una estrategia de crecimiento lenta, al contrario de lo que generalmente se encuentra o se interpreta en otras poblaciones de roedores (Por ejemplo Chen *et al.* 2015). Y segundo, las evidentes diferencias en los parámetros demográficos o tasas vitales cuando las especies se encuentran solas en alopatría en el bosque y el páramo en comparación a los valores de tales parámetros cuando las poblaciones de las dos especies se encuentran en simpatría en el mosaico. Aunque no se puede afirmar que las diferencias demográficas, igual que las morfológicas (conformación craneal, ver capítulo 5), se deban exclusivamente a las condiciones de alopatría o simpatría de las poblaciones estudiadas, en general los resultados del presente estudio se pueden considerar consistentes con la hipótesis de la especiación ecológica en condiciones de simpatría. En este caso posibles presiones por competencia interespecífica entre *T. laniger*

y *T. niveipes* en simpatria en el ambiente de mosaico, podría generar variaciones demográficas que se pueden relacionar con uso diferencial de recursos tróficos y espaciales, de tal manera que se favorezca una mejor adecuación o *fitness*.

Finalmente, en estudios posteriores el análisis de las diferencias también podría concebir un posible efecto de la plasticidad fenotípica de los rasgos demográficos en roedores. Por ejemplo Maldonado-Chaparro *et al.* 2015 al analizar el papel de la plasticidad fenotípica en la variabilidad morfológica, parámetros de historia de vida (éxito reproductivo y tamaño de la camada), y rasgos sociales en hembras de la marmota (*Marmota flaviventris*) como respuesta a la variación climática y social, encontraron que todos los rasgos fueron plásticos y la respuesta plástica poblacional promedio difirió entre distintas colonias, clases de edad y entre hembras con diferentes experiencias reproductivas; por esto sugieren que la plasticidad juega un papel clave como amortiguador de los cambios continuos en las condiciones ambientales.

Con respecto a las variaciones demográficas, ya es claro que las estrategias y los rasgos de historia de vida pueden variar entre poblaciones de la misma especie, debido al efecto ambiental tanto biótico como abiótico. Aunque se sugiere tener en cuenta que estas variaciones podrían reflejar efectos tanto del ambiente actual como pasado, incorporando compensaciones entre los componentes de la aptitud o *fitness* actual y futuro (Beckerman *et al.* 2002). Adicionalmente es posible que las interacciones bióticas, especialmente la competencia y posiblemente la depredación causen y/o mantengan aislamiento geográfico de poblaciones (alopatria), por lo cual se ha propuesto que el concepto de vicarianza ecológica incluya las interacciones bióticas como posible agente vicariante (Gutierrez *et al.* 2014).

#### 4.5.- Referencias

- Ballerini, T.; G. Tavecchia, S. Olmastroni, F. Pezzo, & S. Focardi 2009.** Nonlinear effects of winter sea ice on the survival probabilities of Adélie penguins. *Oecologia* 161:253–265.
- Beckerman, A.; T.G. Benton, E. Ranta, V. Kaitala & P. Lundberg. 2002.** Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology & Evolution* 17(6): 263-269.
- Benton, T.G. & A. Grant. 1999.** Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends Ecol. Evol.* 14: 467-471.
- Blackburn, T.M. 1991.** Evidence for a “fast-slow” continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Funct. Ecol.* 5: 65- 74.
- Bonecker, S.T. L.G. Portugal, S. F. Costa-Neto & R. Gentile. 2009.** A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. *Mammalian Biology* 74:467–477.
- Brown J.H. & Z. Zeng. 1989.** Comparative Population Ecology of Eleven Species of Rodents in the Chihuahuan Desert. *Ecology*, 70(5): 1507-1525.
- Cam, E. 2009.** Contribution of Capture-Mark-Recapture Modeling to Studies of Evolution by Natural Selection. Pp. 83-129 In. Thomson, D.L.; E. G. Cooch & M.J. Conroy (Eds). *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Environmental and Ecological Statistics Series: Volume 3. Springer.
- Carleton, M. & G. Musser. 1984.** Muroid rodents. Pp. 289-379 in D Wilson, D Reeder, eds. *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. New York: John Wiley and Sons.
- Caswell, H. 1978.** A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215-230.
- Caswell, H. 1989.** Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. Primera Edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Charnov, E.L. 1990.** On evolution of age at maturity and the adult lifespan. *J. Evolution. Biol.* 3: 139-144.
- Charnov, E.L. 1991.** Evolution of life history variation among female mammals. *P. Natl. Acad. Sci-Biol.* 88: 1134-1137.

- Chen, L.; G. Wang, X.Wan & W. Liu. 2015.** Complex and nonlinear effects of weather and density on the demography of small herbivorous mammals. *Basic and Applied Ecology* 16:172–179.
- Conroy, M.J. 2009.** Application of Capture–Recapture to Addressing Questions in Evolutionary Ecology. Pp. 131-156. In: Thomson, D.L.; E. G. Cooch & M.J. Conroy (Eds). *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Environmental and Ecological Statistics Series: Volume 3. Springer.
- Cooch, E. & G. White 2016.** Program MARK. A gentle introduction. 14th Edición. Página web: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/> (el 15 mayo 2016).
- Dayton, G.H.; D. Saenz, K.A. Baum, R.B. Langerhans &, T.J. DeWitt. 2005.** Body shape, burst speed, and escape behavior of larval anurans. *Oikos* 111:582–591.
- De Conto, V. & R. Cerqueira. 2007.** Reproduction, development and growth of *Akodon lindberghi* (Hershkovitz, 1990) (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae) raised in captivity. *Brazilian Journal of Biology* 67(4): 707-713.
- De Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael & H. Caswell. 1986.** Elasticities: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- DeWitt, T.J. & S.M. Schneider. 2004.** Phenotypic variation from single genotypes. In: Dewitt TJ, Schneider SM (eds). *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford University, New York, pp 1–9.
- Eklöv, P. & R. Svanbäck. 2006.** Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. *Am Nat* 167:440–452.
- Endler J.A. 1986.** *Natural selection in the wild*. Princeton, University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.
- Ernest, S. K. M. 2003.** Life history characteristics of placental nonvolant mammals. *Ecology*, 84: 3402. doi:10.1890/02-9002.
- Fitzpatrick, B.M., J. A. Fordyce & S. Gavrillets. 2008.** What, if anything, is sympatric speciation? *J. Evol. Biol.* 21:1452-1459.
- Fonseca, G.A.B., Kierulff, M.C., 1989.** Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.* 34, 99–152.

- Francisco, A. L.; W. E. Magnusson & T. M. Sanaiotti. 1995.** Variation in growth and reproduction of *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 11:419–428. doi: 10.1017/S0266467400008889.
- Freeman, S. & J.C. Herron. 2002.** Análisis evolutivo. Pearson Education S.A. Madrid.
- Gaillard, J. M.; N.G. Yoccoz, J.D. Lebreton, C. Bonenfant, S. Devillard, A. Loison, et al. 2005.** Generation time: A reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *American Naturalist*, 166:119–123.
- Gavrilets S. & J.B. Losos. 2009.** Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science*. 323:732–737.
- Gavrilets, S. 2003.** Models of speciation: What have we learned in 40 years?. *Evolution* 57(10): 2197–2215.
- Gentile, R., D’Andrea, P.S., Cerqueira, R., Maroja, L.S., 2000.** Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five year study. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 35, 1–9.
- Gómez, M.D. ; J. Priotto, M.C. Provensal, A. Steinmann, E. Castillo & J.J. Polop. 2008.** A population study of house mice (*Mus musculus*) inhabiting different habitats in an Argentine urban area. *International Biodeterioration & Biodegradation* 62: 270–273.
- Gómez-Laverde, M.; O. Montenegro-Díaz, H. López-Arévalo, A. Cadena & M. L. Bueno. 1997.** Karyology, morphology, and ecology of *Thomasomys laniger* and *T. niveipes* (Rodentia) in Colombia. *Journal of Mammalogy* 78(4): 1282-1289.
- Gotelli, N. J. 2001.** A primer of ecology. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Gutiérrez, E.; R. A. Boria & R.P. Anderson. 2014.** Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition and distributions of South American mouse oposums. *Ecography* 37: 741–753, 2014. doi: 10.1111/ecog.00620 OK
- Harvey, P.H. & R.M. Zammuto. 1985.** Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Nature* 315: 319-320.
- Heppell, S.S.; H. Caswell & L.B. Crowder. 2000.** Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81: 654-665.

- Johnson, J.B. & J.J. Zuñiga-Vega. 2009.** Differential mortality drives life-history evolution and population dynamics in the fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Ecology* 90: 2243–2252.
- Johnson, J.B., & M.C. Belk. 2001.** Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Oecologia* 126: 142–149.
- King M. 1993.** Species evolution the role of chromosome change. Cambridge (MA): Cambridge University Press.
- Kozak, K. H., Weisrock D.W., Larson A. 2006.** Rapid lineage accumulation in a non-adaptive radiation: phylogenetic analysis of diversification rates in eastern North American woodland salamanders (Plethodontidae: Plethodon). *Proc. R. Soc. Lond. B.* 273: 539–546.
- Lacher Jr, T. E. 1992.** Ecological aspects of reproductive patterns in South American rodents. Pp.283-294 in W. C. Hamlett, editor. *Reproductive biology of South American vertebrates*. 1st edition. Springer-Verlag, New York.
- Langerhans, R.B. & M.E. Gifford. 2009.** Divergent selection, not life-history plasticity via food limitation, drives morphological divergence between predator regimes in *Gambusia hubbsi*. *Evolution* 63: 561–567.
- Langerhans, R.B. 2006.** Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. In: Elewa AMT (ed) *Predation in organisms: a distinct phenomenon*. Springer, Heidelberg, pp 177–220.
- Langerhans, R.B.; C.A. Layman, A.M. Shokrollahi & T.J. DeWitt. 2004.** Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution* 58: 2305–2318.
- Lemos-Espinal, J. A., R. I. Rojas González & J. J. Zúñiga Vega. 2005.** Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad –CONABIO–. México.
- Lima, M.; R. Julliard, N. C. Stenseth & F.M. Jaksic. 2001.** Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology* 70:761–775.

- Lima, M.; N.C. Stenseth, H. Leirs & F.M. Jaksic.** 2003. Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: a comparative study of demographic variability in two rodent species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1997-2007. doi: 10.1098/rspb.2003.2448.
- Linares, O. J.** 1998. Mamíferos de Venezuela. Editorial. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela. 691 p. Martino y Aguilera.
- Lind, J. & W. Cresswell.** 2005. Determining the *fitness* consequences of antipredation behavior. *Behav Ecol* 16:945–956.
- López-Arévalo, H. F.; O. Montenegro-Díaz & A. Cadena.** 1993. Ecología de los pequeños mamíferos de la Reserva Biológica Carpanta, en la Cordillera Oriental colombiana. *Studies on Neotropical Fauna and Environment, Ecology and Systematics* 28: 193-210.
- López-Arévalo, H.F & O . L. Montenegro-Díaz.** 1993. Mamíferos no voladores de Carpanta. Pp. 165-187, *in* Carpanta, selva nublada y páramo (G. Andrade, Ed.). Fundación Natura, Bogotá, Colombia.
- Lora, C.** 1999. El Parque Nacional Natural Chingaza. s.p. En: I Simposio taller de investigación para la región del PNN Chingaza. (25 al 27 de Octubre de 1999: PNN Chingaza). Ministerio del Medio Ambiente – Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales, Fundación Natura, Wildlife Conservation Society, Bogotá.
- Losos J.B. & D.B. Miles.** 2002. Testing the hypothesis that a clade has adaptively radiated: Iguanid lizard clades as a case study. *Am. Nat.* 160: 147–157.
- Maldonado-Chaparro, A. A.; J.G. A. Martin, K. B. Armitage, M.K. Oli & D.T. Blumstein.** 2015. Environmentally induced phenotypic variation in wild yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy*, 96(2): 269–278. DOI:10.1093/jmammal/gyu006.
- Mallet, J.** 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363: 2971–2986.
- Mallet, J.; A. Meyer, P. Nosil & J.L.Feder.** 2009. Space, sympatry and speciation. *J. Evol. Biol.* 22: 2332–2341.
- Manly, B. F. J.; McDonald T.L. & S. C. Amstrup.** 2005. Introduction to Handbook. Pp. 1-19. In: Handbook of capture-recapture analysis. Steven C. Amstrup, Trent L.

McDonald y Bryan F. J. Manly, Editores. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

- Massawe, A.W.; L.S. Mulungu, R.H. Makundi, N. Dlamini, S.J. Eiseb, F. Kirsten, T. Mahlaba, P. Malebane, E. Von Maltitz, A. Monadjem, P. Taylor, V. Tutjavi & S. R. Belmain. 2011.** Spatial and temporal population dynamics of rodents in three geographically different regions in Africa: Implication for ecologically-based rodent management. *African Zoology* 46(2): 393–405.
- Mazer, S.J. & J. Damuth. 2001a.** Nature and causes of variation. Pp. 3-15. In: Fox, C.W; D.A. Roff & D.J. Fairbairn (Eds.). *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*. Oxford University Press.
- Mazer, S.J. & J. Damuth. 2001b.** Evolutionary significance of variation. Pp. 16-28. In: Fox, C.W; D.A. Roff & D.J. Fairbairn (Eds.). *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*. Oxford University Press.
- Mobley, K.B., D. Lussetti, F. Johansson, G. Englund & F. Bokma. 2011.** Morphological and genetic divergence in Swedish postglacial stickleback (*Pungitius pungitius*) populations. *Evol Biol* 11:287.
- Montenegro-Díaz, O. & H. López-Arévalo. 1990.** Aspectos de la ecología y biología de pequeños mamíferos en una zona de bosque altoandino y páramo de la Reserva Biológica Carpanta. Tesis de Grado en Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 164 pp.
- Morello, J. 1984.** Perfil Ecológico de Sudamérica. Instituto de Cooperación Iberoamericana, Barcelona. 1.V. 93 pp.
- Morris, D. W. 1984.** Rodent population cycles: life history adjustments to age-specific dispersal strategies and intrinsic time lags. *Oecologia (Berlin)* 64: 8-13.
- Morris, W. F.; C.A. Pfister, S. Tuljapurkar, C.V. Haridas, C.L. Boggs, M.S. Boyce, et al. 2008.** Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology* 89: 19–25.
- Morrison, S. F. & D.S. Hik. 2007.** Demographic analysis of a declining pika *Ochotona collaris* population: Linking survival to broad-scale climate patterns via spring snowmelt patterns. *Journal of Animal Ecology* 76: 899–907.

- Nevoux, M.; J.C. Barbraud & C. Barbraud. 2008.** Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology* 77: 1143–1152.
- Nowak, R. 1999.** Walker's Mammals of the World, vol. II. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.
- Oli, M.K. & S. Dobson. 2003.** The relative importance of life history variables to population growth rate in mammals: Cole's predictions revisited. *Am. Nat.* **161**: 422–440.
- Orr, M.R & T.B. Smith. 1998.** Ecology and speciation. *Tree* 13(12): 502–506.
- Pereira, L.A., W.A. Chagas & F.E.V. Costa, 1993.** Ecología de pequeños mamíferos silvestres da Mata Atlántica, Brasil. I. Ciclos reproductivos de *Akodon cursor* e *Oryzomys nigripes* (Rodentia, Cricetinae). *Rev. Bras. Zool.* 10: 389–398.
- Pianka, E. R. 2000.** Evolutionary Ecology. Sixth Edition. An Imprint of Addison Wesley Longman Inc.-HarperCollins College Publishers.
- Pradel, R. 1996.** Utilization of Capture-Mark-Recapture for the Study of Recruitment and Population Growth Rate. *Biometrics* 52: 703–709.
- Promislow, D.E.L. & P.H. Harvey. 1990.** Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *J. Zool.* 220: 417–437.
- Putman, R.J. & S.D. Wratten. 1984.** Principles of ecology. University of California Press, Berkeley.
- Reed, A. W. & N.A. Slade. 2008.** Density-dependent recruitment in grassland small mammals. *Journal of Animal Ecology* 77: 57–65.
- Reznick, D.N.; R.D. Bassa, J. Travis, & F. Helen Rodd. 2012.** Life-history evolution in guppies VIII: the demographics of density regulation in guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 66: 2903–2915.
- Roff, D. A. 1992.** The evolution of life histories. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- Rowe, K.C.; K.P. Aplin, P.R. Baverstock & C. Moritz. 2011.** Recent and Rapid Speciation with Limited Morphological Disparity in the Genus *Rattus*. *Syst. Biol.* 60(2): 188–203. DOI:10.1093/sysbio/syq092.
- Rundell R.J., & T.D. Price. 2009.** Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends. Ecol. Evol.* 24: 394–399.

- Saether, B.E. & O. Bakke. 2000.** Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- Schluter, D. 2001.** Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (7): 372-380.
- Schluter, D. 2009.** Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*. 323:737-741.
- Schwarz, C. J. 2005.** Multistate Models. Pp. 165-195. In: *Handbook of capture-recapture analysis*. Steven C. Amstrup, Trent L. McDonald y Bryan F. J. Manly, Editores. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Searle J.B. 1993.** Chromosomal hybrid zones in eutherian mammals. In: Harrison R.G., editor. *Hybrid zones and the evolutionary process*. New York: Oxford University Press. p. 309-353.
- Silva, M.P.L.; Y.L.R. Leite & L.P. Costa. 2015.** Litter size and embryo implantation in Neotropical rodents. *Oecologia Australis* 19(1): 183-194. 10.4257/oeco.2015.1901.12
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, & A. Mendoza 1993.** Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Sobral, G. & J. A Oliveira. 2014.** Annual age structure and reproduction in the Caatinga red-nosed mouse, *Wiedomys pyrrhorhinus* (Rodentia, Sigmodontinae). *Therya* 5(2):509-534. <https://dx.doi.org/10.12933/therya-14-194>.
- Stearns, S.C. 1992.** *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Stenseth N. C., H. Viljugrein, W. Jedrzejewski, A. Mysterud & Z. Pucek. 2002.** Population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density Independence. *Acta Theriologica* 47, Suppl. 1: 39-67.
- Stoks R, De Block M, Van de Meutter F, Johansson F. 2005.** Predation cost of rapid growth: behavioural coupling and physiological decoupling. *J Anim Ecol* 74:708-715
- Thomson, D.I.; E.G. Cooch & M. J. Conroy. 2009.** Eds. *Modeling Demographic Processes in Marked Populations*. Springer, New York, New York, USA, pp. 1055-1067.

- UAESPPN. 2005.** Plan Estratégico y de Manejo del Parque Nacional Natural Chingaza 2005-2009. Unidad Administrativa Especial de Sistema de Parques Nacionales de Colombia. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá. D.C Colombia.
- Vamosi & S.M. 2003.** The presence of other fish species affects speciation in three spine sticklebacks. *Evol. Ecol. Res.* 5: 717–730
- Vargas, O. & P. Pedraza. 2003.** El Parque Nacional Natural Chingaza. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Walsh, M.R. & D.N. Reznick. 2009.** Phenotypic diversification across an environmental gradient: a role for predators and resource availability on the evolution of life histories. *Evolution* 12: 1–13
- Wang, G.M.; N.T. Hobbs, N.A. Slade, J.F. Merritt, L.L. Getz, M. Hunter, et al. 2013.** Comparative population dynamics of large and small mammals in the Northern Hemisphere: Deterministic and stochastic forces. *Ecography* 36:439–446.
- White M.J.D. 1978.** Modes of Speciation. San Francisco (MA): WH Freeman and Company.
- Wiens J.J. 2004.** Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution.* 58: 193–197.

## 4.6. Anexos

**Anexo 4.6.1.** Prueba de supuesto de capturabilidad y sobrevivencia de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* según el sexo y total.

Población	T3 (sobrevivencia)			T2 (capturabilidad)			T2+T3			
	X <sup>2</sup>	gl	p	X <sup>2</sup>	gl	p	X <sup>2</sup>	gl	p	
<i>T. laniger</i> Bosque	Machos	1,86	8	0,98	1,32	3	0,72	3,19	13	0,997
	Hembras	1,32	1	0,25	1,32	3	0,72	1,32	1	0,250
	<b>Total</b>							4,51	14	0,992
<i>T. laniger</i> Mosaico	Machos	1,99	5	0,85	1,02	4	0,91	3,63	13	0,995
	Hembras	3,64	4	0,46	1,42	6	0,96	5,99	13	0,946
	<b>Total</b>							9,63	26	0,999
<i>T. niveipes</i> Mosaico	Machos	di	di	di	di	di	di	di	di	di
	Hembras	di	di	di	di	di	di	di	di	di
	<b>Total</b>							di	di	di
<i>T. niveipes</i> Páramo	Machos	5,60	8	0,69	5,52	8	0,70	12,32	23	0,965
	Hembras	8,43	9	0,49	5,52	10	0,85	8,43	12	0,750
	<b>Total</b>							20,75	35	0,973

**Anexo 4.6.2.**

**A.** Modelos **uniestado CJS** de las probabilidades de sobrevivencia ( $\phi$ ), captura ( $p$ ) y transición ( $\psi$ ) no ajustado o ajustados por  $\hat{c}$ , para las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

Población	Modelos	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Likelihood	Num. Par	Deviance	$\hat{c}$
<i>T. laniger</i> Bosque (Ajustados por $\hat{c}=10,0$ )	{ $\phi(\cdot) p(\cdot)$ }	19,9	0,0	0,550	1,00	2	10,31	8,589
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\cdot)$ }	21,2	1,3	0,283	0,51	3	9,48	8,615
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\text{sexo.})$ }	22,3	2,4	0,167	0,30	4	8,31	8,308
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{sexo.})$ }	44,0	24,1	0,000	0,00	13	7,07	70,715
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{t})$ }	71,6	51,8	0,000	0,00	21	8,31	1,000
	{ $\phi(\text{sexo.t}) p(\text{sexo.t})$ }	144,1	124,2	0,000	0,00	36	4,70	1,000
<i>T. laniger</i> Mosaico (Ajustados por $\hat{c}=10,00$ )	{ $\phi(\cdot) p(\cdot)$ }	28,88	0,00	0,68	1,00	2	18,64	14,34
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\cdot)$ }	30,98	2,10	0,24	0,35	3	18,61	15,51
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\text{sexo.})$ }	33,03	4,14	0,09	0,13	4	18,51	16,82
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{sexo.})$ }	52,32	23,44	0,00	0,00	13	16,32	81,60
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{t})$ }	74,77	45,88	0,00	0,00	21	15,89	1,00
	{ $\phi(\text{sexo.t}) p(\text{sexo.t})$ }	148,29	119,41	0,00	0,00	40	13,20	1,00
<i>T. niveipes</i> Mosaico (No ajustados por $\hat{c}$ )	{ $\phi(\cdot) p(\cdot)$ }	31,66	0,00	0,62	1,00	2	20,07	1,0
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\cdot)$ }	33,10	1,43	0,30	0,49	3	18,32	1,0
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\text{sexo.})$ }	35,87	4,21	0,08	0,12	4	17,28	1,0
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{sexo.})$ }	74,59	42,93	0,00	0,00	9	14,00	1,0
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{t})$ }	198,87	167,21	0,00	0,00	12	12,28	1,0
<i>T. niveipes</i> Páramo (Ajustados por $\hat{c}=10,00$ )	{ $\phi(\cdot) p(\cdot)$ }	40,22	0,00	0,63	1,00	2	23,20	8,29
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\cdot)$ }	42,06	1,84	0,25	0,40	3	22,98	8,51
	{ $\phi(\text{sexo.}) p(\text{sexo.})$ }	43,64	3,42	0,11	0,18	4	22,47	8,64
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{sexo.})$ }	62,81	22,58	0,00	0,00	13	21,80	12,83
	{ $\phi(\text{t}) p(\text{t})$ }	81,34	41,11	0,00	0,00	21	20,94	23,27
	{ $\phi(\text{sexo.t}) p(\text{sexo.t})$ }	139,92	99,69	0,00	0,00	42	18,72	1,00

**B.** Modelos **multiestado** de las probabilidades de sobrevivencia ( $\phi$ ), captura ( $p$ ) y transición ( $\psi$ ) no ajustado o ajustados por  $\hat{c}$ , para las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

Población	Modelos	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Likelihood	Num. Par	Deviance	$\hat{c}$
<i>T. laniger</i> Bosque (No ajustados por $\hat{c}$ )	{ $\phi(\cdot) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	136,56	0,00	0,83	1,00	8	96,06	1,00
	{ $\phi(\text{age}) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	140,06	3,50	0,14	0,17	10	93,77	1,00
	{ $\phi(\text{age}) p(\text{age}) \psi(\text{age})$ }	143,83	7,27	0,02	0,03	12	91,24	1,00
<i>T. laniger</i> Mosaico (Ajustados por $\hat{c}=10,00$ )	{ $\phi(\cdot) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	28,81	0,00	0,90	1,00	6	12,90	64,52
	{ $\phi(\text{age}) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	33,16	4,35	0,10	0,11	8	12,19	1,00
	{ $\phi(\text{age}) p(\text{age}) \psi(\text{age})$ }	44,26	15,45	0,00	0,00	12	12,06	1,00
<i>T. niveipes</i> Mosaico (No ajustados por $\hat{c}$ )	{ $\phi(\text{age}) p(\text{age}) \psi(\text{age})$ }	-190,77	0,00	1,00	1,00	10	9,23	1,00
	{ $\phi(\text{age}) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	27,23	218,00	0,00	0,00	9	9,23	1,00
	{ $\phi(\cdot) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	87,68	278,46	0,00	0,00	7	17,68	1,00
<i>T. niveipes</i> Páramo (Ajustados por $\hat{c}=10,00$ )	{ $\phi(\cdot) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	44,04	0,00	0,87	1,00	8	20,03	16,69
	{ $\phi(\text{age}) p(\cdot) \psi(\text{age})$ }	47,98	3,94	0,12	0,14	10	19,29	19,29
	{ $\phi(\text{age}) p(\text{age}) \psi(\text{age})$ }	52,83	8,79	0,01	0,01	12	19,29	24,11

**Anexo 4.6.3.** Modelos Pradel de las probabilidades de sobrevivencia ( $\phi$ ), captura ( $p$ ) y estimativos de crecimiento realizado ( $\lambda$ ), ajustados por  $\hat{c}$ , para las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014.

Población	Model	QAICc	Delta QAICc	AICc Weights	Likelihood	Num. Par	QDeviance	$\hat{c}$
<i>T. laniger</i> Bosque (Ajustados por $\hat{c}$ =3,98)	{ $\phi(\cdot)p(\cdot)\lambda(\cdot)$ }	100,97	0,00	0,58	1,00	3	31,00	3,98
	{ $\phi(\text{sex.})p(\text{sex.})\lambda(\text{sex.})$ }	102,76	1,79	0,24	0,41	6	26,02	3,70
	{ $\phi(\text{sex.})p(\cdot)\lambda(\text{sex.})$ }	103,22	2,24	0,19	0,33	5	28,78	3,95
	{ $\phi(\text{sex.t})p(\text{sex.t})\lambda(\text{sex.t})$ }	189,54	88,56	0,00	0,00	34	11,19	1,00
<i>T. laniger</i> Mosaico (Modelos ajustados por $\hat{c}$ =9,24)	{ $\phi(\cdot)p(\cdot)\lambda(\cdot)$ }	55,69	0,00	0,87	1,00	3	25,18	8,31
	{ $\phi(\text{sex.})p(\cdot)\lambda(\text{sex.})$ }	60,02	4,33	0,10	0,12	5	25,17	8,94
	{ $\phi(\text{sex.})p(\text{sex.})\lambda(\text{sex.})$ }	62,08	6,39	0,04	0,04	6	25,00	9,24
	{ $\phi(\text{sex.t})p(\text{sex.t})\lambda(\text{sex.t})$ }	130,52	74,83	0,00	0,00	34	8,47	1,00
<i>T. niveipes</i> Mosaico (Ajustados por $\hat{c}$ =10,0)	{ $\phi(\cdot)p(\cdot)\lambda(\cdot)$ }	15,15	0,00	0,96	1,00	3	4,44	7,40
	{ $\phi(\text{sex.})p(\cdot)\lambda(\text{sex.})$ }	21,95	6,81	0,03	0,03	5	4,23	10,58
	{ $\phi(\text{sex.})p(\text{sex.})\lambda(\text{sex.})$ }	26,23	11,09	0,00	0,00	6	4,13	13,76
<i>T. niveipes</i> Páramo (Ajustados por $\hat{c}$ =7,33)	{ $\phi(\cdot)p(\cdot)\lambda(\cdot)$ }	98,00	0,00	0,82	1,00	3	33,66	4,93
	{ $\phi(\text{sex.})p(\cdot)\lambda(\text{sex.})$ }	101,77	3,77	0,12	0,15	5	33,25	5,08
	{ $\phi(\text{sex.})p(\text{sex.})\lambda(\text{sex.})$ }	103,22	5,22	0,06	0,07	6	32,58	5,08
	{ $\phi(\text{sex.t})p(\text{sex.t})\lambda(\text{sex.t})$ }	159,00	61,00	0,00	0,00	34	19,02	7,34

**Anexo 4.6.4.** Probabilidades de sobrevivencia de las poblaciones ( $\Phi_{\text{POBLACION}}$ ) obtenidas mediante modelos uniestado CJS y probabilidades de sobrevivencia ( $\phi$ ) y transición ( $\psi$ ) de juveniles (J) a subadulto (S) y de subadulto (S) a adultos (A) obtenidos mediante modelos multiestado (MS), de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014

Población	Parámetro	Estimado	Error Estándar	Intervalo Confidencial 95%	
				Lim. Inf.	Lim. Sup.
<i>T. laniger</i> Bosque	$\Phi_{\text{POBLACION}}$	<b>0,60</b>	<b>0,17</b>	<b>0,27</b>	<b>0,86</b>
	$\phi_J$	0,53	0,21	0,18	0,85
	$\phi_S$	0,65	0,18	0,29	0,89
	$\phi_A$	0,70	0,07	0,56	0,81
	$\psi_{J \rightarrow S}$	0,33	0,27	0,04	0,84
	$\psi_{S \rightarrow A}$	0,40	0,22	0,10	0,80
<i>T. laniger</i> Mosaico	$\Phi_{\text{POBLACION}}$	<b>0,78</b>	<b>0,12</b>	<b>0,48</b>	<b>0,93</b>
	$\phi_J$	0,00	0,00	0,00	0,00
	$\phi_S$	0,65	0,45	0,04	0,99
	$\phi_A$	0,80	0,16	0,35	0,97
	$\psi_{J \rightarrow S}$	1,00	0,00	1,00	1,00
	$\psi_{S \rightarrow A}$	0,24	0,47	0,00	0,98
<i>T. niveipes</i> Mosaico	$\Phi_{\text{POBLACION}}$	<b>0,64</b>	<b>0,12</b>	<b>0,39</b>	<b>0,83</b>
	$\phi_J$	1,00	0,00	1,00	1,00
	$\phi_S$	1,00	0,00	1,00	1,00
	$\phi_A$	0,17	0,15	0,02	0,63
	$\psi_{J \rightarrow S}$	1,00	0,00	1,00	1,00
	$\psi_{S \rightarrow A}$	0,67	0,27	0,15	0,96
<i>T. niveipes</i> Páramo	$\Phi_{\text{POBLACION}}$	<b>0,80</b>	<b>0,09</b>	<b>0,57</b>	<b>0,92</b>
	$\phi_J$	0,74	0,48	0,02	1,00
	$\phi_S$	0,84	0,28	0,08	1,00
	$\phi_A$	1,00	0,00	1,00	1,00
	$\psi_{J \rightarrow S}$	0,13	0,36	0,00	0,99
	$\psi_{S \rightarrow A}$	0,39	0,42	0,02	0,95

**Anexo 4.6.5** Matrices de elasticidades de los procesos demográficos de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en el bosque, el mosaico y páramo. PNN Chingaza 2013-2014

<i>T.laniger-Bosque</i>			<i>T.laniger-Mosaico</i>		
juvenil	subadulto	adulto	juvenil	subadulto	adulto
0,13	0,00	0,15	0,00	0,00	0,18
0,15	0,19	0,00	0,18	0,18	0,00
0,00	0,15	0,24	0,00	0,18	0,28
0,28	0,34	0,38	0,18	0,36	0,46

<i>T.niveipes-Bosque</i>			<i>T.niveipes-Páramo</i>		
juvenil	subadulto	adulto	juvenil	subadulto	adulto
0,19	0,00	0,20	0,14	0,00	0,12
0,20	0,19	0,00	0,12	0,18	0,00
0,00	0,20	0,02	0,00	0,12	0,31
0,39	0,39	0,22	0,26	0,31	0,43

**Anexo 4.6.6.** Estimativos, error estándar e intervalos confidenciales (95%), de las probabilidades de sobrevivencia ( $\phi$ ), captura (p), reclutamiento (f) y tasa de crecimiento realizado ( $\lambda$ ) de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo, obtenidos con modelos Pradel. PNN Chingaza 2013-2014

Población	Parámetro	Estimado	Error Estándar	Intervalo Confidencial 95%	
				Lim Inf.	Lim. Sup.
<i>T. laniger</i> Bosque	$\phi$	0,59	0,11	0,38	0,77
	p	0,69	0,16	0,33	0,91
	f	0,35	0,11	0,17	0,58
	$\lambda$	0,94	0,04	0,87	1,02
<i>T. laniger</i> Mosaico	$\phi$	0,78	0,12	0,48	0,93
	p	0,58	0,17	0,26	0,84
	f	0,17	0,12	0,04	0,50
	$\lambda$	0,95	0,03	0,89	1,01
<i>T. niveipes</i> Mosaico	$\phi$	0,62	0,38	0,06	0,98
	p	0,84	0,47	0,01	1,00
	f	0,54	0,47	0,03	0,98
	$\lambda$	1,16	0,10	0,98	1,39
<i>T. niveipes</i> Páramo	$\phi$	0,80	0,06	0,65	0,90
	p	0,77	0,08	0,57	0,89
	f	0,20	0,07	0,10	0,36
	$\lambda$	1,00	0,03	0,95	1,05

**Anexo 4.6.7.** Tamaño de la camada y tiempo de gestación de varias especies de roedores sigmodontinos reportados en la literatura.

<b>Especie</b>	<b>Tamaño camada #crias ± D.E (rango)</b>	<b>Tiempo gestación (días)</b>	<b>Referencia</b>
<i>Akodon lindberghi</i>	2,72 ± 0,97, (n = 53, entre 1 y 4). Moda 3	23	De Conto & Cerqueira (2007)
<i>Akodon dolores</i>	4,6 ± 1,8 (1,10)	25,2 ± 2,2	Piantanida 1987 citado en De Conto & Cerqueira (2007)
<i>Akodon cursor</i>	5,6 (2-9)	23	Mello & Mathias 1987 citado en Geise (2012)
<i>Akodon azarae</i>	4,10 ± 2,42 (1-7)	-	Antinuchi & Luna (2002)
<i>Akodon boliviensis</i>	5 ± 1,5 (1-6)	25 ± 2	Piantanida et al. 1995 citado en De Conto & Cerqueira (2007)
<i>Akodon molinae</i>	4-5	23	Merani & Lizarralde (1980)
<i>Delomys dorsalis</i>	2-4	21-22	Cademartori et al. (2005)
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	3,8		Eisenberg & Redford, (1999)
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	3,8 (1 a 6)		Streilen 1982 citado en Sobral & Oliveira (2014)
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	5,6 (2-11) Moda 4		Sobral & Oliveira (2014)
<i>Oryzomys palustris</i>	Poblaciones de Texas = 4 (2-7) Poblaciones de Virginia = 4,63 ± 1,39		Holsomback (2014)
<i>Thomasomys laniger</i>		24	López-Arévalo et al. (1993)
<i>Rhipidomys</i>	3,8		Lacher (1993)
<i>Sigmodon</i>	5,0		Lacher (1993)

## **Capítulo 5. Variación inter e intraespecífica en la conformación del cráneo de *Thomasomys laniger* y *T. niveipes* en ambientes de alta montaña**

### **5.1.- Introducción**

Los ecosistemas altoandinos montanos tropicales representan un sistema ideal para descubrir el papel del medio ambiente en la variación de la conformación fenotípica bajo condiciones ambientales contrastantes (Terborgh 1970, Patterson *et al.* 1998). Variaciones en temperatura, presión atmosférica, radiación, precipitación, nubosidad, suelo y productividad (Lomolino *et al.* 2006, McCain & Grytnes 2010), generan hábitats o ambientes con características diferentes que posiblemente generen presiones adaptativas específicas en las poblaciones locales. Tales características podrían ser factores que impulsen la expresión de fenotipos asociados a las condiciones locales (Janzen 1967, Ghalambor *et al.* 2006), un mecanismo que podría promover fuertemente la especiación (Alvarado-Serrano *et al.* 2013).

Los cambios en el paisaje de América del Sur durante el Neogeno (Mioceno y Plioceno), y la colonización de nuevas áreas podrían haber proporcionado una amplia oportunidad ecológica (Losos & Mahler 2010, Yoder *et al.* 2010) representada en recursos accesibles pero poco utilizados, que posiblemente significaron grandes oportunidades de diversificación (Schluter 2000). El acceso a nuevos recursos en la vegetación abierta podría haber impulsado altas tasas de especiación en grupos como los roedores. Un caso particular son los sigmondontinos, una de las subfamilia de roedores más ricas en especies del Neotropico (Parada *et al.* 2015). Aunque Reig (1984) propuso que los Andes eran las "áreas de diferenciación originales" para la mayoría de las tribus de sigmodontinos, Parada *et al.* (2015) proponen que las regiones andinas también podrían haber actuado como una

"bomba de especies" (Hall 2005, Sedano & Burns 2010) vertiendo taxones que irradiaron hacia los hábitats de tierras bajas tropicales las cuales actuarían como receptoras de los principales linajes originados en otros lugares. En cualquier caso, los resultados de Parada *et al.* (2015) sugieren que en los sigmodontinos la evolución de las preferencias de hábitat o las transiciones entre tipos de vegetación, así como el rango altitudinal se asocian con tasas de diversificación diferenciales.

*Thomasomys laniger* y *T. niveipes* son dos roedores sigmondontinos que habitan en la Cordillera Oriental de Colombia, en alta montaña. Aunque las dos especies son de apariencia similar, externamente difieren en el color de las patas, en la coloración general del dorso, el tamaño corporal e internamente difieren en caracteres craneales y genéticos cariotípicos (Gómez-Laverde *et al.* 1997, Tiboche-García & Bueno 2010), así como moleculares (García 2015). Ecológicamente, estas dos especies difieren en el uso o preferencia del hábitat ya que *T. laniger* parece estar más asociada a ambientes de bosque, mientras que *T. niveipes* se asocia más a ambientes abiertos como el páramo. Sin embargo, esa separación no siempre es tan clara, pues en algunas localidades ambas especies pueden compartir los dos ambientes (López-Arévalo *et al.* 1993). Estas dos especies proporcionan una oportunidad para estudiar cómo las presiones selectivas del ambiente han podido generar variaciones morfológicas con valor adaptativo que a su vez reduzcan la competencia interespecífica.

La co-existencia de estas dos especies seguramente se da gracias a mecanismos que reducen la competencia interespecífica según el tipo de ambiente. En general, se ha documentado que la competencia interespecífica causa variación fenotípica a nivel del cráneo y la mandíbula (por ejemplo, Yom-Tov 1991, Dayan & Simberloff 1994, Parra *et al.* 1999, Millien-Parra & Loreau 2000, Ledevin *et al.* 2012) ya sea por efecto de las abundancias diferenciales entre las especies (Crespo 1966) o por selección de hábitat (Busch *et al.* 1997) o bien por diferencias alimenticias (Dellafiore & Polop 2010).

Generalmente los estudios de variación inter e intraespecífica se han centrado en la variación morfológica del cráneo por ser central en la percepción sensorial para interactuar

con el ambiente y su importancia en la obtención de alimentos (Grieco & Rizk 2010), aspectos claves que se traducen en oportunidades diferenciales de sobrevivencia y reproducción. La relación funcional entre las características del ambiente y la variación del cráneo se ha demostrado en aspectos relacionados con la biomecánica de la masticación bajo diferentes dietas (Monteiro *et al.* 2003, Lalis *et al.* 2009a) o diferentes estrategias de selección trófica (Renaud & Michaux 2003, Pergams & Lacy 2007).

Aunque la fuerza de los efectos relativos de las condiciones geográficas, climáticas y ambientales sobre el tamaño y la variación de la forma es aún tema de debate (Martínez *et al.* 2014), la evidencia indica que en ratones ocurren rápidos cambios morfológicos relacionados con la temperatura, la precipitación (Wolf *et al.* 2009) y otras condiciones ambientales locales (Fadda & Corti 2001, Caumul & Polly 2005, Grieco & Rizk 2010, Cordero & Epps 2012). La heterogeneidad espacial de un hábitat puede causar que las poblaciones locales se organicen espacialmente, de tal forma que los individuos con características morfológicas y genéticas similares se ubiquen en unidades espaciales definidas. Sin embargo, hay pocos estudios sobre variación entre las poblaciones de roedores a escalas espaciales locales o finas (Martínez *et al.* 2014). De otra parte se podrían presentar fenotipos locales, debido a la plasticidad fenotípica (Myers *et al.* 1996) por adaptación al ambiente local, lo cual Alvarado-Serrano *et al.* (2013) denominan estrategia fenotipo localizada.

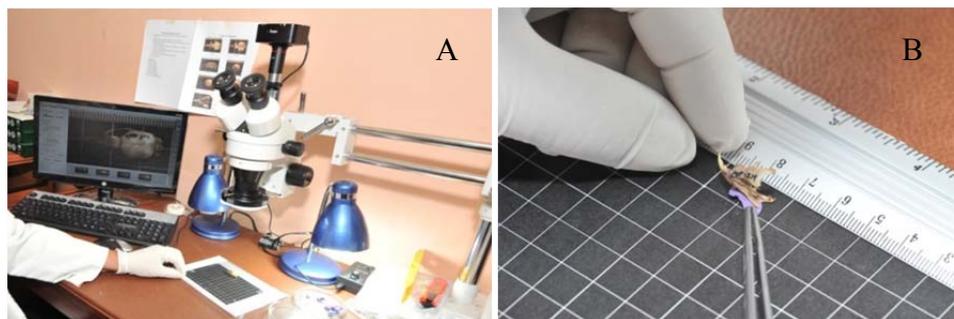
En el presente estudio, mediante técnicas de morfometría geométrica, se analiza y compara la variación en conformación craneal entre poblaciones simpátricas y alopátricas de las especies de roedores altoandinos *Thomasomys laniger* y *Thomasomys niveipes*. Con esto se busca evaluar la hipótesis de que poblaciones de estas dos especies pueden exhibir diferencias en su conformación craneana cuando están en simpatria, comparadas con poblaciones en alopatria. De ser así, se tendría una evidencia a favor de la hipótesis de la especiación ecológica, en la cual las diferencias conformacionales del cráneo serían una respuesta a las presiones selectivas del ambiente y posiblemente de la competencia que en el pasado habría llevado a la separación de estas dos especies hermanas de roedores.

## 5.2.- Métodos

**5.2.1.- Obtención de especímenes.** Los especímenes examinados provienen de dos poblaciones de *Thomasomys laniger* y dos poblaciones de *T. niveipes* estudiadas en el Parque Nacional Natural Chingaza (Capítulo 4). Las poblaciones de *T. laniger* corresponden a una población que habita un ambiente de bosque y otra que se encuentra en un ambiente en mosaico de bosque y páramo. Por otra parte, una de las poblaciones de *T. niveipes* habita en un ambiente abierto de páramo y la otra en el mosaico, en simpatria con *T. laniger*. Se aclara que de estas dos especies, en el bosque solo se encuentra *T. laniger* y en el páramo solo se encuentra *T. niveipes* y que solo en el mosaico habitan poblaciones de las dos especies en simpatria. Los especímenes obtenidos para este estudio provienen de muestreos realizados en cada uno de los tres ambientes (bosque, páramo y mosaico), en líneas de captura de 20-30 trampas Sherman®. Estas líneas se localizaron a distancias entre 100 y 850 m en lugares fuera de tres parcelas establecidas para un estudio demográfico de las dos especies de *Thomasomys* (capítulo 4). De esta forma se buscó evitar la captura de animales marcados que hicieran parte del estudio demográfico, pero que sí pertenecieran individuos de las mismos ambientes estudiados. Los cráneos y/o esqueletos de estos individuos se limpiaron mediante procedimientos estándar en el laboratorio de mastozoología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, en cuya colección mastozoológica se depositaron los especímenes.

**5.2.2.- Definición de landmarks y obtención de coordenadas crudas.** Los cráneos fueron fotografiados según los protocolos para ser analizados mediante técnicas de morfometría geométrica en dos dimensiones 2D (Toro *et al.* 2010, Zelditch *et al.* 2004, Mitteroecker & Gunz 2009). Para ello se utilizó un estéreo-microscopio AMScope serie SZMST3 digital con cámara incorporada de 10 MP, conectada directamente al PC, en un montaje firme y perfectamente balanceado. En todas las fotografías se usaron condiciones homogéneas de inclinación, luz y una altura de 25 cm desde el espécimen (Fig. 5.1A.) Para facilitar la ubicación y orientación de la muestra para cada foto se utilizó una grilla y una reglilla graduada en milímetros (Fig. 5.1B).

Se utilizó morfometría geométrica de hitos discretos, para la cual la geometría de los cráneos se capturó mediante 26 landmarks de la vista o plano dorsal, 19 del plano lateral y 13 del plano mandibular. Para seleccionar los hitos se tuvieron en cuenta los criterios de homología, consistencia en la posición, cobertura y repetibilidad (Bookstein 1991, Zelditch *et al.* 2004, Oxnard & O'Higgins 2009). Se usaron hitos o landmarks tipo I localizados en la intersección de estructuras, centros de estructuras pequeñas o en intersecciones de curvas; e hitos tipo II ubicados en puntos de curvaturas máximas o en sitios donde se asumen la influencia de fuerzas biomecánicas (Bookstein 1991, Dryden & Mardia 1998, Zelditch *et al.* 2004). Los landmarks fueron digitalizados para obtener sus coordenadas bidimensionales ( $x, y$ ) con el software TpsDig ver 2.16 (2010). El tamaño de la muestra o número de cráneos correspondió a más de 3, 4 y 7 veces la cantidad de landmarks (Monteiro *et al.* 2002, Bookstein 1991) para la vista dorsal (92), lateral (90) y mandibular (91), respectivamente (Fig. 5.2.).

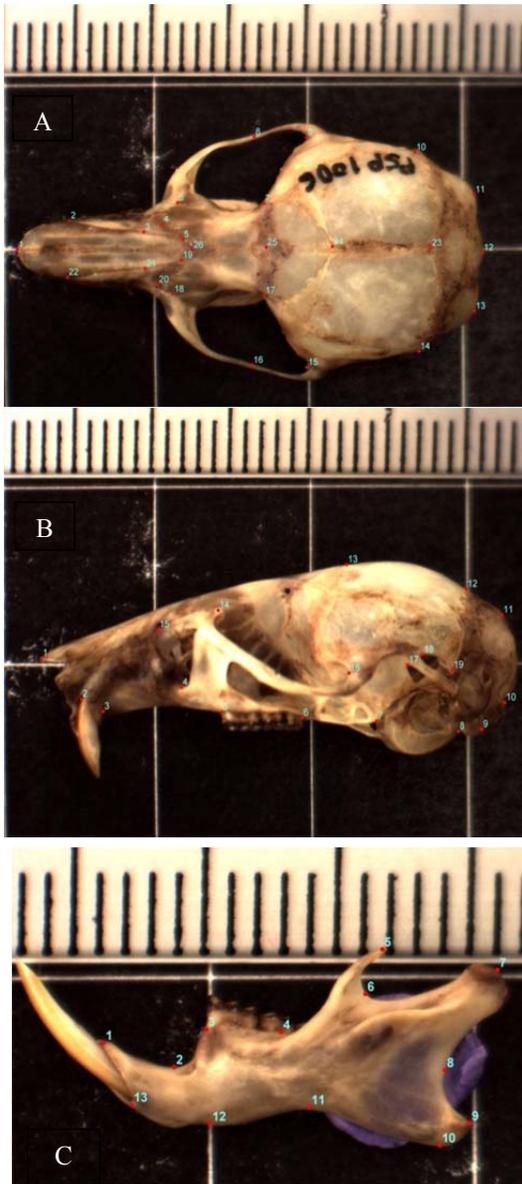


**Figura 5.1.** Proceso de fotografía digital de cráneos para la digitalización de landmarks.

Para validar los resultados de morfometría se realizó un análisis de repetitividad o *análisis de correlación intraclass* para dos grupos, que consistió en calcular la varianza interindividual dividido por la suma de la varianza interindividual más la varianza intra-individual (Arnqvist & Martensson 1998) (Anexo 5.6.1).

**5.2.3.- Análisis generalizado de Procrustes (AGP).** Para obtener la información de la forma pura o *shape*, a partir de las matrices de las coordenadas de los landmarks se realizaron análisis generalizado de Procrustes. Esto implicó definir un espacio de

configuraciones y realizar los procedimientos de translación, escalamiento y rotación para obtener una forma consenso y obtener el espacio de las pre-formas o espacio pre-Kendalliano (*pre-shape space*) (Kendall 1977, Bookstein 1991, Dryden & Mardia 1998, Zelditch *et al.* 2004). Estos procedimientos minimizan las diferencias de las formas debidas a tamaño, posición y rotación, lo cual permite analizar los cambios morfológicos, que entonces se pueden atribuir a diferencias entre las especies y/o poblaciones, independiente del sexo o del tamaño de los individuos.



**Figura 5.2. Definición de Landmarks.** **A.- Plano dorsal.** (1).-Punto más anterior del rostro entre los nasales. (2-22).-Punto más anterior a nivel de la sutura nasal-premaxilar. (3-21).-Punto más anterior de la proyección o raíz dorsal del zigomático en la región maxilar. (4-20).-Punto medio de la intersección de la premaxilla y el frontal. (5-19).-Extremo de la sutura nasal-frontal. (6-18).-Sutura entre la premaxila y la maxilla a nivel de la cápsula lacrimal. (7-17).-Punto en la sutura entre el frontal y el parietal. (8-16).-Punto medio del hueso cigomático. (9-15).-Punto más posterior en la curvatura del arco cigomático a nivel de la muesca del escamoso. (10-14).-Punto de intersección parietal-interparietal y la sutura supraoccipital. (11-13).-Punto posterior de la protuberancia laterooccipital. (12).-Punto central posterior de la protuberancia centroccipital. (23).-Punto medio de la sutura parietales-interparietal. (24).-Punto central de la sutura entre los parietales con el frontal. (25).-Punto medio central del frontal. (26).-Punto medio de la sutura frontal-nasal. **B.-Plano lateral.** (1).-Extremo anterior de los nasales. (2).-Punto superior en la inserción o alveolo de los incisivos. (3).-Margen alveolar en la parte posterior de los incisivos. (4).-Margen inferior de foramen infraorbital. (5).-Punto anterior del alveolo del primer molar. (6).-punto posterior del alveolo del último molar o fila de molares. (7).-Punta del proceso pterigoideo. (8).-Extremo anterior del occipital. (9).-Extremo posterior del occipital. (10).-Punto por arriba del cóndilo occipital. (11).-Punto en la parte más posterior del interparietal. (12).-Punto en la parte más frontal del interparietal. (13).-Punto lateral de la sutura parietal-frontal. (14).-Punto posterior del plato cigomático. (15).-Punto anterior en la raíz del maxilar del cigomático. (16).-Frente de la raíz escamosal del cigomático. (17).-Punto inferior en la margen posterior del proceso hamular del escamoso. (18).-Punto superior en la margen posterior del proceso hamular del escamoso. (19).-Punto en la interacción interparietal-occipital-escamoso. **C. -Plano mandibular.** (1).-Punto en la base superior del alveolo de los incisivos. (2).-Punto más profundo en la curvatura entre la base superior de los incisivos y la base anterior del primer molar. (3).-Punto anterior en la base alveolar del primer molar. (4).-Punto superior del dentario en la base mediar del segundo molar. (5).-Punto superior del proceso coronoide. (6).-Punto más profundo de la hendidura sigmoidea. (7).-Punto superior más externo o posterior del proceso condilar. (8).-Punto más interno o anterior del dentario entre el proceso condilar y proceso angular. (9).-Punto más externo o posterior del proceso angular. (10).-Punto en la base inferior del proceso angular. (11).-Punto interno más profundo en la curvatura de la base de la mandíbula. (12).-Punto más externo de la curvatura en la región anterior de la base de la mandíbula. (13).-Punto en la base inferior del alveolo de los incisivos.

**5.2.4.-Vector tamaño centroide (TC) y matriz de pesos.** Se utilizó el vector generado por el AGP con la información del tamaño centroide (TC) para cada uno de los especímenes de la muestra, así como la matriz de pesos que contiene las coordenadas de Procrustes o coordenadas de los landmarks de la configuración que resultaron de la traslación, escalamiento y rotación. El promedio de las coordenadas constituye la configuración consenso la cual representa el estimador de máxima verosimilitud del modelo estadístico promedio, resume la tendencia central de la muestra y sirve de referencia para describir la variación en la forma de los especímenes. En conjunto la matriz de pesos contiene la información -de los componentes uniformes y no uniformes- que describe la variación en la conformación de los especímenes base para los análisis estadísticos posteriores (Dryden & Mardia 1998, Mitteroecker & Gunz 2009, Van Der Molen *et al.* 2007).

**5.2.5.- Análisis de Tamaño Centroide.** Los datos de tamaño centroide (TC) se analizaron para determinar si cumplían los supuestos estadísticos de aleatoriedad (prueba de corridas), normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianza (prueba de Levene) (Anexo 5.6.2) y se realizó análisis de varianza unifactorial (ANOVA) y pruebas de Kruskal-Wallis junto con pruebas *a posteriori* de los intervalos mínima diferencia significativa del 95 % (LSD 95%) o gráficos de cajas y bigotes (Box-Wiskers), para analizar las diferencias en el tamaño centroide TC entre las dos especies estudiadas y entre sus poblaciones en el área de estudio.

**5.2.6.- Análisis de deformación relativa (*Relative Warps Analysis, RWA*).** Para reconocer y describir los componentes que explican la mayor parte de la variación en la conformación craneal se realizó un análisis de componentes principales ACP sobre las variables que constituyen las deformaciones parciales (*partial warps PW*). A través del análisis de deformación relativa RWA se estimó la contribución relativa de los landmarks sobre la deformación de la estructura (Toro *et al.* 2010, Mitteroecker & Gunz 2009).

**5.2.7.-Función de interpolación de placa delgada (*Thin Plate Spline, TPS*).** Mediante la función de interpolación de la capa delgada se describieron las formas que condensan

información de los cambios morfológicos y expresan los cambios entre una forma y otra como deformación continua, expresada en términos de “energía de torsión” (Bookstein 1991, Toro *et al.* 2010). Los resultados se visualizaron mediante una grilla superficial que permite analizar las deformaciones - uniformes o no uniformes- que muestran los cambios morfológicos de los cráneos de las poblaciones analizadas; tal deformación es mayor en la medida que las formas comparadas son muy distintas (Van Der Molen *et al.* 2007, Toro *et al.* 2010). La función TPS se aplicó sobre las matrices de coordenadas crudas; posteriormente se realizó el análisis generalizado de Procrustes AGP, y finalmente se estudió la variación aplicando un análisis de componentes principales (ACP) a través de matrices de varianza-covarianza. Los resultados se presentan y se describen a través de los vectores y las grillas de deformación (Zelditch *et al.* 2004).

**5.2.8.- Análisis de la conformación.** Para analizar las diferencias de las conformaciones del cráneo entre las especies y entre sus poblaciones se aplicaron análisis discriminante (análisis variado canónico AVC) y análisis multivariado de la varianza (MANOVA) (Zelditch *et al.* 2004). Para analizar la significancia del agrupamiento obtenido mediante AVC-Discriminante se utilizó el estadístico  $\lambda$  de Wilks, el cual mide las desviaciones que se producen dentro de cada grupo respecto a las desviaciones totales. Valores pequeños de  $\lambda$  indican que la variabilidad total se debe a las diferencias entre los grupos o poblaciones; mientras que valores de  $\lambda$  cercanos a 1, indica que las poblaciones no se diferencian significativamente. Adicionalmente mediante el estadístico  $\lambda$  de Wilks se probó la hipótesis  $H_0$  de igualdad entre los centros de los grupos de datos analizados, lo que indica si hay o no diferencias significativas entre ellos. Se presenta la cantidad de varianza recogida por los dos primeros ejes canónicos (valores propios o *eigenvalues*) de la ordenación de cada una de los planos estudiados. Adicionalmente se realizaron comparaciones múltiples pareadas no paramétricas *a posteriori* mediante 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis con la corrección de Bonferroni (Quinn & Keough 2002, Rencher 2002, Cuadras 2014).

Para visualizar las similitudes o disimilitudes de las poblaciones estudiadas en términos de su conformación se realizaron análisis de clasificación expresados mediante dendrogramas

que ordenan las poblaciones con base en las distancias de Mahalanobis y se presentan los porcentajes de clasificación y reclasificación por chequeo cruzado de las mismas distancias de Mahalanobis. Como soporte a los análisis previamente se estudió si la matriz de pesos, cumplía los supuestos de simetría y kurtosis multivariada de Mardia (1970), con pruebas basadas en la distribución chi-cuadrado (para la simetría) y normal (para la kurtosis), así como la prueba de normalidad global de Doornik & Hansen (2008) (Anexo 5.6.3).

Adicionalmente se realizaron análisis de alometría que indicaron una baja correlación entre las variables de conformación y el tamaño centroide de las estructuras estudiadas (promedio de  $r = 0,01$  y  $-0,02$ ) y  $R^2$  promedio entre  $0,01$  y  $0,09$ ; los modelos de regresión fueron significativos para los planos dorsal y mandibular, aunque no para el plano lateral. No obstante, fue alto el porcentaje de variación de las variables de conformación que no es debida al tamaño (dorsal  $80,3\%$ ), lateral ( $98,9\%$ ), mandibular ( $91,6\%$ ). Por lo tanto las variaciones en la conformación de las estructuras craneales se interpretan sin la posible influencia del tamaño (Anexo 5.6.4).

Los análisis gráficos y estadísticos se realizaron con las aplicaciones especializadas en morfometría geométrica TpsDig (Rohlf 2007), TpsRegr (Rohlf 2009) y TpsRelw (Rohlf 2010), CLIC (Dujardin 2015) y MorphoJ (Klingenberg 2011) y los programas estadísticos Past 3.07 (Hammer & Harper 2011) y Statgraphics 16.1.03.

### 5.3.- Resultados

**5.3.1.- Tamaño Centroide.** De la especie *T. laniger* el tamaño centroide promedio del plano **dorsal** en el bosque fue de  $46,30$  mm mientras que en el mosaico fue  $46,63$  mm; del plano **lateral** en el bosque fue  $41,88$  mm mientras que en el mosaico fue  $41,79$  mm; y del plano **mandibular** de bosque fue de  $19,15$  mm y en el mosaico fue  $18,91$  mm. De la especie *T. niveipes* el tamaño centroide promedio del plano **dorsal** en el mosaico fue de  $49,62$  mm mientras que en el páramo fue  $50,07$  mm; del plano **lateral** en el mosaico fue  $44,30$  mm mientras que en el páramo fue  $44,69$  mm y del plano **mandibular** de mosaico fue de  $20,25$  mm y en el páramo fue  $20,49$  mm. En todos los casos la variación fue baja,

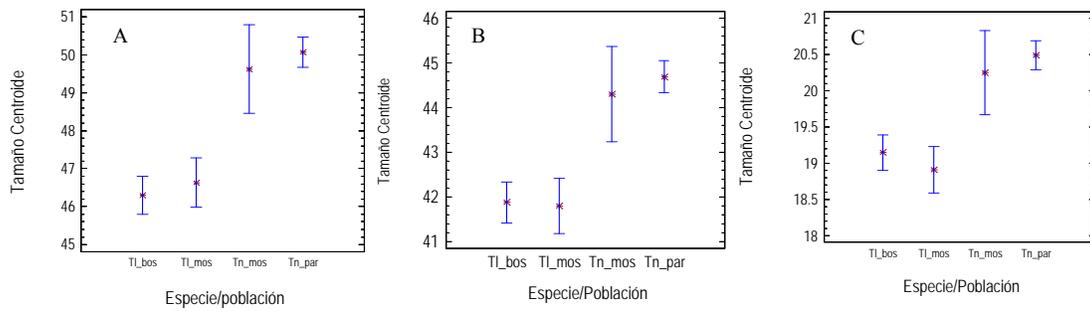
con desviaciones estándar entre 0,63 mm y 1,54 mm y coeficientes de variación entre 2,03 y 4,26% (Tabla 5.1).

En el **plano dorsal** el tamaño centroe (TC) de la población de *T. laniger* del bosque no fue significativamente diferente de la población del mosaico ( $F_{1,41}=0,715$ ;  $P=0,402$ ); tampoco el TC fue significativamente diferente entre la población de *T. niveipes* del mosaico y la del páramo ( $F_{1,47}=0,501$ ;  $P=0,482$ ). Sin embargo, el TC en este plano sí fue diferente entre todas las poblaciones estudiadas ( $F_{3,88}=59,83$ ,  $P<<0,01$ ) (Fig. 5.3A).

**Tabla 5.1.-** Tamaño de muestra (n), media, desviación estándar y coeficiente de variación del tamaño centroe TC de las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo.

Plano	Especie/ambiente	n	media (m.m.)	D.E.	CV %
Dorsal	<i>T. laniger</i> /bosque	27	46,30	1,02	2,21
	<i>T. laniger</i> /mosaico	16	46,63	1,54	3,30
	<i>T. niveipes</i> /mosaico	5	49,62	1,01	2,03
	<i>T. niveipes</i> /páramo	44	50,07	1,36	2,71
Lateral	<i>T. laniger</i> /bosque	27	41,88	0,96	2,30
	<i>T. laniger</i> /mosaico	15	41,79	1,53	3,67
	<i>T. niveipes</i> /mosaico	5	44,30	0,99	2,24
	<i>T. niveipes</i> /páramo	43	44,69	1,40	3,13
Mandibular	<i>T. laniger</i> /bosque	27	19,15	0,76	3,99
	<i>T. laniger</i> /mosaico	16	18,91	0,71	3,73
	<i>T. niveipes</i> /mosaico	5	20,25	0,86	4,26
	<i>T. niveipes</i> /páramo	43	20,49	0,63	3,08

En cuanto al plano **lateral** tampoco la población de *T. laniger* del bosque tuvo diferencias significativas en TC con respecto al mosaico ( $F_{1,40}=0,05$ ,  $P=0,828$ ); ni la población de *T. niveipes* del mosaico fue significativamente diferente en TC de la del páramo ( $F_{1,46}=0,36$ ,  $P=0,55$ ); aunque también en este plano entre las cuatro poblaciones analizadas las diferencias en TC sí fueron significativas ( $F_{3,88}=35,29$ ;  $P<<0,001$ ) (Fig. 5.3B).



**Figura 5.3.** Pruebas *a posteriori* con los intervalos mínima diferencia significativa del 95 % (LSD 95 %) de las comparaciones en el tamaño centroide (TC) de los planos A.-Dorsal; B.- Lateral y C.- Mandibular de las poblaciones de *T. laniger* (TL) y *T. niveipes* (Tn) del bosque (bos), mosaico (mos) y páramo (par).

En el plano **mandibular** la población de *T. laniger* del bosque tampoco fue diferente a la del mosaico ( $F_{1,41}=1,019$ ;  $P=0,318$ ), ni la población de *T. niveipes* de mosaico fue diferente de la del páramo ( $F_{1,46}=0,598$ ;  $P=0,4432$ ); aunque las poblaciones de las dos especies sí fueron diferentes ( $F_{3,87}=31,37$ ;  $P<<0,01$ ) (Fig. 5.3C).

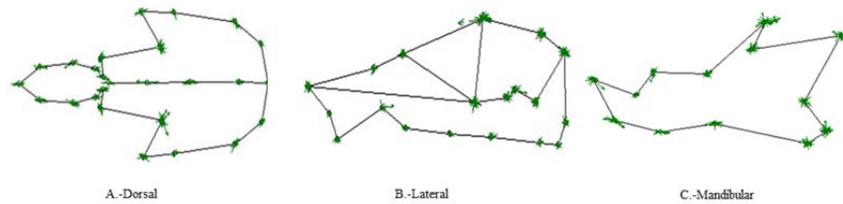
En resumen no se presentaron diferencias significativas en el TC de los planos dorsal, lateral ni mandibular entre las poblaciones de *T. laniger* del bosque y mosaico, ni entre las poblaciones de *T. niveipes* de páramo y mosaico. Aunque sí se presentaron diferencias significativas en el TC de los planos dorsal, lateral y mandibular entre las cuatro poblaciones estudiadas debidas a las diferencias entre las poblaciones correspondientes a las dos especies analizadas.

**5.3.2.-Análisis de deformación relativa (Relative Warps Analysis, RWA).** La varianza acumulada en los dos primeros ejes principales del ACP fue de 93,2% para el plano dorsal, 91,16 % para el plano lateral y 87,78 % para el mandibular (Tabla 5.2).

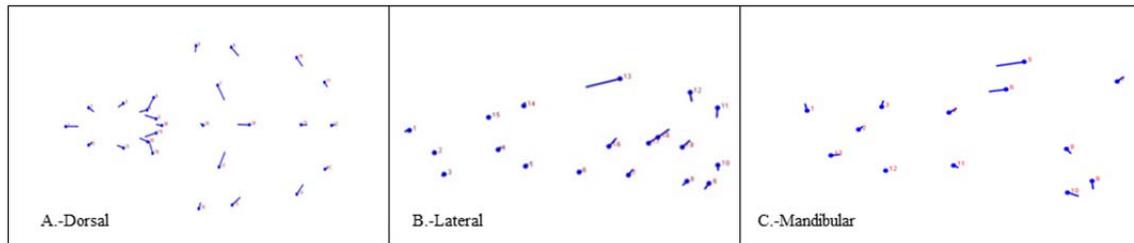
**Tabla 5.2.** Valores propios (*eigenvalues*) de los 3 primeros componentes principales de las variables de conformación. Este análisis se basa en matriz de similaridad con distancias euclidianas.

PC	Dorsal		Lateral		Mandibular	
	Valor propio (Eigenvalue)	% Varianza	Valor propio (Eigenvalue)	% Varianza	Valor propio (Eigenvalue)	% Varianza
1	0,00036841	76,16	0,00018067	66,65	0,000320626	71,96
2	0,00008245	17,04	0,00006644	24,51	0,000070494	15,82
3	0,00003284	6,79	0,00002395	8,83	0,000054417	12,21

Las correspondientes formas consenso para cada uno de los planos analizados se muestran en la figura 5.4. De acuerdo con los vectores de deformación que se muestran en los landmarks de cada plano en conjunto, es decir sin diferenciar las poblaciones o las especies, en el plano dorsal las fuerzas de deformación con respecto a la forma consenso se observan principalmente en la parte del hocico o trompa que indican una tendencia a acortarse, así como fuerzas de deformación en la parte posterior del rostro que en general indican una tendencia a hacerlo más corto (Fig. 5.5A). En el plano lateral se observan tendencias de deformación hacia la parte central y media posterior de la caja craneana con un posible efecto hacia ser más plano (Fig. 5.5B). En cuanto a la mandíbula son más evidentes las fuerzas hacia la parte posterior afectando principalmente la parte baja del *ramus* y la parte superior del cóndilo mandibular (Fig. 5.5C).



**Figura 5.4.** Formas consenso de los planos A.-Dorsal; B.-Lateral y C.-Mandibular



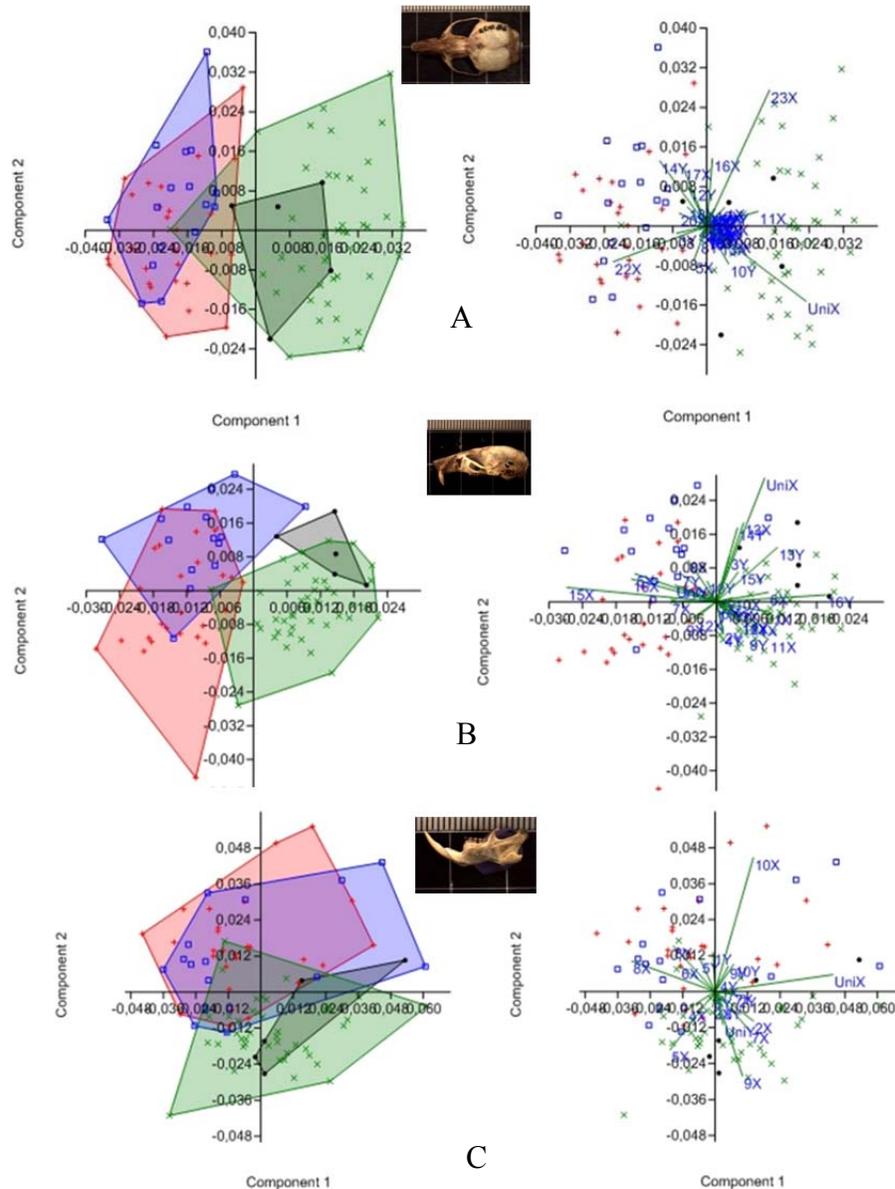
**Figura 5.5.** Vectores de deformación con respecto a la forma consenso de los planos A.-Dorsal; B.-Lateral y C.-Mandibular.

Para todos los planos analizados, el ordenamiento de las poblaciones mediante ACP muestra una separación, aunque no es muy evidente, entre las dos poblaciones de *T. laniger* del bosque con respecto al mosaico y entre las dos poblaciones de *T. niveipes* del páramo con respecto al mosaico; mientras que la separación entre las dos especies sí resulta más clara (Fig. 5.6). En el plano **dorsal** la mayor contribución a la ordenación en los primeros

ejes ortogonales provienen de las variaciones en los puntos más anteriores a nivel de la sutura nasal-premaxilar (landmarks 2-22), en los puntos ubicados en la sutura entre el frontal y el parietal (landmarks 7-17), en el punto medio del arco cigomático (landmarks 8-16), en el punto de intersección entre el parietal–interparietal y la sutura supraoccipital (landmarks 10-14), el punto posterior de la protuberancia latero-occipital (landmarks 11-13), el punto central posterior de la protuberancia centro-occipital (landmark 12), el punto medio de la sutura parietales-interparietal (landmark 23) y la varianza reunida por el componente uniforme en x (UniX) (Fig. 5.6A).

En plano **lateral** la mayor varianza aportada a la ordenación proviene de las diferencias en la punta o extremo del proceso pterigoideo (landmark 7), el punto más posterior del interparietal (landmark 11), el punto ubicado en la parte más frontal del interparietal (landmark 12), el punto lateral de la sutura parietal–frontal (landmark 13), el punto posterior del arco cigomático (landmark 14), el punto anterior en la raíz del maxilar del cigomático (landmark 15), en el punto ubicado en frente de la raíz escamosal del cigomático (landmark 16), así como la variación debida al componente uniforme en x (UniX) (Fig. 5.6B).

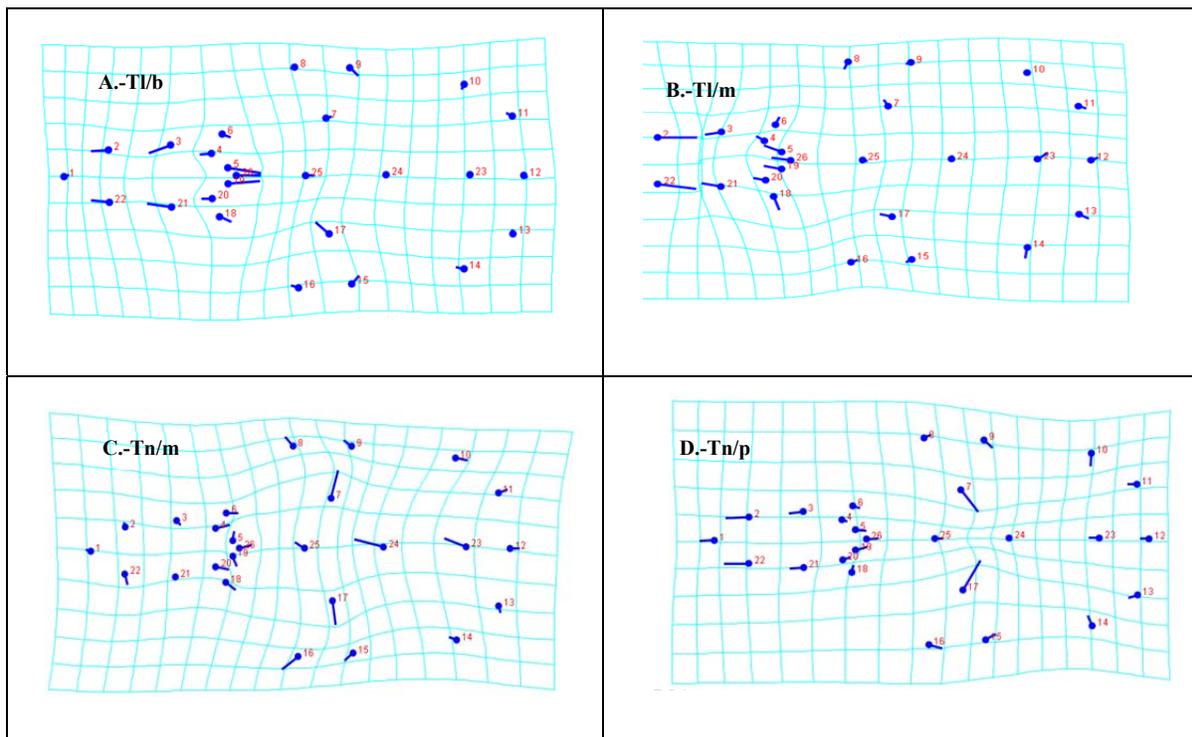
En el plano **mandibular** el principal aporte proviene de la varianza en el punto más profundo en la curvatura entre la base superior de los incisivos y la base anterior del primer molar (landmark 2), el punto superior del proceso coronoide (landmark 5), el punto más profundo de la hendidura sigmoidea (landmark 6), el punto superior más externo o posterior del proceso condilar (landmark 7), el punto más interno o anterior del dentario entre el proceso condilar y proceso angular (landmark 8), el punto más externo o posterior del proceso angular (landmark 9), el punto ubicado en la base inferior del proceso angular (landmark 10) y la contribución de la variabilidad reunida en los componentes uniformes (UniX, UniY) (Fig. 5.6C).



**Figura 5.6.** Ordenación mediante ACP de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (rojo), *T. laniger* de mosaico (azul), *T. niveipes* en mosaico (negro) y *T. niveipes* en el páramo (verde), de acuerdo con las variables de conformación de los planos dorsal A, lateral B y mandibular C.

En resumen, tanto en el plano dorsal como en el plano lateral las deformaciones se localizan principalmente en la parte frontal de la trompa u hocico, el rostro y en el sector posterior de la caja craneana. De forma consecuente, las deformaciones de la mandíbula se localizan principalmente hacia la parte posterior de la misma, en sus puntos o sectores de articulación con la caja craneana.

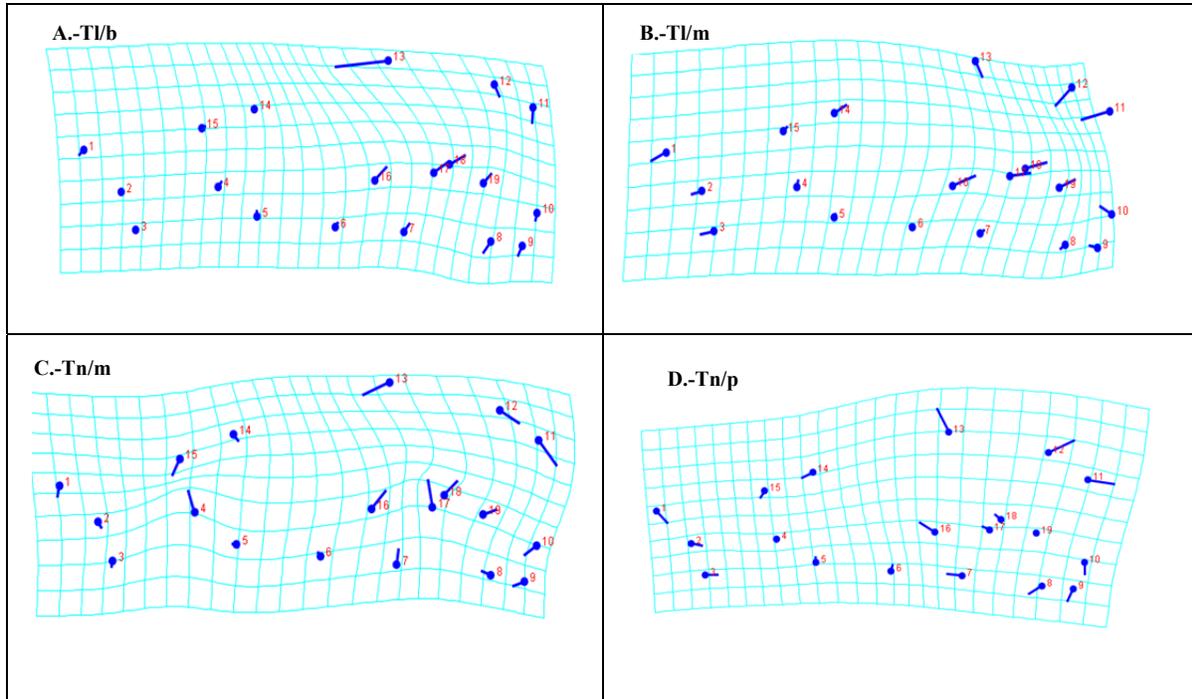
**5.3.3.- Grillas y vectores de deformación (Función de placa delgada TPS).** Las grillas y vectores de deformación del plano **dorsal** muestran que las principales deformaciones en el cráneo de las dos poblaciones de *T. laniger* tanto del bosque como del mosaico se localizan hacia la parte del rostro o del hocico (Fig. 5.7). Pero mientras que en la población del bosque (Tl/b) parece prevalecer *alargamiento* tanto del rostro como del hocico (Fig. 5.7A), en la población del mosaico (Tl/m) la tendencia parece contraria; es decir, *acortamiento* de estas estructuras o sectores del cráneo (Fig. 5.7B).



**Figura 5.7.** Grillas y vectores de deformación del **plano dorsal** del cráneo de poblaciones de: A.- *T. laniger* de bosque (Tl/b), B.- *T. laniger* de mosaico (Tl/m), C.- *T. niveipes* en mosaico (Tn/m) y D.- *T. niveipes* en el páramo (Tn/p).

Con respecto a la especie *T. niveipes* los vectores de deformación de la población del mosaico (Tn/m, Fig. 5.7C) no indican variaciones evidentes en el hocico, pero sí una tendencia a alargamiento del rostro, al igual que una ampliación en anchura de la porción media de la caja craneana y los arcos cigomáticos. Mientras que en la población del páramo los vectores de deformación muestran variaciones localizadas principalmente en el alargamiento del hocico (Fig. 5.7D).

El acortamiento del hocico de la población de *T. laniger* del mosaico (Tl/m) se hace más evidente en las grillas y vectores de deformación correspondientes al plano **lateral** del cráneo (Fig. 5.8); además, son más evidentes las variaciones hacia el sector medio y posterior de la caja craneana, tendientes a indicar una caja craneana más corta o robusta en la población del mosaico (Fig. 5.8B).

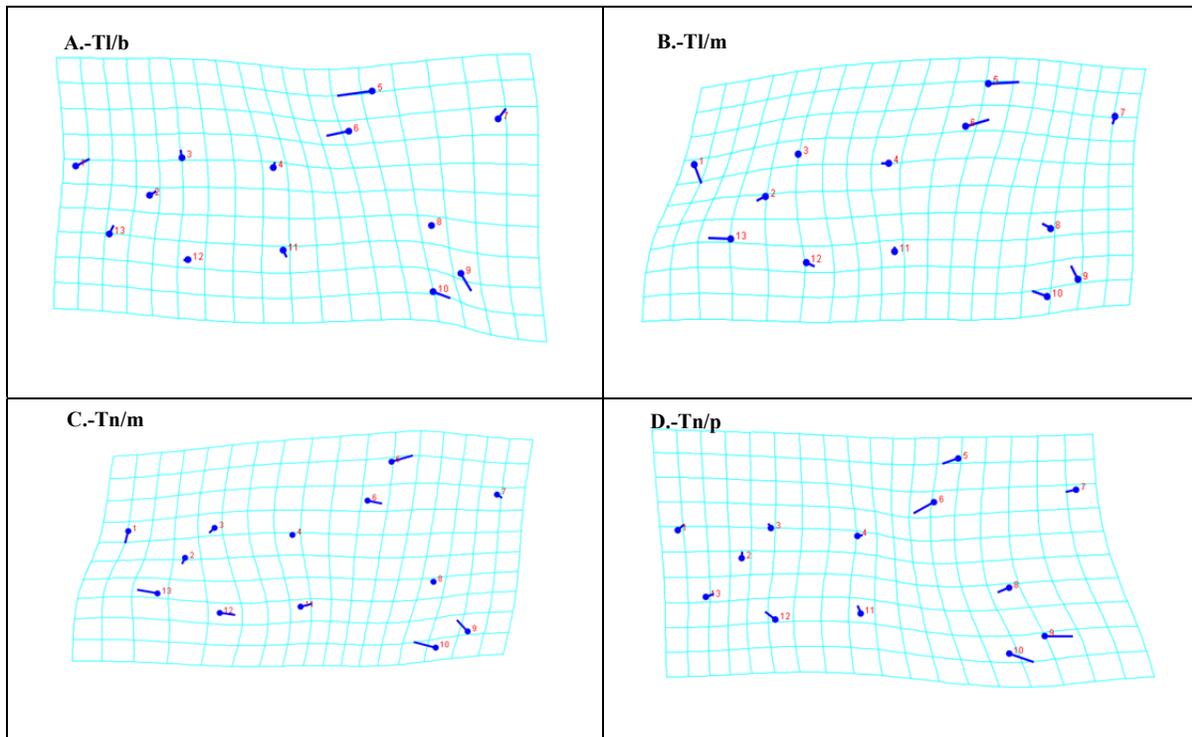


**Figura 5.8.** Grillas y vectores de deformación del **plano lateral** del cráneo de poblaciones de: A.- *T. laniger* de bosque (Tl/b), B.- *T. laniger* de mosaico (Tl/m), C.- *T. niveipes* en mosaico (Tn/m) y D.- *T. niveipes* en el páramo (Tn/p).

Con respecto a la especie *T. niveipes*, aunque tanto en la población del mosaico (Tn/m) como en la población del páramo (Tn/p) se manifiestan variaciones principalmente hacia la parte posterior de la caja craneana, estas diferencias no son muy claras; además, en el páramo el cráneo manifiesta tendencia a ampliarse levemente en el sentido medio/posterior, mientras que en el mosaico la tendencia parece ser a reducirse en el mismo sentido (Fig. 5.8 C y D).

En el plano **mandibular** de *T. laniger* -tanto en la población del bosque (Tl/b) como del mosaico (Tl/m)- se muestran cambios hacia su parte posterior; en ambas poblaciones estos se ubican en la parte superior del proceso coronoide (landmark 5), la hendidura sigmoidea

(landmark 6), el proceso angular (landmark 9) y la base inferior del proceso angular (landmark 10). Sin embargo, en el bosque el proceso coronoide y la hendidura sigmoidea tienden a desplazarse hacia adelante, y el proceso angular y la base de este proceso se desplazan hacia abajo; por el contrario en la población del mosaico el proceso y la hendidura coronoidea se desplazan hacia atrás, mientras que el proceso y la base angular se desplazan hacia arriba (Fig. 5.9 A y B).



**Figura 5.9.** Grillas y vectores de deformación del **plano mandibular** del cráneo de poblaciones de: A.- *T. laniger* de bosque (Tl/b), B.- *T. laniger* de mosaico (Tl/m), C.- *T. niveipes* en mosaico (Tn/m) y D.- *T. niveipes* en el páramo (Tn/p).

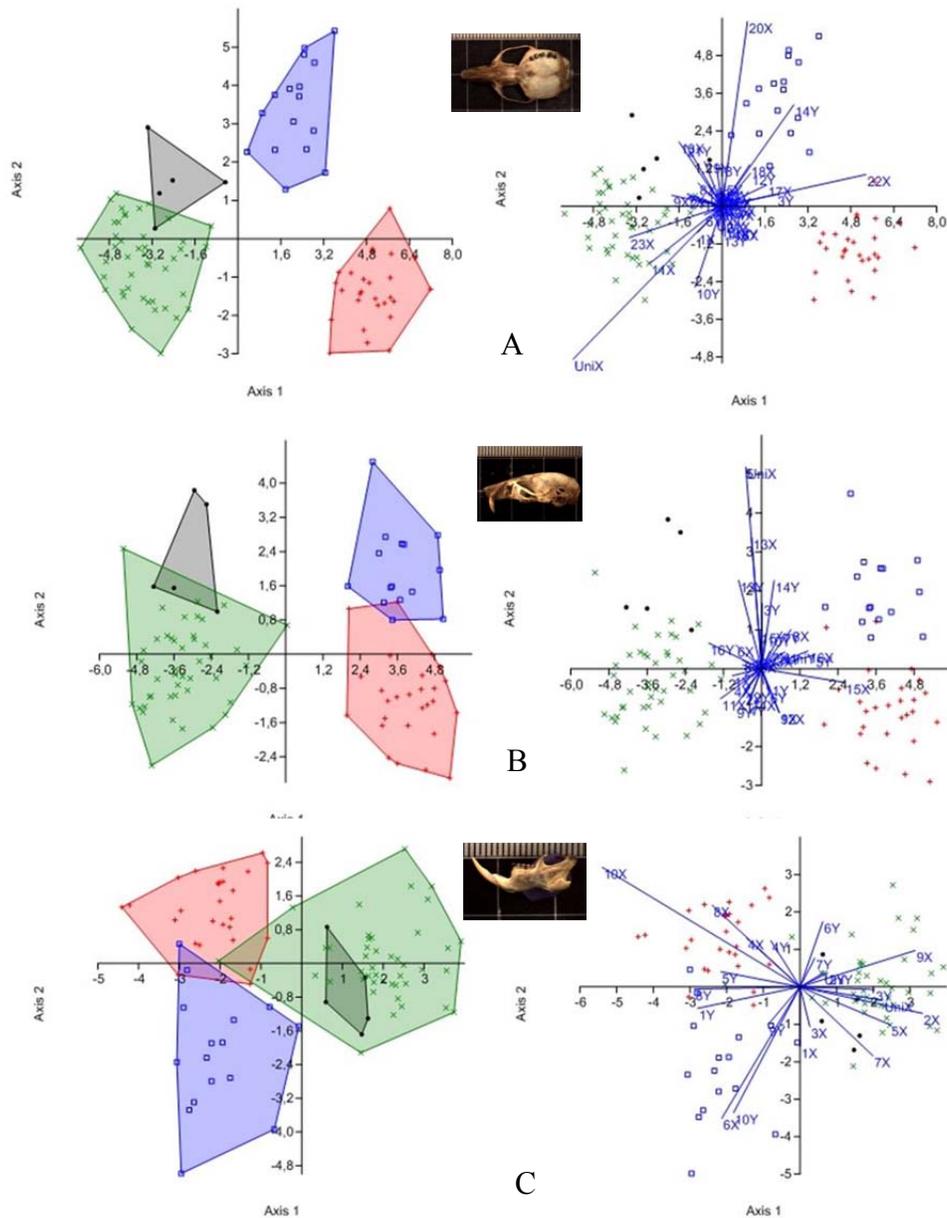
Con respecto a las poblaciones de *T. niveipes* también se observan fuerzas o vectores de deformación que afectan las mismas estructuras mandibulares mostradas en las poblaciones de *T. laniger*. Pero en este caso las fuerzas aparentemente actúan de forma contraria; es decir, en el mosaico (Tn/m) el proceso coronoide y la hendidura sigmoidea tienden a desplazarse hacia atrás, y el proceso angular y la base de este proceso se desplazan hacia arriba; mientras que en la población del páramo el proceso y la hendidura coronoidea se

desplazan hacia adelante, mientras que el proceso y la base angular se desplazan hacia atrás, y un tanto hacia abajo (Fig. 5.9 C y D).

En resumen en ambas poblaciones de *T. laniger* tanto en el bosque como en el mosaico las deformaciones se localizan hacia el rostro y hocico, con tendencias contrarias entre el bosque (alargamiento) y el mosaico (acortamiento); con una caja craneana más corta y robusta en el mosaico en comparación con la población del bosque. La mandíbula también presenta formas diferentes y con tendencias a deformaciones contrarias entre el bosque y el mosaico.

En cuanto a las poblaciones de *T. niveipes* no se afecta el hocico pero se alarga el rostro y se ensanchan la parte posterior de la caja craneana y los arcos cigomáticos, pero sin diferencias grandes entre las poblaciones del páramo y el mosaico. En esta especie la mandíbula también muestra variaciones contrarias entre las poblaciones de los dos ambientes estudiados.

**5.3.4.- Variación en la conformación craneal.** La ordenación obtenida del plano **dorsal** reunió un total de 93,94 % de la varianza en los dos primeros componentes (CP-1=15,18; 78,66 %. CP-2 = 2,95; 15,28 %) (Fig. 5.10 A). El valor de  $\lambda$  de Wilks fue de 0,0072 y la separación mostrada fue significativa ( $F_{144;123,8} = 3,59$ ;  $P < 0,001$ ). La conformación craneal de la población de *T. laniger* de bosque fue significativamente diferente de la población del mosaico ( $P=0,001$ ); pero no fue significativamente diferentes entre las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico en comparación con la población del páramo ( $P=0,24$ ). Las conformaciones craneales fueron significativamente diferentes entre las poblaciones de las dos especies: *T. laniger* de bosque vs *T. niveipes* tanto de páramo como de mosaico, así como *T. laniger* de mosaico vs. *T. niveipes* del páramo (en todos los casos  $P < 0,00833$ ). Sin embargo, en el mosaico no se encontraron diferencias en la conformación craneal entre las dos especies ( $P=0,033$ ) (Tabla 5.3).



**Figura 5.10.-** Ordenación mediante en los dos primeros ejes principales resultado de AVC (MANOVA) de las variables de conformación de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (rojo), *T. laniger* de mosaico (azul), *T. niveipes* en mosaico (negro) y *T. niveipes* en el páramo (verde). A.-Plano dorsal. B.-Plano lateral. C.-Plano mandibular.

**Tabla 5.3.** Comparaciones pareadas no paramétricas mediante 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis de la ordenación del **plano dorsal** de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) vs. mosaico (Tl/mos) y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) vs. Páramo (Tn/par). En la mitad inferior de la diagonal se presentan los valores de las distancias de Mahalanobis; en la mitad superior se muestran los valores de P. Utilizando la corrección de Bonferroni, una distancia se debe considerar significativa ( $P < 0,05$ ) si  $P < 0,00833$ .

Especie/población	Tl/bos	Tl/mos	Tn/mos	Tn/par
Tl/bos		0,001	< 0,00833	< 0,00833
Tl/mos	6,07		0,033	< 0,00833
Tn/mos	9,26	7,69		0,24
Tn/par	9,14	7,65	5,97	

La ordenación del **plano lateral** reunió un total de 94,8 % de la varianza en los dos primeros componentes (CP-1=13,25; 85,87 %. CP-2=1,38 (8,93 %) (Fig. 5.10 B). El valor  $\lambda$  de Wilks fue de 0,01639 y la separación obtenida fue significativa ( $F_{102;162,6}=4,698$ ;  $P < < 0,001$ ). En este plano la conformación de la población de *T. laniger* del bosque fue significativamente diferente de la población del mosaico ( $P < 0,00833$ ), mientras que la población de *T. niveipes* del páramo no fue diferente de la población del mosaico ( $P = 0,158$ ). En este plano, la conformación entre las poblaciones de las dos especies en todos los casos fue significativamente diferente ( $P < 0,00833$ ) (Tabla 5.4).

La ordenación del **plano mandibular** reunió un total de 95,37 % de la varianza en los dos primeros componentes (CP-1=4,29; 72,25 %. CP-2=1,37; 23,12 %) (Fig. 5. 10C). El valor de  $\lambda$  de Wilks fue de 0,0624 y también en este caso la separación obtenida fue significativa ( $F_{66;197,98}=4,596$ ;  $P < < 0,001$ ).

**Tabla 5.4.** Comparaciones pareadas no paramétricas mediante 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis de la ordenación del **plano lateral** de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) vs. mosaico (Tl/mos) y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) vs. Páramo (Tn/par). En la mitad inferior de la diagonal se presentan los valores de las distancias de Mahalanobis; en la mitad superior se muestran los valores de P. Utilizando la corrección de Bonferroni, una distancia se debe considerar significativa a  $P < 0,05$ , si  $P < 0,00833$ .

Especie/población	Tl/bos	Tl/mos	Tn/mos	Tn/par
Tl/bos		< 0,00833	< 0,00833	< 0,00833
Tl/mos	4,99		< 0,00833	< 0,00833
Tn/mos	9,05	8,32		0,158
Tn/par	7,73	7,64	4,53	

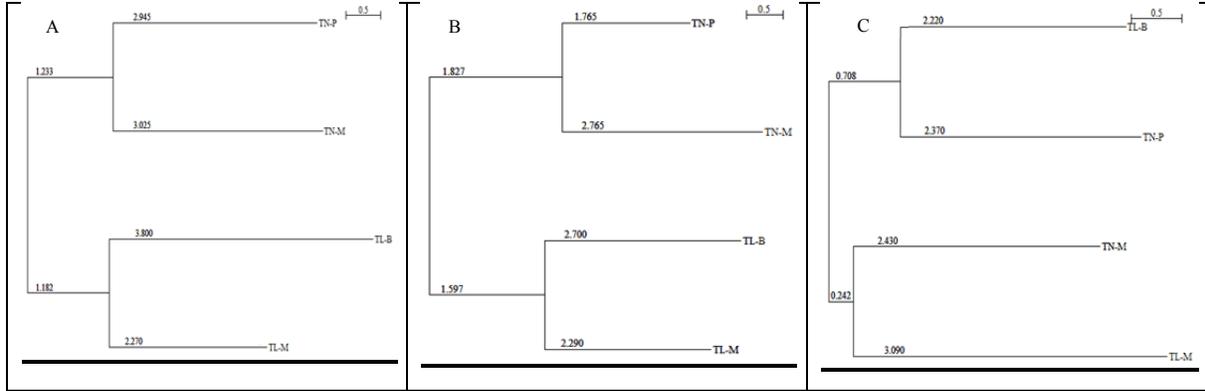
En este caso las comparaciones pareadas también indican diferencias significativas en la conformación del cráneo entre la población de *T. laniger* del bosque con respecto a la población del mosaico ( $P < 0,00833$ ); pero no fue significativa entre la población de *T. niveipes* del páramo con respecto a la del mosaico ( $P < 0,002$ ). Mientras que sí fueron diferentes entre las poblaciones de las dos especies ( $P < 0,00833$  en todos los casos) (Tabla 5.5).

**Tabla 5.5.** Comparaciones pareadas no paramétricas mediante 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis de la ordenación del **plano mandibular** de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) vs. mosaico (Tl/mos) y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) vs. Páramo (Tn/par). En la mitad inferior de la diagonal se presentan los valores de las distancias de Mahalanobis; en la mitad superior se muestran los valores de P. Utilizando la corrección de Bonferroni, una distancia se debe considerar significativa a  $P < 0.05$ , si  $P < 0,00833$ .

Especie/población	Tl/bos	Tl/mos	Tn/mos	Tn/par
Tl/bos		< 0,00833	< 0,00833	< 0,00833
Tl/mos	5,54		< 0,00833	< 0,00833
Tn/mos	6,32	5,52		<b>0,002</b>
Tn/par	4,59	7,13	5,03	

El ordenamiento basado en las diferencias en la conformación craneal de las poblaciones se puede observar en los dendrogramas de clasificación basados en las distancias de Mahalanobis (Fig. 5.11). Tanto en el plano dorsal como en el lateral se observan diferencias entre las poblaciones de las dos especies diferentes y entre las dos poblaciones de *T. laniger* de bosque con respecto a la del mosaico. Sin embargo, en el plano mandibular, se observa que *T. laniger* del bosque tiende a ser similar a *T. niveipes* del páramo, mientras que la poblaciones de las dos especies diferentes del mosaico se agrupan juntas.

En la Tabla 5.6 se presentan los resultados de la reclasificación por chequeo cruzado de las distancias de Mahalanobis. Para las poblaciones de *T. laniger* se obtuvo un porcentaje de reclasificación promedio de los planos de estudiados en el bosque del 80 % y en el mosaico del 70 %; mientras que para la *T. niveipes* fue de 81 % en el páramo y de 47 % en el mosaico.



**Figura 5.11.** Dendrograma de clasificación con base en las distancias de Mahalanobis, de las poblaciones de las poblaciones de *T. laniger* de bosque (TL-B), *T. laniger* del mosaico (TL-M), *T. niveipes* de mosaico (TN-M) y *T. niveipes* del páramo (TN-P), para los planos dorsal (A), lateral (B) y mandibular (C).

**Tabla 5.6.** Reclasificación por chequeo cruzado de las distancias de Mahalanobis las poblaciones de *T. laniger* de bosque (Tl/bos) y mosaico (Tl/mos), y las poblaciones de *T. niveipes* de mosaico (Tn/mos) y páramo (Tn/par).

Especie/población	Dorsal		Lateral		Mandibular	
	Reclasificación por chequeo cruzado	%	Reclasificación por chequeo cruzado	%	Reclasificación por chequeo cruzado	%
Tl/b	21/27	77	20/27	74	24/27	88
Tl/m	8/16	50	13/15	86	12/16	75
Tn/m	1/5	20	3/5	60	3/5	60
Tn/p	36/44	81	32/43	74	38/43	88

#### 5.4.- Discusión

**Tamaño Centroide.** En el presente estudio se muestran claras diferencias en el tamaño centroide TC entre las dos especies estudiadas, pues *T. laniger* es significativamente más pequeña que *T. niveipes*. Sin embargo, a nivel de las poblaciones en ninguno de los tres planos craneales analizados se presentaron diferencias significativas en el TC entre la población de *T. laniger* del bosque con respecto a la del mosaico, ni entre la población de *T. niveipes* de páramo con respecto a la población del mosaico. Esto indica que la variación intraespecífica manifiesta en ambas especies no se presenta en el tamaño sino en la conformación craneal. Los análisis de alometría (Anexo 5.6.4) soportan este hecho pues no se encontró asociación entre la variación del tamaño en relación con la forma de las

estructuras analizadas, como lo indican los bajos valores de los coeficientes de correlación, los coeficientes de determinación, las significancias de los modelos de regresión y la prueba de Goodall (1983). Este último análisis muestra porcentajes altos de variación en la conformación (entre 80-98 %) que no es explicada por las variaciones en el tamaño sino en la forma. Estos resultados concuerdan con las tendencias halladas para tres especies simpátricas de roedores del género *Mastomys* las cuales no se diferenciaron en tamaño centroide pero sí en la forma del cráneo (Lalis *et al.* 2009a); e igualmente con Cordeiro-Estrela *et al.* (2006 y 2008) quienes encontraron que aunque unas especies simpátricas de ratones *Calomys* se diferencian tanto en TC como en la forma, otras diferían no en el TC sino en la forma del rostro.

Aunque el tamaño y la conformación están relacionadas y responden a causas micro y macroevolutivas diferentes, la conformación parece ser menos afectada por la variación ambiental que el tamaño (Thorpe 1976, Jarrin 2005). Sin embargo, los resultados del presente estudio indican que la variación se manifiesta no en el tamaño sino en la conformación craneal tanto entre las dos especies, como a nivel intraespecífico entre las poblaciones estudiadas.

**Variación en la forma craneal entre las especies.** En todos los planos analizados, el ordenamiento mediante ACP muestra una clara separación entre las dos especies. Como ya se ha destacado las especies *T. laniger* y *T. niveipes* por muchos años fueron consideradas la misma especie, aunque posteriormente fueron reconocidas como entidades taxonómicas diferentes (Gómez-Laverde *et al.* 1997). Tiboche-García & Bueno (2010) sugirieron que *T. niveipes* sería una especie hermana de origen más reciente derivada de *T. laniger*. Adicionalmente, recientemente también se han encontrado diferencias entre estas dos especies en la estructura morfológica del báculo o hueso peneano, pues en *T. laniger* la cabeza de esta estructura es ensanchada y los dígitos del tridente son de tamaño similar, características opuestas a las de *T. niveipes* (Calderón *et al.* 2016).

Por otra parte, mediante análisis molecular de secuencias de los genes Citocromo b e IRBP, García (2015) proporciona la primera evidencia molecular sobre la separación de *T. laniger*

y *T. niveipes* como entidades taxonómicas independientes y hermanas, con distancias filogenéticas promedio estimadas entre *T. laniger* y *T. niveipes* de 7,4 % (Citocromo b) y 1,9 % (IRBP). El ancestro común más reciente de estas dos especies se estimó con una edad aproximada de 2,2 ma; la diferenciación de *T. laniger* habría ocurrido hace cerca de 1,5 ma, mientras que *T. niveipes* se habría diferenciado más recientemente, hace cerca de 730 mil años. En el anterior trabajo se argumenta que posiblemente tal divergencia pudo ser presionada por las oportunidades ecológicas nuevas creadas durante los ciclos interglaciales del Pleistoceno, cuando la Cordillera Oriental alcanzó su máxima altitud, y se establecieron los ambientes de bosque andino y páramos hace 2,6-2,7 ma, dando lugar a procesos de vicarianza, especiación y redistribución de la biota de Los Andes. Así, la diferenciación de estos *Thomasomys* podría interpretarse bajo el concepto de especiación ecológica, ya que la heterogeneidad fisiográfica originada, generaría la necesidad o la oportunidad de explotar y adaptarse a ambientes independientes (García 2015).

Con los resultados del presente estudio se aporta evidencia adicional que muestra una clara separación entre estas dos especies, basadas en las diferencias en tamaño y principalmente en la conformación craneal. En todos los planos analizados (dorsal, lateral y mandibular), las dos especies fueron significativamente diferentes cuando se encuentran en alopatría; es decir solo *T. laniger* en el bosque vs. *T. niveipes* en el páramo. En simpatria en el mosaico, las dos especies no fueron diferentes en el plano dorsal, aunque sí presentaron diferencias en los planos lateral y mandibular. En general los cambios en las estructuras craneales tanto de *T. laniger* como de *T. niveipes* se presentaron en estructuras asociadas a la alimentación, tales como estructuras craneales relacionadas con la inserción muscular, los arcos cigomáticos (Hautier *et al.* 2012), y el acortamiento o alargamiento del rostro y del hocico. En relación con estos aspectos, varios trabajos proporcionan evidencia de la relación funcional entre las características del ambiente y la variación del cráneo en aspectos relacionados con la biomecánica de la masticación bajo diferentes dietas (Monteiro *et al.* 2003, Lalis *et al.* 2009a) o diferentes estrategias de selección trófica (Renaud & Michaux 2003, Pergams & Lacy 2007).

Las anteriores variaciones se han interpretado en relación con la fuerza de la mordida (Williams *et al.* 2009), o cambios en estrategias para aumentar la eficiencia al utilizar la productividad energética de un ambiente (por ejemplo, aumento de la energía disponible para invertir en el crecimiento, Yom-Tov & Yom-Tov 2004). Entre especies de roedores del género *Rhipidomys* las variaciones en la conformación del cráneo y mandíbula también se localizaron en el rostro y la caja craneana, aunque en la mandíbula los cambios no fueron muy evidentes (García & Sánchez 2013). De otra parte, entre especies simpátricas de roedores del género *Calomys* la variación en la forma craneal se ubicó en el rostro y en la caja craneana (Cordeiro-Estrela *et al.* 2008). Mientras que entre especies simpátricas de *Mastomys* la conformación craneal varió en la altura de la caja craneana, la longitud del rostro y el arco cigomático; tales cambios también se interpretaron en relación con modificaciones para la inserción del músculo masetero, por su importancia en la biomecánica de la masticación (Atchley & Hall 1991, Smith 1993, Satoh & Iwaku 2004, Monteiro *et al.* 1999, Lalis *et al.* 2009a). En *Mastomys*, estos cambios indicaron una relación con la presión por competencia entre especies estrechamente relacionadas que actuaría por medio de la segregación ecológica, por lo cual esto se consideró evidencia del papel que juega la selección en la evolución de la forma del cráneo (Lalis *et al.* 2009a).

**Variación entre las poblaciones locales.** A nivel poblacional en todos los planos analizados la conformación craneal de *T. laniger* fue significativamente diferente entre el bosque y el mosaico. Mientras que *T. niveipes* no fue diferente entre mosaico vs páramo. En ambas poblaciones de *T. laniger* los vectores de deformación indicaron cambios craneales hacia la parte del rostro o del hocico, pero con tendencias contrarias: **alargamiento** en el bosque en un ambiente cerrado y en alopatría vs. **acortamiento** en el mosaico, ambiente más abierto y en simpatria con *T. niveipes*; mientras que en ambos casos la mandíbula cambia hacia su parte posterior, también con desplazamientos o cambios contrarios en las estructuras implicadas. Esto podría ser una manifestación de que existirían presiones selectivas diferentes entre las dos poblaciones estudiadas de esta especie, que por la ubicación de las estructuras se podrían asociar a diferencias en dietas.

Con respecto a la especie *T. niveipes*, en la población del páramo el hocico se alarga levemente, aunque no hay cambios notables en la caja craneana. En la población del

mosaico tampoco hay cambios en el hocico, pero el rostro se alarga levemente, con cambios más notables en la caja craneana y los arcos cigomáticos; la mandíbula varía en los mismos sectores o estructuras afectadas en las poblaciones de *T. laniger*, aunque con un efecto contrario entre las dos poblaciones. Estas diferencias indicarían una mayor presión selectiva, posiblemente ocasionada por factores tróficos, en la población de *T. niveipes* del mosaico, quizás condicionada por la competencia originada en la convivencia con *T. laniger*. Así, posiblemente, estas dos especies al vivir en alopatria (*T. laniger* en el bosque; *T. niveipes* en el páramo) estén sometidas a presiones que no impliquen la competencia trófica; lo que sí podría estar influyendo en estas dos especies viviendo simpátricamente en el ambiente de mosaico. La influencia de la competencia trófica y otros aspectos relacionados con las habilidades alimentarias y la disponibilidad de alimento, sobre la variabilidad en tamaño y forma craneal se ha observado entre poblaciones de ratones europeos *Apodemus sylvaticus* y *A. flavicollis* (Panzironi *et al.* 1994), en algunas especies de roedores Murinae (Renaud *et al.* 1999), y entre poblaciones adyacentes del roedor *Mastomys natalensis* (Lalis *et al.* 2009b). Estos últimos autores proponen explicaciones que ligan las diferencias en las formas con una mayor adecuación o adaptación (*fitness*) para explotar la disponibilidad de recursos en ambientes contrastantes.

En los análisis intraespecíficos García (2015) encontró que entre las dos poblaciones de *T. niveipes* (páramo vs mosaico) las distancias filogenéticas promedio no excedieron de 0,9 % para el gen Citocromo b y de 1,9 % para IBRP, lo que soportaría que entre estas dos poblaciones de *T. niveipes* no se manifiesten divergencias morfológicas muy marcadas. Sin embargo, las distancias filogenéticas entre los individuos de *T. laniger* provenientes del bosque fueron cerca de 1 % entre sí, aunque al incluir la secuencia de un individuo del mosaico las diferencias ascendieron al 5 %. Entonces es posible que este resultado soporte un posible surgimiento de poblaciones localmente divergentes. Sin embargo, sería necesario abordar un enfoque genético comparativo entre poblaciones locales o adyacentes, pues comprender las diferencias genéticas entre poblaciones permitiría inferir si los patrones de variación morfológica podrían o no deberse a plasticidad fenotípica (o *ecofenotipo*, Caumul & Polly 2005) no impulsada por la selección natural o adaptación al medio. Además, estudiar y comprender los posibles procesos y mecanismos de migración

(dispersión, flujo de genes) serían también relevantes para comprender los patrones morfológicos de diferenciación en estos ambientes contrastantes y cambiantes. Por ejemplo Ledevin & Millien (2013) y Pergams & Lacy (2007) sugirieron que la inmigración desde poblaciones vecinas genéticamente distintas, facilitados por cambios ambientales explicaría los cambios morfológico en poblaciones locales de *Peromyscus leucopus*.

De otra parte, con base en modelos de nicho, Gutiérrez *et al.* (2014) proponen que la competencia y otras interacciones bióticas podrían crear y/o mantener aislamiento geográfico entre poblaciones de una misma especie, mediante mecanismos de intrusión y contracción, por lo cual proponen modificar el concepto de vicarianza ecológica para incluir interacciones bióticas como posibles agentes vicariantes. Una alta variabilidad local podría ser una estrategia para reducir la competencia intraespecífica y mantener una alta capacidad de adaptación potencial (Tinker *et al.* 2012, Van Valen 1965, Smartt & Lemen 1980). En tal caso el uso diferencial de microhábitat por variaciones en las dietas individuales, puede ser muy importante para determinar la variación del cráneo en especies ecológicamente plásticas con el fin de aumentar la aptitud ecológica (Alvaro-Serrano *et al.* 2013, Barnett 1999, Alvarado-Serrano 2005). Por ejemplo, el estudio de Martínez *et al.* (2014) muestra la posible diferencia en las respuestas fenotípicas morfológicas de cráneo y mandíbula, a gradientes espaciales y ambientales en especies simpátricas de ratones Sigmodontinae, de acuerdo con las preferencias ecológicas o grado de especialización al hábitat (generalistas o especialistas). Igualmente Renaud & Millien (2001) en su estudio de la variación morfológica en dos especies coexistentes de ratones de la madera del género *Apodemus* señalaron que las diferentes preferencias ecológicas entre estas especies podrían explicar su diferencia en la respuesta morfológica a la variación ambiental.

De otra parte, también son posibles otras fuentes de variación a considerar que pueden afectar la morfología craneal, tales como la edad o el sexo (Abdel-Rahman *et al.* 2009) e igualmente otras estructuras corporales pueden marcar diferencias ecológicas. Por ejemplo, Rivas & Linares (2006) encontraron que la morfología de las patas varía entre ratones sigmodontinos, según las necesidades de locomoción impuestas por el tipo de hábitat; mientras que Taylor *et al.* (2004) interpretaron las bullas timpánica agrandadas en roedores

Otomyni (Muridae) como una adaptación antidepredatoria en hábitats áridos y abiertos, igual que lo encontrado por Martínez & Di Cola (2011) para *Graomys griseoflavus*.

Varios autores han mostrado la influencia de la geografía y el medio ambiente en la variación fenotípica en animales (Ashton *et al.* 2000, Méiri & Dayan 2003, Martínez & Di Cola 2011). Por ejemplo, Alvaro-Serrano *et al.* (2013) argumentan que posiblemente ocurran interacciones entre las limitaciones fisiológicas directas impuestas por las condiciones ambientales de las zonas altas y las presiones debidas a diferencias en las dietas, las cuales podrían causar diferencias en la morfología del cráneo; aunque el aislamiento geográfico por sí solo no explicaría fenotipos localizados en la morfología craneal del ratón *Akodon mollis*, por lo cual proponen la posible existencia de mecanismos distintos a la especialización ecológica local como motor de la diversificación.

Finalmente, aunque clásicamente se estudian y analizan los mecanismos de especiación con enfoques en alopatría, basados en barreras geográficas a grandes escalas, en las poblaciones estudiadas de *T. laniger* y *T. niveipes* del presente estudio, se evidencian también posibles fuerzas de variación ecológica que estarían causando variaciones morfológicas adaptativas, condicionadas por ambientes contrastantes a escalas geográficas locales. A este respecto, los estudios en escalas geográficas relativamente pequeñas muestran resultados contrastantes. Por ejemplo Tolliver *et al.* (1987) no encontraron diferencias craneales entre poblaciones de *Peromyscus leucopus* en una pequeña área geográfica menor de 12 km<sup>2</sup>; mientras que a una escala mayor Le Boulengé *et al.* (1996) demostraron que aún sin heterogeneidad ambiental notable dentro de un área de 150 km<sup>2</sup>, morfológicamente las poblaciones de *Ondatra zibethicus* (Castoridae) fueron significativamente diferentes. Por su parte, Lalis *et al.* (2009b) no encontraron diferencias genéticas pero sí morfológicas entre poblaciones adyacentes de *Mastomys natalensis* separados solamente por 5 km, y sugieren variaciones craneales entre poblaciones locales debidas a las diferencias ecológicas; mientras que Ledevin & Millien (2013) y Rogic *et al.* (2013) detectaron fuerte diferenciación geográfica morfológica y genética entre poblaciones del ratón de patas blancas (*Peromyscus leucopus*) dentro de un paisaje agrícola con una superficie de cerca de 630 km<sup>2</sup>.

Los resultados del presente estudio están en concordancia con las hipótesis planteadas de que poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* presentan diferencias en su conformación craneana cuando están en simpatria, comparadas con poblaciones en alopatria. Estos resultados entonces podrían manifestar posibles presiones ambientales selectivas y diferencias tróficas y en otros ejes del nicho ecológico que originarían divergencia morfológica intraespecífica. Sin embargo, serían necesarios más estudios sobre preferencias y uso tanto a nivel de microhábitat como a nivel dietas y segregación trófica, así como estudios detallados a nivel de genética molecular que den claridad hasta qué punto las diferencias intraespecíficas en la morfología están acompañadas de diferencias genéticas entre las poblaciones.

### 5.5.- Referencias.

- Abdel-Rahman, E. H.; P. J. Taylor, G. Contrafatto, J. M. Lamb, P. Bloomer & C. T. Chimimba. 2009.** Geometric craniometric analysis of sexual dimorphism and ontogenetic variation: A case study based on two geographically disparate species, *Aethomys ineptus* from southern Africa and *Arvicanthis niloticus* from Sudan (Rodentia:Muridae). *Mamm. Biol.* 74: 361–373.
- Alvarado-Serrano, D. F; L. Luna & L. Lacey. 2013.** Localized versus generalist phenotypes in a broadly distributed tropical mammal: how is intraspecific variation distributed across disparate environments? *BMC Evolutionary Biology* 13: 160 doi:10.1186/1471-2148-13-160.
- Alvarado-Serrano, D. F. 2005.** Caracterización morfométrica y distribución del género *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae) en Ecuador. Thesis. B.Sc. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Quito.
- Arnqvist, G. & T. Martensson. 1998.** Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44(1-2): 73-96.
- Asthan, K. G.; M. C. Tracy & A. de Queiroz. 2000.** Is Bergmann's rule valid for mammals? *Am. Nat.* 156: 390–415.
- Atchley, W. R. & B. K. Hall. 1991.** A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biol. Rev.* 66 : 101–157.
- Bailey, R. C. & J. Byrnes. 1990.** A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Syst. Zool.* 39:124–130.
- Barnett, A. A. 1999.** Small mammals of the Cajas Plateau, southern Ecuador: ecology and natural history. *Bull Florida Mus. Nat. Hist.* 42:161–217.
- Bookstein, F. L. 1991.** Morphometric tools for landmark data. *Geometry and biology* Cambridge University Press. New York, EE.UU.
- Busch, M.; M. R. Álvarez, E. A. Cittadino & F. O. Kravetz. 1997.** Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. *Mammalia* 61: 167–184.

- Calderón-Capote, M. C.; A. Jerez, P. Sánchez-Palomino & H. F. López-Arévalo. (2016).** Bacular morphology of seven species of high andean rodents from Colombia (Rodentia: Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 23(1): 25-37
- Caumul, R. & P. D. Polly. 2005.** Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59: 2460–2472.
- Cordeiro-Estrela, P.; M. Baylac, C. Deny & J. Marinho-Filho. 2006.** Interspecific Patterns of Skull Variation between Sympatric Brazilian Vesper Mice: Geometric Morphometric Assessment. *Journal of Mammalogy* 87: 1270–1279.
- Cordeiro-Estrela, P.; M. Baylac, C. Denys & J. Polop. 2008.** Combining geometric morphometrics and pattern recognition to identify interspecific patterns of skull variation: case study in sympatric Argentinian species of the genus *Calomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94:365–378.
- Cordero, G. A. & C. W. Epps. 2012.** From desert to rainforest: phenotypic variation in functionally important traits of bushy-tailed woodrats (*Neotoma cinerea*) across two climatic extremes. *J. Mamm. Evol.* 19: 135–153.
- Crespo, J. A. 1966.** Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas, Provincia de Buenos Aires. *Revista Museo Argentino de Ciencias e Instituto Nacional de Investigación en Ciencias Naturales, Ecología* 1:79–134.
- Cuadras, C. M. 2014.** Nuevos Métodos de Análisis Multivariante. CMC Editions Manacor 30 08023 Barcelona, España.
- Dayan, T. & D. Simberloff. 1994.** Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *American Naturalist* 143: 462–477.
- Dellafiore, C. M. & J. J. Polop. 2010.** La alimentación en los sigmodontinos de la región central de Argentina. In: Polop J. J. & M. Busch M, Eds. *Biología y Ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina. Enfoques y perspectivas.* Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba, 173–199.
- Doornik, J. A. & H. Hansen. 2008.** An Omnibus Test for Univariate and Multivariate Normality. *Oxford Bulletin of Economics and Statistics* 70 (Issue Supplement-1) s1:927–939. doi: 10.1111/j.1468-0084.2008.00537.

- Dryden, I. L. & K. V. Mardia. 1998.** Statistical shape analysis. Chichester, John Wiley and Sons.
- Dujardin, J. P. 2015.** Collecting Landmarks for Identification and Characterization (CLIC). Software libre. (Disponible en <http://www.mome-clic.com/>).
- Fadda, C. & M. Corti M. 2001.** Three-dimensional geometric morphometrics of *Arvicanthis*: implications for systematics and taxonomy. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 39:235–245.
- García, F. J. & E. Sánchez-González. 2013.** Morfometría geométrica craneal en tres especies de roedores arborícolas neotropicales (Rodentia: Cricetidae: Rhipidomys) en Venezuela. *Theria* 4:157-178. doi: 10.12933/therya-13-101.
- García, L. M. 2015.** Variabilidad Genética y Estatus Taxonómico de especies de *Thomasomys* (Rodentia, Cricetidae) en el Páramo de Chingaza, Colombia. Tesis. Magíster en Ciencias – Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Ghalambor, C. K.; R. B. Huey, P. R. Martin, J. J. Tewksbury & G. Wang. 2006.** Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integr. Comp. Biol.* 46: 5–17.
- Gómez-Laverde, M.; O. Montenegro-Díaz, H. López-Arévalo, A. Cadena & M. L. Bueno. 1997.** Karyology, morphology, and ecology of *Thomasomys laniger* and *T. niveipes* (Rodentia) in Colombia. *Journal of Mammalogy* 78(4): 1282-1289.
- Goodall, C. 1983.** The statistical analysis of growth in two dimensions. Doctoral Dissertation, Department of Statistics, Harvard University.
- Grieco, T. M. & O. T. Rizk. 2010.** Cranial shape varies along an elevation gradient in Gambel's white-footed mouse (*Peromyscus maniculatus gambelii*) in the Grinnell resurvey Yosemite transect. *J. Morphol.* 271: 897–909.
- Gutiérrez, E. E.; R. A. Boria & R. P. Anderson. 2014.** Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography* 37:741–753 doi: 10.1111/ecog.00620.
- Hall, J. P. W. 2005.** Montane speciation patterns in *Ithomiola* butterflies (Lepidoptera: Riodinidae): are they consistently moving up in the world? *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 272: 2457–66.

- Hammer, Ø. & D. A. T. Harper. 2011.** PAST: PAlaeontological STAtistics, versión 3.07. (Disponible en: [http:// folk.uio.no/ohammer/past](http://folk.uio.no/ohammer/past)).
- Hautier, L.; R. Lebrun & P. G. Cox. 2012.** Patterns of covariation in the masticatory apparatus of hystricognathous rodents: Implications for evolution and diversification. *J. Morphol.* 273: 1319–1337.
- Janzen, D. H. 1967.** Why mountain passes are higher in tropics. *Am. Nat.* 101:233–249.
- Jarrin, P. 2005.** Forma, tamaño y estructura: aspectos ecológicos, consecuencias evolutivas y ejemplos en los murciélagos ecuatorianos. *Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Revista PUCE No. 76:* 125-146
- Kendall, D. G. 1977.** The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.* 9: 428-30.
- Klingenberg, C. P. 2011.** MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357 doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x.
- Lalis, A.; A. Evin & C. Denys. 2009a.** Morphological identification of sibling species: the case of West African *Mastomys* (Rodentia: Muridae) in sympatry. *C. R. Biologies* 332: 480–488. doi:10.1016/j.crv.2008.11.004.
- Lalis, A.; M. Baylac, J. F. Cosson, R. H. Makundi, R. S. Machang'u & C. Denys. 2009b.** Cranial morphometric and fine scale genetic variability of two adjacent *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae) populations. *Acta Theriologica* 54: 171–181.
- Le Boulengé, E.; P. Legendre, C. de le Court, P. Le Boulengé-Nguyen & M. Languy. 1996.** Microgeographic morphological differentiation in muskrats. *Journal of Mammalogy* 77: 684–701.
- Ledevin, R. & V. Millien. 2013.** Congruent morphological and genetic differentiation as a signature of range expansion in a fragmented landscape. *Ecology and Evolution* 3: 4172–4182.
- Ledevin, R.; J. P. Quéré, J. R. Michaux & S. Renaud. 2012.** Can tooth differentiation help to understand species coexistence? The case of wood mice in China. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50: 315–327.
- López-Arévalo, H. F.; O. L. Montenegro-Díaz & A. Cadena. 1993.** Ecología de los pequeños mamíferos de la Reserva Biológica Carpanta, en la Cordillera Oriental

- colombiana. *Studies on Neotropical Fauna and Environment, Ecology and Systematics* 28: 193-210.
- Losos, J. & D. Mahler. 2010.** Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. In: M.A. Bell, D.J. Futuyma, W.F. Eanes, J.S. Levinton (Eds). *Evolution since Darwin: The First 150 years*. Sunderland, MA: Sinauer Assoc.
- Mardia, K. V. 1970.** Measures of multivariate skewness and kurtosis with applications. *Biometrika* 57: 519-530. doi:10.1093/biomet/57.3.519.
- Martínez, J. J. & V. Di Cola. 2011.** Geographic distribution and phenetic skull variation in two close species of *Graomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) *Zoologischer Anzeiger* 250: 175–194.
- Martínez, J. J.; V. Millien, I. Simone & J. W. Priotto. 2014.** Ecological preference between generalist and specialist rodents: spatial and environmental correlates of phenotypic variation. *Biological Journal of the Linnean Society*. doi: 10.1111/bij.12268
- McCain, C. M. & J. A. Grytnes. 2010.** Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.
- Meiri, S. & T. Dayan. 2003.** On the validity of Bergmann's rule. *J. Biogeogr.* 30:331–351.
- Millien-Parra, V. & M. Loreau. 2000.** Community composition and size structure of murid rodents in relation to the biogeography of the Japanese archipelago. *Ecography* 23: 413–423.
- Mitteroecker, P. & P. Gunz. 2009.** Advances in Geometric Morphometrics. *Evol. Biol.* 36:235–247. doi: 10.1007/s11692-009-9055-x.
- Monteiro, L. R.; J. A. Diniz-Filho, S. F dos Reis & E. D. Araújo. 2002.** Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution* 56(3): 563-72.
- Monteiro, L. R.; L. C. Duarte & S. F. dos Reis. 2003.** Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punare rat *Trichomys apereoides*. *J. Zool. (London)* 261: 47–57.
- Monteiro, L. R.; L. G. Lessa & A. S. Abe. 1999.** Ontogenic variation in skull shape of *Trichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *J. Mammal.* 80: 102–111.

- Myers, P.; B. L. Lundrigan, B. W. Gillespie & M. Zelditch. 1996.** Phenotypic plasticity in skull and dental morphology in the prairie deer mouse (*Peromyscus maniculatus bairdii*). *J. Morphol.* 229: 229–237.
- Oxnard, C. & P. O’Higgins. 2009.** Biology clearly needs Morphometrics! Does Morphometrics need Biology? *Biol. Theory* 4: 84-97.
- Panzirón, C.; G. Cerone, M. Cristaldi & G. Amori. 1994.** A method for the morphometric identification of southern Italian populations of *Apodemus (Sylvaemus)*, *Hystrix* 5: 1–16.
- Parada, A.; G. D’Elía & R. E. Palma. 2015.** The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. *BMC Evolutionary Biology* 15:172-189. doi: 10.1186/s12862-015-0440-z
- Parra, V.; M. Loreau & J. J. Jaeger. 1999.** Incisor size and community structure in rodents: two tests of the role of competition. *Acta Oecologica* 20: 93–101.
- Patterson, B. D.; D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick & V. Pacheco. 1998.** Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *J. Biogeogr.* 25: 593–607.
- Patton, J. L. & M. A. Rogers. 1983.** Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae). *Z. Säugetierkd.* 48: 363–370.
- Pergams, O. R. W. & R. C. Lacy. 2007.** Rapid morphological and genetic change in Chicago-area *Peromyscus*. *Molecular Ecology* 17: 450–463.
- Pianka, E. R. 1994.** Comparative ecology of *Varanus* in the Great Victoria Desert. *Australian Journal of Ecology* 19: 395-408.
- Polly, P. D. 2001.** On morphological clocks and paleophylo-geography: towards a time scale for *Sorex* hybrid zones. *Genetica* 112/113: 339–357.
- Quinn, G. P. & M. J. Keough. 2002.** *Experimental Design and Data Analysis for Biologists.* Cambridge University Press. 537 pp.
- Reig, O. A. 1984.** Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroídeos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Rev Bras Genética*:7: 333–365.
- Renaud, S. & J. R. Michaux. 2003.** Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *J Biogeogr* 2003, 30:1617–1628.

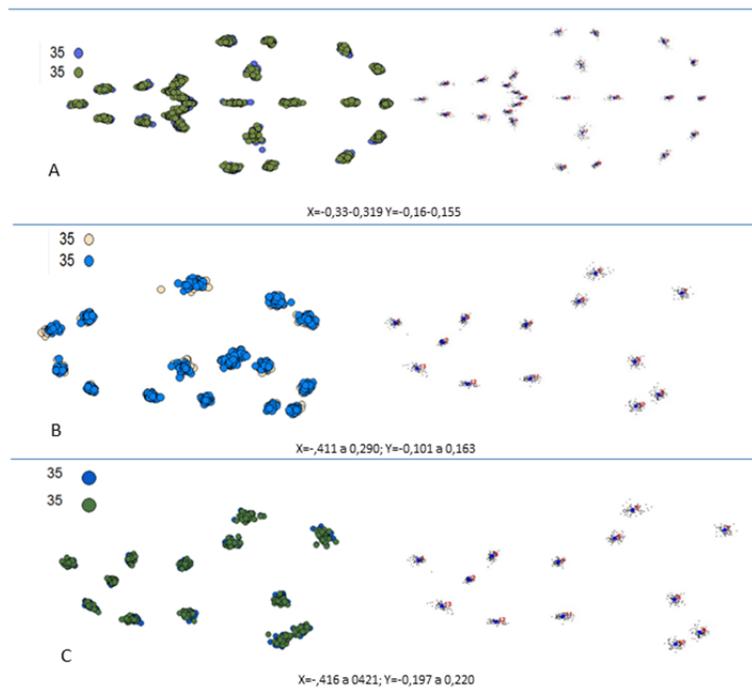
- Renaud, S.; J. R. Michaux, P. Mein, J. P. Aguilar & J. C. Auffray. 1999.** Morphometric analysis of the evolutionary of the European Miocene murine rodents, *Lethaia* 32: 61–71.
- Renaud, S.; & V. Millien. 2001.** Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 557–669.
- Rencher, A. C. 2002.** *Methods of Multivariate Analysis*. Second Edition. Wiley Series in Probability and Statistics. John Wiley & Sons, Inc Publications.
- Rivas, B. A. & O. J. Linares. 2006.** Cambios en la forma de la pata posterior entre roedores sigmodontinos según su locomoción y hábitat. *Mastozoología Neotropical* 13: 205-215.
- Rogic, A.; N. Tessier, P. Legendre, F.-J. Lapointe & V. Millien. 2013.** Genetic structure of the white-footed mouse in the context of the emergence of Lyme disease in southern Québec. *Ecology and Evolution* 3: 2075–2088.
- Rohlf, F. J. 2007.** TpsDig, program for Digitizing landmarks and outline for Geometric morphometric analyses, Version 2.04. (Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>).
- Rohlf, F. J. 2009.** TpsRegr. Ver. 1.37. Ecology and Evolution. Suny and Stony Brook. (Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>).
- Rohlf, F. J. 2010.** Relative Warp. Ver. 1.49 Ecology and Evolution. SUNY and Stony Brook. (Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>).
- Satoh, K. & F. Iwaku. 2004.** Internal architecture, origin-insertion site, and mass of jaw muscles in Old World hamsters. *J. Morphol.* 260:101–116.
- Schluter, D. 2000.** *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Sedano, R. E. & K. J. Burns. 2010.** Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *J. Biogeogr.* 37 :325–343.
- Smartt, R. A. & C. A. Lemen. 1980.** Intrapopulational morphological variation as a predictor of feeding behavior in deer mice. *Am. Nat.* 116: 891–894.

- Smith, K. K. 1993.** The form of the feeding apparatus in terrestrial vertebrates: studies of adaptation and constraint. Pp. 150–196, in: J. Hanken, B.K. Hall (Eds.), *The Skull*. University of Chicago Press, Chicago.
- Taylor, P. J.; A. Kumirai & G. Contrafatto. 2004.** Geometric morphometric analysis of adaptive cranial evolution in southern African laminate-toothed rats (Family: Muridae, Tribe: Otomyini). *Durban Mus. Novit.* 29: 110–122.
- Terborgh, J. 1970.** Distribution on environmental gradients - theory and preliminary interpretation of distributional patterns in avifauna of Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23–40.
- Thorpe, R. S. 1976.** Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biological Reviews* 51: 407-452.
- Tiboche-García, A. & M. L. Bueno. 2010.** Translocaciones robertsonianas en dos especies simpátricas del género *Thomasomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) en el Altiplano Cundiboyacense, Colombia. Pp. 27, En: Asociación Colombiana de Zoología. (ed). *Creando un clima para el cambio: La biodiversidad, servicios para la humanidad. III Congreso Colombiano de Zoología, Libro de resúmenes.* Asociación Colombiana de Zoología. (Disponible en <http://www.iiicongresocolombianodezoologia.org/> [www.aczcolombia.org](http://www.aczcolombia.org)).
- Tinker, M. T.; P. R. Guimaraes, M. Novak, F. M. D. Marquitti, J. L. Bodkin, M. Staedler, G. Bentall & J. A. Estes. 2012.** Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. *Ecol. Lett.* 15: 475–483.
- Tolliver, D. K.; J. R. Choate, D. W. Kaufman & G. A. Kaufman. 1987.** Microgeographic variation of morphometric and electrophoretic characters in *Peromyscus leucopus*. *American Midland Naturalist* 117: 420–427.
- Toro-I., M. V.; G. Manriquez & G. I. Suazo. 2010.** Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *Int. J. Morphol.* 28: 977-990.
- Van der Molen, S.; N. Martínez-Abadía & R. González-José. 2007.** Introducción a la morfometría geométrica: curso teórico práctico. Universidad de Barcelona. Barcelona, España.

- Van Valen, L. 1965.** Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.* 99: 377–390.
- Williams, S. H.; E. Peiffer & S. Ford. 2009.** Gape and bite force in the rodents *Onychomys leucogaster* and *Peromyscus maniculatus*: does jaw-muscle anatomy predict performance? *J. Morphol.* 270: 1338–1347.
- Wolf, M.; M. Friggens & J. Salazar-Bravo. 2009.** Does weather shape rodents? Climate related changes in morphology of two heteromyid species. *Naturwissenschaften* 96: 93–101.
- Yoder, J. B.; E. Clancey, S. Des Roches, J. M. Eastman, L. Gentry, W. Godsoe, T. J. Hagey, D. Jochimsen, B. P. Oswald, J. Robertson, B. A. J. Sarver, J. J. Schenk, S. F. Spear & L. J. Harmon, 2010.** Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *J. Evol. Biol.* 23: 1581–1596. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.02029.
- Yom-Tov, Y. & S. Yom-Tov. 2004.** Climatic change and body size in two species of Japanese rodents. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 263–267.
- Yom-Tov, Y. 1991.** Character displacement in the psammophile Gerbillidae of Israel. *Oikos* 60: 173–179.
- Zelditch, M.; D. L. Swiderski, H. D. Sheets & W. L. Fink. 2004.** Geometric morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academic. Boston, EE.UU.

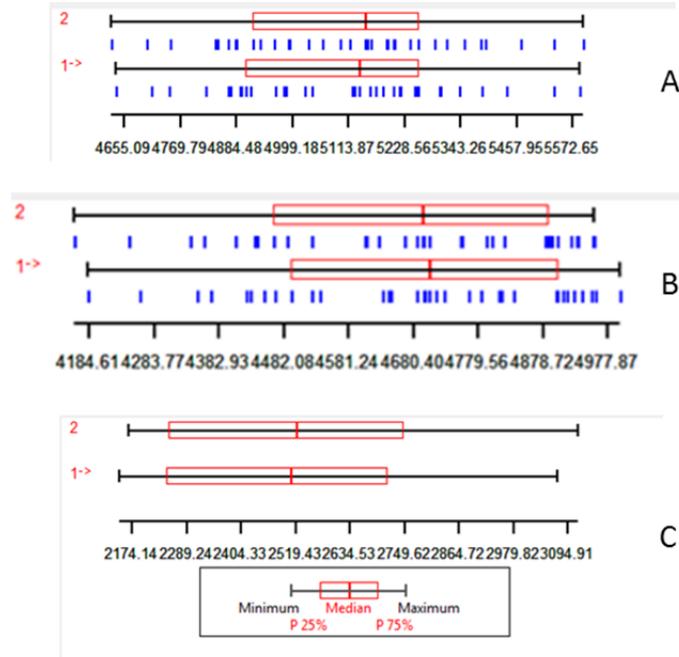
### 5.6.- Anexos.

**Anexo 5.6.1.-Repetitividad.** Para validar los análisis se realizó un análisis de repetitividad o *análisis de correlación intraclase* para dos grupos que consistió en calcular la varianza interindividual dividido por la suma de la varianza interindividual más la varianza intra-individual (Arnqvist & Martensson 1998). Este análisis se realizó comparando un archivo de una sub-muestra seleccionada aleatoriamente de 35 especímenes digitalizados previamente, con otro correspondiente a la misma sub-muestra donde se volvieron a digitalizar los landmarks. La correspondencia entre los tamaños centroides y las coordenadas alineadas de las dos sub-muestras indica la precisión de la ubicación de cada landmark. El resultado de esta análisis se muestra a través de gráficos de los rangos y la mediana de los valores de los tamaños centroides y en los cuales entre mayor sea la coincidencia entre las dos muestras mayor es la repetitividad en la digitalización de los landmarks (Fig. A). Adicionalmente la repetitividad se muestra mediante la visualización de las formas consenso de cada plano donde se sobreponen los landmarks originales y los redigitalizados, posterior a la rotación, escalamiento y traslación producto de un análisis generalizado de Procrustes, AGP (Fig. B).



**Figura A.** Localización de los landmarks de una sub-muestra original de 35 especímenes y la respectiva redigitalización en los planos A.-dorsal, B.-lateral y C.-mandibular.

Los gráficos de rangos comparativos de los valores de tamaño centroide (TC) igualmente indican buena correspondencia en la digitalización de los landmarks en los tres planos analizados (Fig. B).



**Figura B.** Rangos comparativos y mediana de los valores de los tamaños centroides TC de una muestra original de 35 especímenes y la respectiva redigitalización en los planos A.-dorsal, B.-lateral y C.-mandibular. Las barras en rojo representan el rango entre los percentiles 25 y 75, y el centro es la mediana. Se muestra el intervalo de valores entre el TC mínimo y máximo.

La sobreposición de los landmarks de la submuestra original y redigitalizada indican una aceptable precisión en la digitalización, con porcentajes de precisión total de 80 % y de 71, 85 y 83 % para los planos dorsal, lateral y mandibular, respectivamente; la repetitividad para las coordenadas *x*, *y* y de los landmarks individuales fue del 80 % (Tabla A).

**Tabla A.** Porcentaje medio de repetitividad para las coordenadas *x* y *y* de los landmarks de cada plano y porcentaje medio de repetitividad de las dos coordenadas.

Plano	Coordenadas		Media
	<i>x</i>	<i>Y</i>	
Dorsal	0,69	0,73	0,71
Lateral	0,85	0,84	0,85
Mandibular	0,85	0,82	0,83
	0,80	0,80	0,80

En general los resultados de los análisis de repetitividad se pueden considerar aceptables, pues de acuerdo con Bailey & Byrnes (1990) y Polly (2001) medidas de error de menos del 15% serían aceptables dentro del rango de variabilidad confiable para estudiar tendencias biológicas.

**Anexo 5.6.2. Pruebas de supuestos de la variable tamaño centroide (TC).** Aleatoriedad (prueba de corridas por encima y por debajo), normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov, DN) y homogeneidad de varianza (prueba de Levene, L) para el **tamaño centroide (TC)** de los planos dorsal, lateral y mandibular de las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* en los ambientes de bosque, mosaico y páramo.

Plano	Especie/ambiente	Aleatoriedad: Runs up and down		Normalidad				Homocedasticidad	
		z	P	Simetría y curtosis		Kolmogorov-Smirnov		Levene	
				g1	g2	DN	P	L	P
Dorsal	<i>T. laniger</i> /bosque	-0,37	0,71	-2,60	4,31	0,13	0,72	0,95	0,42
	<i>T. laniger</i> /mosaico			-1,37	1,09	0,14	0,89		
	<i>T. niveipes</i> /mosaico			0,40	-0,90	0,22	0,97		
	<i>T. niveipes</i> /páramo			-2,51	0,48	0,17	0,14		
Lateral	<i>T. laniger</i> /bosque	-0,04	0,97	-3,41	5,02	0,17	0,45	1,58	0,199
	<i>T. laniger</i> /mosaico			-0,57	0,99	0,16	0,82		
	<i>T. niveipes</i> /mosaico			0,20	-1,32	0,24	0,93		
	<i>T. niveipes</i> /páramo			-1,72	-0,30	0,15	0,27		
Mandibular	<i>T. laniger</i> /bosque	0,21	0,83	3,82	5,37	0,16	0,50	0,12	0,95
	<i>T. laniger</i> /mosaico			-0,81	0,28	0,14	0,89		
	<i>T. niveipes</i> /mosaico			1,06	0,64	0,25	0,92		
	<i>T. niveipes</i> /páramo			-0,91	0,01	0,10	0,81		

**Nota:** Las casillas sombreadas indican tendencias a asimetría ( $g_1$ ) y curtosis ( $g_2$ ) que por estar fuera del rango entre -2 y 2, marcarían tendencias que alejan la distribución del supuesto de normalidad.

**Anexo. 5.6.3. Prueba de supuestos de las matrices de conformación.**

Para el **plano dorsal** la asimetría multivariada de Mardia no fue significativa ( $X^2=1,94 \times 10^4$ , g.l.  $1,96 \times 10^4$ ,  $P=0,82$ ), pero aunque la curtosis multivariada fue significativa ( $z=-5,996$ ;  $P \ll 0,001$ ) la prueba de Doornik & Hansen no lo fue ( $E_p=102,4$ ;  $P=0,3076$ ). Para el **plano lateral** la asimetría multivariada de Mardia no fue significativa ( $X^2=7303$  g.l.  $7140$ ,  $P=0,08$ ). No obstante la curtosis multivariada ( $z=-2,254$ ;  $P=0,024$ ) y la normalidad global de Doornik & Hansen ( $E_p=102,1$ ;  $P=0,0047$ ) fueron significativas. **En el plano mandibular** la asimetría multivariada de Mardia fue significativa ( $\chi^2=2378$ , g.l.  $2024$ ,  $P \ll 0,001$ ), aunque no lo fue la kurtosis multivariada ( $z=0,4195$ ;  $P=0,6749$ ); mientras que la prueba de normalidad global de Doornik & Hansen fue significativa ( $E_p=75,05$ ;  $P=0,002$ ). No fue posible probar los supuestos de forma satisfactoria, especialmente la existencia de curtosis multivariada del plano dorsal y tanto la curtosis multivariada como la normalidad global de Doornik & Hansen para el plano lateral, así como normalidad multivariada para el plano mandibular. Por lo tanto, para probar la significancia de las ordenaciones y clasificaciones de las poblaciones mediante AVC o análisis de discriminante se utilizaron métodos no paramétricos basados en 1000 permutaciones de las distancias de Mahalanobis.

**Anexo 5.6.4.- Análisis de alometría.** Se realizó un análisis de alometría para los datos de cada plano estudiado para determinar si existe asociación o relación entre la variación de las formas estudiadas con su respectivo tamaño. Este análisis implica una regresión múltiple de las variables que representan la conformación (deformaciones parciales y los componentes uniformes) sobre la variable independiente que representa el tamaño (tamaño centroide TC) (Mitteroecker & Gunz 2009). Para el soporte estadístico de los análisis de alometría, se presentan los promedios de los coeficientes de correlación ( $r$ ) entre cada variable de conformación y los respectivos tamaño centroide, así como el promedio de los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de cada modelo de regresión entre las variables de la forma y la variable independiente TC. Las pruebas de significancia multivariada indican si hay o no una regresión significativa entre el tamaño y las variables de conformación. Además se presentan los resultados de la prueba generalizada de Goodall (1983) cuyo valor de P es otro indicador de significancia. Finalmente, se presentan los valores de porcentaje “no explicado” que indica el porcentaje de la variación que no es explicada por el tamaño. Los valores de las correlaciones entre el tamaño y las variables de conformación en todos los casos fueron bajos, con un promedio de  $r = 0,01$  para los planos dorsal y mandibular y de  $r = -0,02$  para el plano lateral. Las correlaciones en el plano dorsal tuvieron un valor máximo en el plano dorsal de 0,5 y en el plano mandibular de 0,56. Los modelos presentaron coeficientes de determinación  $R^2$  promedio entre 0,01 y 0,09, valores mínimos de 0,00 para todos los planos y valores máximos de 0,65 y 0,31 para los planos dorsal y mandibular, respectivamente (Tabla B).

**Tabla B.** Valores medio, máximo y mínimo de los coeficientes de correlación ( $r$ ) entre las variables de conformación y el tamaño (TC) y coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de los modelos de regresión multivariada

Vista	Estadístico	Correlación	
		$r$	$R^2$
Dorsal	Media	0,01	0,09
	Máximo	0,50	0,65
	Mínimo	-0,81	0,00
Lateral	Media	-0,02	0,01
	Máximo	0,21	0,09
	Mínimo	-0,30	0,00
Mandibular	Media	0,01	0,08
	Máximo	0,56	0,31
	Mínimo	-0,46	0,00

Los modelos de regresión múltiple entre las variables independientes de conformación y la variable dependiente de tamaño (TC) fueron significativos para el plano dorsal ( $\lambda_{\text{Wilks}}=0,10$ ;  $F_{48; 43}=8,25$ ;  $P \ll 0,001$ ) y para el plano mandibular ( $\lambda_{\text{Wilks}}=0,38$ ;  $F_{22; 68}=4,97$ ;  $P \ll 0,001$ ), pero no fue significativo para el plano lateral ( $\lambda_{\text{Wilks}}=0,63$ ;  $F_{34; 56}=0,97$ ;  $P=0,52$ ) (Tabla C).

**Tabla C.** Valores de  $\lambda$  de Wilk y pruebas de significancia multivariada de los modelos de regresión entre las variables de conformación y el tamaño para cada uno de los planos analizados.

Vista	Lambda de Wilks				
	$\lambda$	F	gl <sub>1</sub>	gl <sub>2</sub>	P
Dorsal	0,10	8,25	48	43	<<0,001
Lateral	0,63	0,97	34	56	0,5246
Mandibular	0,38	4,97	22	68	<<0,001

Como prueba complementaria de la significancia de los modelos de regresión entre las variables de conformación y el tamaño, la prueba generalizada de Goodall (1983) es consecuente con los resultados anteriores, de tal forma que igualmente indican que estos modelos de regresión fueron significativos para los planos dorsal ( $F_{48; 4320}=22,07$ ;  $P<<0,001$ ) y mandibular ( $F_{22; 1958}=8,13$ ;  $P<<0,001$ ), pero no fue significativo para el plano lateral ( $F_{34; 3020}=0,94$ ;  $P=0,5622$ ) (Tabla D).

**Tabla D.** Prueba Generalizada de Goodall (1983) y porcentaje de la variación en las variables de conformación que no es explicada por el tamaño.

Vista	F	gl <sub>1</sub>	gl <sub>2</sub>	P	Suma $d^2$ del ajuste	Porcentaje No Explicado
Dorsal	22,07	48	4320	<<0,001	0,026	80,31
Lateral	0,94	34	3026	0,5622	0,001	98,95
Mandibular	8,13	22	1958	<<0,001	0,015	91,64

No obstante, para todos los planos analizados el porcentaje de variación en las variables de conformación que no es debida al tamaño fue alto (Tabla D.) por lo cual los patrones de la variación en la conformación que diferencian a las poblaciones y las especies se pueden interpretar como independientes de la influencia del tamaño de las estructuras estudiadas.

## **CAPÍTULO 6. Composición y estructura de la vegetación de bosque, páramo y mosaico donde habitan poblaciones de *Thomasomys laniger* y *T. niveipes***

### **6.1.- Introducción**

Las tasas de diversificación entre los roedores sigmondontinos en Sur América parecen estar asociadas con la evolución en la preferencia de hábitats y con las transiciones entre tipos de vegetación o entre rangos altitudinales (Parada *et al.* 2015). En el caso particular de los hábitats de alta montaña, se ha propuesto que las tierras altas de los Andes pudieron haber promovido acumulación de especies *in situ* (Reig 1984), y que luego se dio una radiación hacia tierras bajas (Parada *et al.* 2015). En particular, las especies del género *Thomasomys* están asociadas a hábitats altoandinos, pues se distribuyen a lo largo de los Andes de Sur América, en bosques de montaña y páramo, desde los 1.200 m hasta los 4.500 m, desde los 9°N en Venezuela hasta los 18°S en el sur de Bolivia (Pacheco 2015). Dada la importancia de los ecosistemas altoandinos del norte de Sur América en la diversificación de las especies del género *Thomasomys*, es necesario examinar un poco en detalle estos ecosistemas.

Los paisajes altoandinos varían mucho de acuerdo con la vegetación, el clima, el suelo y la ubicación, entre otros factores. En el norte de Sur América, se distinguen en general las formaciones de bosques altoandinos y páramos. El páramo en Sur América corresponde a una región de vida que forma un corredor interrumpido entre la Cordillera de Mérida en Venezuela hasta la depresión de Huancabamba en el norte de Perú, con dos complejos más separados, que son la Sierra Nevada de Santa Marta y los páramos de Costa Rica, extendiéndose hasta el sur a las Jalcas Peruanas (Dinerstein *et al.* 1995). La distribución de la ecorregión de páramo cubre aproximadamente 35.000 km<sup>2</sup>, de los cuales, la mayor

extensión se encuentra en Colombia con c.a. de 14.400 km<sup>2</sup> que corresponden al 1.3 % de la superficie del país (Hofstede 2001).

En Colombia, la franja de alta montaña se ha dividido clásicamente en dos (Caldas 1951), tres (Cuatrecasas 1958) o cuatro (Cleef 1981, Rangel-Ch 2000a) franjas altitudinales, demarcadas por el recambio de vegetación característica y por la fisionomía y estructura ecológica la cual cambia haciéndose notablemente diferente entre los cinturones altitudinales. Sin embargo, existen zonas de ecotonos o mosaicos transicionales en los bordes de estas franjas, lo cual hace más difícil su diferenciación ya que en ellos se entremezclan elementos, de tal forma que constituye un continuo florístico y fisionómico.

En la alta montaña colombiana se distinguen varios tipos de vegetación entre los que se cuentan: bosques altos dominados por *Weinmannia*, *Clethra* y *Drimys*; bosques achaparrados caracterizados por especies de *Escallonia*, *Hesperomeles* y *Polylepis*; matorrales de *Diphlostegium*, *Castilleja* e *Hypericum*; pajonales con *Calamagrostis effusa* y *Calamagrostis recta*; frailejones con especies de *Espeletia*, *Espeletiopsis* y *Libanothamnus*; turberas con predominio de *Distichia*, *Oreobolus* y *Azorella*; chuscales de *Chusquea tessellata* y finalmente rosetales con especies de *Puya* y *Draba* (Rangel-Ch 2000a). A nivel florístico, en la región paramuna de Colombia se registran 118 familias, 567 géneros y 3.338 especies. La familia botánica más importante en esta región de vida es Asteraceae seguida por Orchidaceae, Poaceae, Melastomataceae y Bromeliaceae; mientras que los géneros más diversos son *Epidendrum* (Orchidaceae), *Espeletia* (Bromeliaceae), *Pleurothallis* (Orchidaceae), *Diphlostegium* (Asteraceae), *Miconia* (Melastomataceae), *Hypericum* (Hypericaceae) y *Baccharis* (Asteraceae) (Rangel-Ch *et al.* 2000).

La importancia florística de los páramos va más allá de su riqueza de especies; pues en su singularidad radica buena parte del valor agregado que lo hace un ecosistema clave. Gracias a las adaptaciones a condiciones extremas, en el páramo se encuentran muchas especies que no se encuentran en ninguna otra parte. Así, se ha calculado que c.a. del 60 % de toda la flora del páramo es endémica de este ecosistema (Hofstede 2001).

En cuanto a la fauna de mamíferos registrada en la alta montaña colombiana se encuentran 21 familias, 46 géneros y cerca de 70 especies, de las cuales 53 han sido registradas en la Cordillera Oriental (Muñoz *et al.* 2000). El orden más diverso es Rodentia con 66 especies de las cuales 46 son sigmodontinos, 23 (50 %) de los cuales se encuentran en la Cordillera Oriental (Solari *et al.* 2013). Dentro de estos últimos, el género *Thomasomys* es uno de los más diversos con 13 especies, cinco de las cuales se encuentran en la Cordillera Oriental, en algunos casos en simpatria. Es el caso de *T. laniger*, *T. niveipes* en el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza.

*Thomasomys laniger* se distribuye en las cordilleras Central y Oriental de Colombia, entre los 2.600 y 3.600 msnm (Alberico *et al.* 2000, Solari *et al.* 2013, Pacheco 2015). Por su parte, *Thomasomys niveipes* es endémica de Colombia y exclusiva de la Cordillera Oriental. Hallazgos previos (López-Arévalo & Montenegro-Díaz 1990, 1993) han mostrado diferencias en las áreas de acción y tipo de cobertura utilizada por estas dos especies. En general, se indica que *T. laniger* es más típica en las zonas cerradas con coberturas de bosque altoandino y ecotonos; mientras que *T. niveipes* ha sido reportada con mayor frecuencia en las zonas de páramo (López-Arévalo & Montenegro-Díaz 1993, este estudio, capítulo 4).

Es posible que las diferencias en el uso de las coberturas vegetales por parte de estas dos especies estén asociadas a los recursos disponibles, ofrecidos por la composición y estructura de la vegetación. En este capítulo se describe la composición florística, así como algunos aspectos estructurales generales que se puedan asociar a una posible oferta local y diferencial de recursos tróficos y de refugio en los lugares estudiados, para las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *T. niveipes* en el Parque Nacional Natural Chingaza.

## 6.2.- Métodos

**6.2.1. Área de estudio.** El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Natural Chingaza, localizado sobre la Cordillera Oriental de Colombia, entre los 4° 51' - 4° 20' N y 73° 30' - 73° 55' W. El parque tiene una extensión de 76.600 hectáreas, de las cuales la mayoría

están por encima de los 3.300 metros albergando el ecosistema de páramo (Vargas & Pedraza 2003) y de bosque altoandino en menor extensión.

En el páramo del PNN Chingaza se han registrado 534 especies de espermatófitos que representan el 16 % de la flora paramuna del país. Estas especies se distribuyen en 247 géneros y 76 familias (Rangel-Ch 2000b).

**6.2.2.- Caracterización de las unidades de muestreo.** Los muestreos para caracterizar la composición y estructura de la vegetación se realizaron entre octubre de 2013 y febrero de 2014, en las tres unidades denominadas páramo, bosque y mosaico. Estas unidades corresponden a los lugares donde se realizaron los muestreos de las poblaciones de *T. laniger* y *T. niveipes* (capítulo 4). La unidad de muestreo denominada “páramo” (Fig. 6.1) se caracteriza por ser un ambiente abierto, de pocos estratos, mantillo escaso y suelo poco consolidado, con el predominio de vegetación de porte arbustivo, arbustos dispersos y predominio de frailejonales (*Espeletia grandiflora*), chusque (*Chusquea tessellata*) y pajonales (*Calamagrostis effusa*). En esta unidad habita una población de una de las especies de estudio, *Thomasomys niveipes*.



**Figura 6.1.** Varios aspectos de la unidad de muestreo de páramo.

La unidad denominada “bosque” es un ambiente cerrado, pluriestratificado, complejo y se caracteriza por el predominio de vegetación de porte arbóreo con árboles de *Weinmannia rollottii* y *Miconia cundinamarcensis*, arbustos de *Cyathea sp.*, *Sessea corymbiflora* y *Miconia cundinamarcensis*, un estrato grueso de abundante hojarasca y mantillo, así como

un suelo bien consolidado. En esta unidad habita una población de la otra especie de estudio, *Thomasomys laniger* (Fig. 6.2).



**Figura 6.2.** Vista panorámica (izquierda); detalles del estrato arbóreo (centro) y arbustivo-sotobosque (derecha) del ambiente de **bosque**

La tercera unidad denominada “mosaico”, es un ambiente de mezcla de la vegetación de páramo y del bosque. En el estrato arbustivo de esta unidad dominan *Escallonia myrtilloides*, *Pernettya prostrata* y *Diplostephium floribundum*, con algunos sectores de *Espeletia grandiflora*, *Baccharis sp.* y *Calamagrostis effusa*; en el estrato arbóreo dominan *Weinmannia rollottii*, *Miconia ligustrina* y *Clusia multiflora*, entre otras especies (Fig. 6.3). En este ambiente de mosaico se encontraron poblaciones de las dos especies de *Thomasomys* (*T. niveipes* y *T. laniger*) objeto del presente estudio (capítulos 4 y 5).



**Figura 6.3.** Arbustos dispersos (derecha); frailejones (centro) y arbustos y árboles de la zona de ecotono bosque-páramo, de la unidad de estudio denominada **mosaico**.

La caracterización de vegetación en las parcelas de estudio de las poblaciones de roedores se efectuó mediante la estimación de la dominancia, medida como la cobertura de los individuos presentes sobre ocho líneas de muestro de 80 m de largo cada una, dispuestas de

forma paralela y separadas entre sí cada 10 m. La información se obtuvo teniendo en cuenta tres estratos: 1.- estrato rasante para plantas <1 m de altura; 2.- estrato arbustivo para plantas de 1 hasta 5 m, y 3.- estrato arbóreo para plantas > 5 m de altura. La caracterización de los estratos arbustivo y arbóreo se efectuó empleando la metodología línea-intercepto, la cual registra la presencia de los individuos en los estratos a través de la proyección de la longitud de la copa de cada individuo sobre las líneas de 80 m. Para caracterizar la cobertura del estrato rasante dentro de cada línea de muestreo se implementaron 5 cuadrantes de muestreo de 50 x 50 cm subdivididos en cuadrículas de 10 cm x 10 cm (Mostacedo & Fredericksen 2000).

Sobre las líneas y cuadrantes de muestreo se estimó la dominancia de las especies en cada uno de los estratos de la siguiente manera: 1). La dominancia de las especies presentes en los estratos arbustivo y arbóreo se estimó midiendo la intercepción de longitud total de la copa de cada una de las especies registradas sobre las líneas de 80 m, calculando la dominancia como la proporción de la copa de cada especie registrada sobre el total de especies registradas en la línea. 2). La dominancia de las especies del estrato rasante se estimó como el porcentaje de cobertura de cada especie registrada en cada uno de los cuadrantes de muestreo.

Dentro de cada unidad se recolectaron muestras de las plantas encontradas, complementadas con colecciones de especímenes fértiles en el mismo sitio de muestreo o sitios cercanos en alrededores de las unidades de muestreo. El material botánico fue identificado y depositado en el herbario del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis bajo las series de colección de los investigadores Jorge Contreras (JC) y Carlos Vargas (CAV).

**6.2.3.- Identificación taxonómica.** Las muestras se secaron y etiquetaron en el Herbario Nacional Colombiano (COL), y su identificación taxonómica se realizó mediante el uso de literatura especializada, comparación con material depositado en los herbarios del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis (JBB) y el Herbario Nacional Colombiano (COL) y la asesoría de los especialistas Diego Giraldo-Cañas (Poaceae), Edgar Linares (plantas no

vasculares) y Julio Betancur (Bromeliaceae) del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Los nombres de las especies de angiospermas se asignaron siguiendo el sistema de clasificación APG III (2009); los licofitos y helechos siguen el sistema de Christenhusz *et al.* (2011). Los nombres y la citación de autores fue asignada y corroborada usando la información de las bases de datos TROPICOS®, The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>) y la información del proyecto Flora de Bogotá.

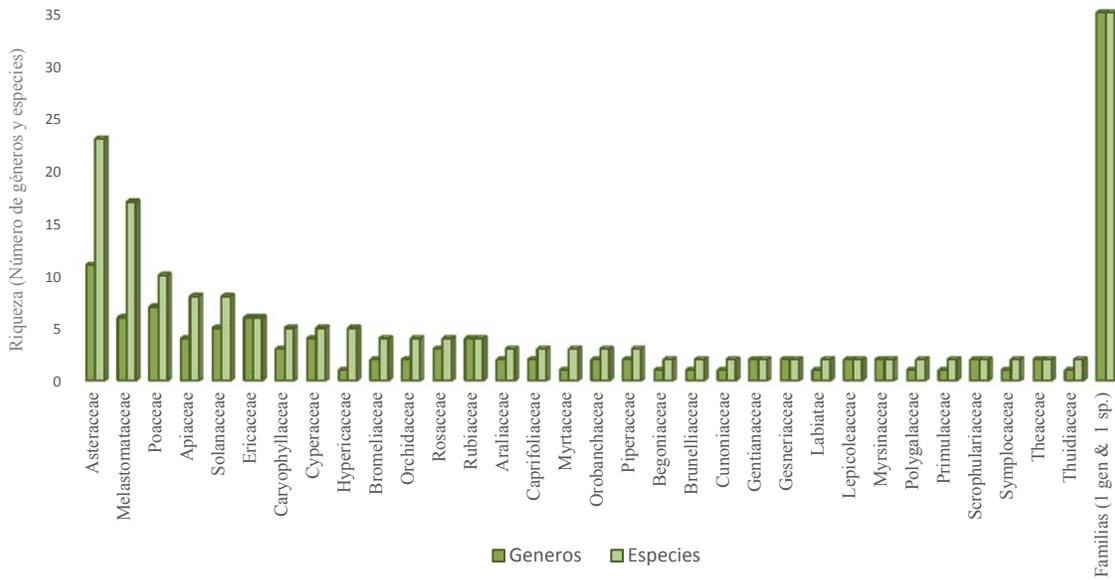
#### 6.2.4.- Análisis de datos

**Composición.** Para identificar los grupos taxonómicos representativos en el área de estudio se realizó un análisis de **diversidad** taxonómica, mediante conteos de géneros y especies al nivel de familia. Los conteos se realizaron en general para el área de estudio y de manera particular considerando los estratos rasante, arbustivo y arbóreo de cada una de las unidades o parcelas de páramo, mosaico y bosque. La **riqueza** se obtuvo mediante los valores promedio del número de especies en unidades o parcelas y en los estratos; ésta se calculó como el número de especies reportadas en cada una de las líneas de muestreo.

**Estructura.** Se describió la estructura vertical de cada unidad con base en la cobertura total de las especies en cada estrato y se utilizaron diagramas estructurales para ilustrar las diferencias entre los tres tipos de ambiente (Matteucci & Colma 1982). Finalmente se describen y tabulan las especies con mayores valores de cobertura en cada unidad.

#### 6.3.- Resultados

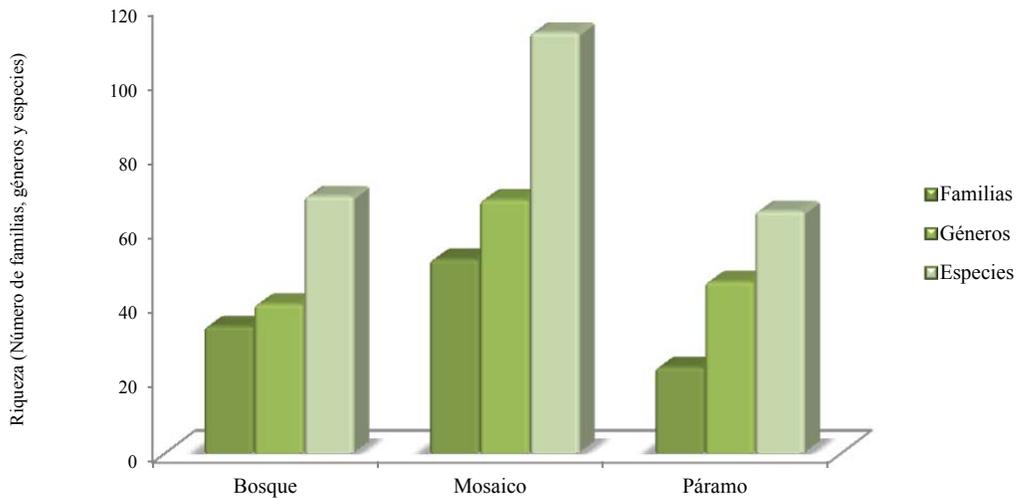
**6.3.1. Diversidad y riqueza.** En total se registraron 215 especies, 67 familias y 109 géneros (Anexo 6.1). Las familias con mayor riqueza fueron Asteraceae (22 spp.), Melastomataceae (17) y Poaceae (11) agrupando el 23 % de las especies y el 19 % de los géneros. Los géneros con mayor número de especies fueron *Miconia* (12 spp.), *Ageratina* (5) e *Hypericum* (5) con el 19 % de las especies (Fig. 6.4).



**Figura 6.4.** Distribución de la riqueza entre las familias botánicas registradas en el área de estudio

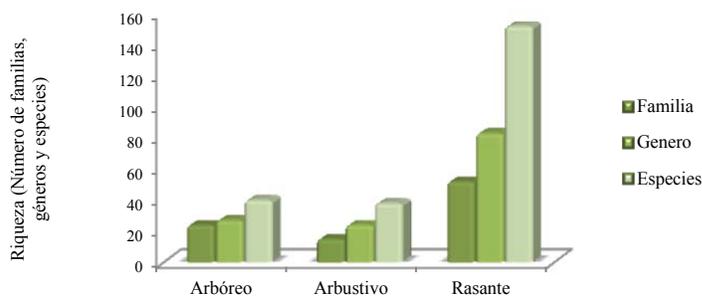
La distribución de diversidad entre las unidades de estudio mostró mayor riqueza en el **mosaico** donde fueron registradas 52 familias, 68 géneros y **113** especies, seguida del bosque (34; 40; **69**) y el páramo (23; 46; **65**). En el **mosaico** las familias con mayor número de especies fueron Asteraceae (10), Melastomataceae (10) y Poaceae (6) siendo *Miconia* (6) e *Hypericum* (4) los géneros de mayor riqueza. En esta unidad la mayor diversidad se encontró en el estrato rasante (65 especies), seguido del arbustivo (42) y el arbóreo (22).

Por su parte la unidad de **bosque** tuvo el mayor número de especies en las familias Solanaceae (5), Melastomataceae (5) y Asteraceae (4) siendo los géneros *Miconia* (4), *Oreopanax* (2), *Monnina* (2), *Hydrocotyle* (2) y *Stelis* (2) los que presentaron la mayor riqueza de especies. La mayoría de las especies se registró en el estrato rasante (39) seguido del estrato arbóreo (19) y arbustivo (17). Finalmente, en el **páramo** el mayor número de especies estuvo representada por las familias Asteraceae (11 especies), Poaceae (6) e Hypericaceae (5) siendo los géneros *Hypericum* (5) y *Puya* (3) los más diversos. Al igual que en el mosaico y el bosque, la mayor proporción de la riqueza fue registrada en el estrato rasante (50) seguido del estrato arbustivo (20) (Fig. 6.5).



**Figura 6.5.** Distribución de la riqueza taxonómica entre las unidades de estudio.

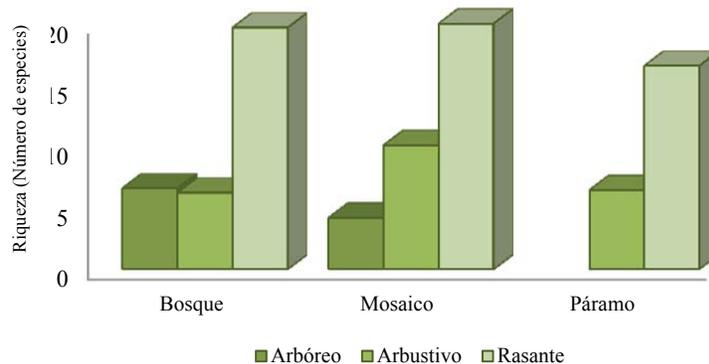
La distribución de riqueza, con base en los estratos (para toda el área de estudio) mostró que el 80 % de las especies se concentró en el estrato rasante mientras que en los estratos arbustivo y arbóreo se registró el 20 % restante (Fig. 6.6). En el estrato rasante las familias con el mayor número de especies fueron Asteraceae (13), Melastomataceae (11), Poaceae (7) y Apiaceae (7) con los géneros más representativos *Miconia* (7), *Hypericum* (5) e *Hydrocotyle* (3). En el estrato arbustivo las familias más representadas fueron Asteraceae (14), Melastomataceae (6) y Bromeliaceae (4) siendo los géneros más diversos *Miconia* (4), *Ageratina* (4), *Hypericum* (3) y *Puya* (3). En el estrato arbóreo Melastomataceae (6), Solanaceae (3) y Brunelliaceae (3) fueron las familias más diversas y los géneros *Miconia* (4) y *Myrsine* (2) los que mostraron la mayor riqueza de especies.



**Figura 6.6.** Distribución de la riqueza por estratos de vegetación.

La riqueza de especies entre unidades fue mayor en la unidad de **mosaico** (27,7 especies), seguida del bosque (27,1) y del páramo (20,2) y el estrato rasante fue donde se observó en promedio la mayor riqueza. Sin embargo, es importante anotar algunas variaciones significativas en los valores de riqueza observados entre unidades que se relacionan con los estratos establecidos para el estudio. En este sentido se observó que en el estrato arbóreo del bosque se presentó un promedio de 6,5 especies con una variación entre 5 y 9, mientras que en el mosaico el promedio de riqueza fue de 4,2 con una variación entre 0 y 12 especies, en los sectores donde hubo árboles (cerca del 40 % del área). En la unidad de páramo no se registraron individuos del estrato arbóreo.

El estrato arbustivo estuvo representado en las tres unidades de trabajo. Los mayores valores de riqueza de este estrato se observaron en el mosaico con un promedio de 10,1 especies, mientras entre el bosque y el páramo la riqueza fue similar registrando un promedio de 6,2 y 6,4 respectivamente. El estrato rasante también estuvo representado en las tres unidades de trabajo, con mayores valores de riqueza observados en el mosaico y el bosque con promedios de 20 y 19 especies respectivamente, seguido del páramo donde la riqueza promedio fue de 16,5 especies (Fig. 6.7).



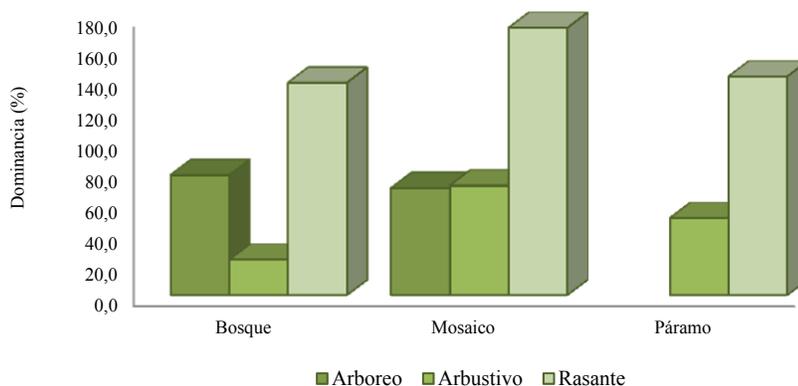
**Figura 6.7.** Variación de la riqueza de especies entre las unidades de muestreo y los estratos.

**6.3.2.- Dominancia.** La cobertura de la vegetación entre estratos mostró variaciones entre unidades (Fig. 6.8). La mayor variación se observó en el estrato arbóreo el cual solo estuvo presente en el bosque y parcialmente en el mosaico. En la unidad de bosque los valores de

cobertura en este estrato variaron entre 39,0 % y 133 % con un promedio de 77,5 %; mientras que en el mosaico la dominancia por cobertura varió entre 110 y 191 % con un promedio de 155% (valores obtenidos de los sectores del mosaico donde hubo estrato arbóreo).

Igualmente, en el estrato arbustivo y el rasante se registraron individuos en todas las unidades de evaluación. La cobertura promedio del estrato arbustivo entre unidades fue mayor en el mosaico (69 %), seguida del páramo (50 %) y el bosque (23 %). En el mosaico la cobertura del estrato arbustivo tuvo un comportamiento ascendente desde la línea inicial de evaluación (3,8 %) hacia el extremo final (113 %), mientras que en el páramo y el bosque se detectaron variaciones entre los diferentes sectores pero no se observó una tendencia definida.

Por su parte, en el estrato rasante la cobertura promedio fue mayor en mosaico (172 %) seguido del páramo (141 %) y el bosque (137 %). Este estrato presentó variaciones en los valores de cobertura entre diferentes sectores de las unidades en estudio pero no se observa una tendencia definida.



**Figura 6.8.** Variación de la dominancia por cobertura entre unidades y estratos.

La dominancia a nivel de especies mostró diferencias en composición y en acumulación de la cobertura. En el estrato rasante, el 57 % de la cobertura del mosaico, el 76 % del bosque y 79 % del páramo estuvo acumulado en 10 especies; de éstas, ninguna estuvo compartida entre el bosque y las unidades de mosaico y páramo, mientras que solamente

*Arcytophyllum nitidum* y *Pernettya prostrata* fueron comunes entre las unidades de páramo y mosaico (Tabla 6.1).

En el estrato arbustivo, el 72,5 % de la cobertura del mosaico, el 97 % del páramo y 93 % del bosque estuvo acumulado en 10 especies; y de éstas, ninguna estuvo compartida entre el bosque y las unidades de mosaico y páramo, siendo *Escallonia myrtilloides* y *Pernettya prostrata* las especies comunes entre el páramo y mosaico (Tabla 6.2).

En el estrato arbóreo, el 77,5 % de la cobertura del mosaico y el 93 % del bosque estuvo acumulado en 10 especies; de éstas, *Weinmannia rolletii*, *Clusia multiflora*, *Drimys granadensis* y *Miconia cundinamarcensis* estuvieron entre las especies dominantes en ambas unidades (Tabla 6.3).

**Tabla 6.1.** Abundancia relativa de las 10 especies con mayores valores de cobertura en el estrato **rasante** en cada una de las unidades de estudio.

<b>Dominancia estrato rasante</b>					
<b>Bosque</b>		<b>Páramo</b>		<b>Mosaico</b>	
<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa%</b>	<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa%</b>	<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa%</b>
<i>Greigia stenolepis</i>	16,6	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	19,2	<i>Pernettya prostrata</i>	12,7
<i>Poaceae sp.01</i>	16,3	<i>Pernettya prostrata</i>	17,6	<i>Porotrichum sp.</i>	9,0
<i>Nertera granadensis</i>	10,2	<i>Calamagrostis effusa</i>	13,1	<i>Breutelia sp.01</i>	6,5
<i>Hydrocotyle gunnerifolia</i>	8,5	<i>Castratella piloselloides</i>	6,6	<i>Helcho sp.01</i>	6,3
<i>Ranunculus nubigenus</i>	6,7	<i>Sphagnum sp.01</i>	5,8	<i>Uncinia sp.01</i>	4,4
<i>Salvia carnea</i>	4,6	<i>Espeletia grandiflora</i>	4,5	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	4,1
<i>Drymaria cordata</i>	4,2	<i>Lycopodium clavatum</i>	4,4	<i>Plagiochila sp.01</i>	4,0
<i>Miconia cundinamarcensis</i>	3,2	<i>Rhynchospora ruiziana</i>	4,3	<i>Agrostis perennans</i>	4,0
<i>Pilea sp.01</i>	3,2	<i>Puya sp.01</i>	2,0	<i>Hydrocotyle gunnerifolia</i>	3,3
<i>Begonia urticae</i>	2,7	<i>Halenia asclepiadea</i>	1,9	<i>Lepidozia incurvata</i>	2,9
<b>Total</b>	<b>76,2</b>	<b>Total</b>	<b>79,4</b>	<b>Total</b>	<b>57,2</b>

**Tabla 6. 2.** Dominancia relativa de las 10 especies con mayores valores de cobertura en el estrato **arbustivo** en cada una de las unidades de estudio.

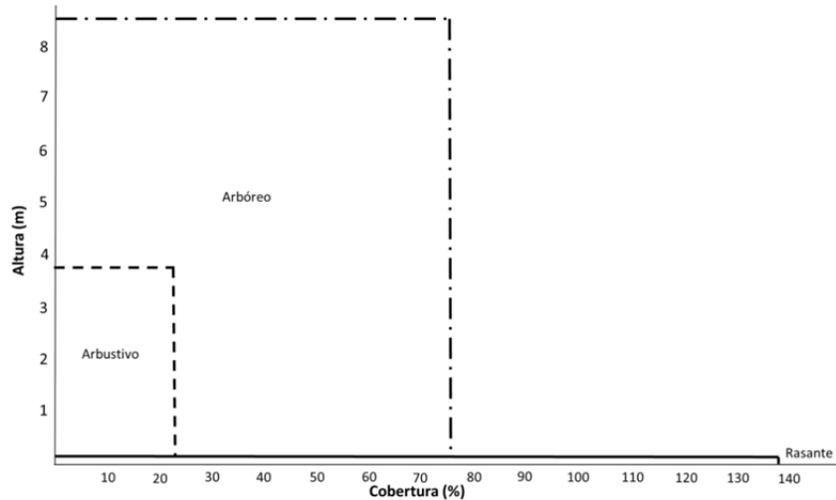
<b>Dominancia estrato arbustivo</b>					
<b>Bosque</b>		<b>Páramo</b>		<b>Mosaico</b>	
<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa %</b>	<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa %</b>	<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa %</b>
<i>Cyathea sp.01</i>	20,5	<i>Espeletia grandiflora</i>	39,2	<i>Escallonia myrtilloides</i>	12,1
<i>Sessea corymbiflora</i>	17,7	<i>Chusquea tessellata</i>	34,3	<i>Pernettya prostrata</i>	11,7
<i>Miconia cundinamarcensis</i>	10,9	<i>Aragoa abietina</i>	6,2	<i>Diplostegium floribundum</i>	10,7
<i>Weinmannia rollottii</i>	10,1	<i>Pernettya prostrata</i>	3,7	<i>Espeletia grandiflora</i>	7,5
<i>Palicourea apicata</i>	8,9	<i>Escallonia myrtilloides</i>	3,6	<i>Baccharis sp.01</i>	6,9
<i>Solanum callianthum</i>	6,7	<i>Diplostegium heterophyllum</i>	3,1	<i>Calamagrostis effusa</i>	6,6
<i>Hedyosmum parvifolium</i>	6,1	<i>Gynoxys trianae</i>	2,8	<i>Hesperomeles glabrata</i>	4,7
<i>Brunellia colombiana</i>	5,5	<i>Miconia salicifolia</i>	1,8	<i>Bucquetia glutinosa</i>	4,6
<i>Cybianthus iteoides</i>	3,4	<i>Pentacalia vaccinioides</i>	1,3	<i>Miconia ligustrina</i>	4,1
<i>Myrsine coriacea</i>	3,4	<i>Puya sp.01</i>	0,9	<i>Berberis goudotii</i>	3,5
<b>Total</b>	<b>93,3</b>	<b>Total</b>	<b>96,9</b>	<b>Total</b>	<b>72,5</b>

**Tabla 6.3.** Dominancia relativa de las 10 especies con mayores valores de cobertura en el estrato arbóreo en cada una de las unidades de estudio.

<b>Dominancia estrato arbóreo</b>			
<b>Mosaico</b>		<b>Bosque</b>	
<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa %</b>	<b>Especie</b>	<b>Dominancia relativa %</b>
<i>Weinmannia rollottii</i>	15,8	<i>Weinmannia rollottii</i>	33,0
<i>Miconia ligustrina</i>	10,1	<i>Miconia cundinamarcensis</i>	20,1
<i>Clusia multiflora</i>	8,4	<i>Sessea corymbiflora</i>	12,4
<i>Drimys granadensis</i>	7,4	<i>Hedyosmum parvifolium</i>	8,2
<i>Bucquetia glutinosa</i>	6,7	<i>Solanum callianthum</i>	3,8
<i>Miconia cundinamarcensis</i>	6,6	<i>Palicourea apicata</i>	3,7
<i>Myrsine coriacea</i>	6,1	<i>Brunellia colombiana</i>	3,3
<i>Diplostegium floribundum</i>	6,0	<i>Cyathea sp.01</i>	3,0
<i>Viburnum triphyllum</i>	5,3	<i>Clusia multiflora</i>	2,9
<i>Miconia sp.2</i>	4,8	<i>Drimys granadensis</i>	2,7
<b>Total</b>	<b>77,5</b>	<b>Total</b>	<b>92,8</b>

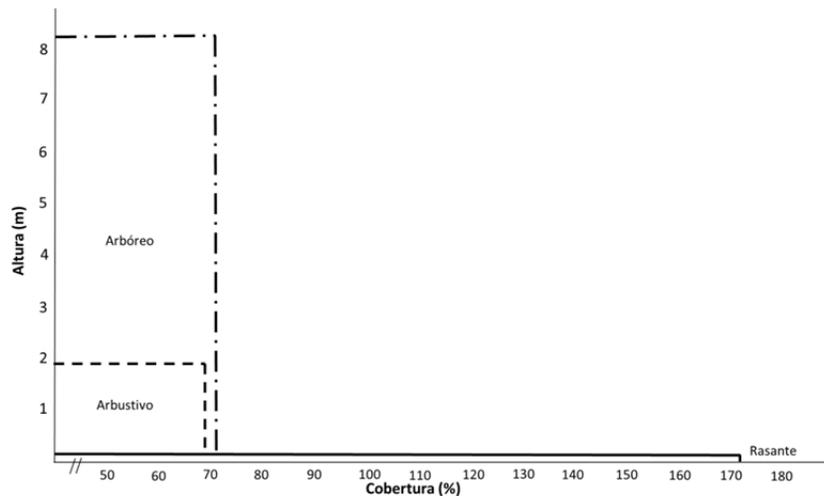
**6.3.3.- Estructura.** La relación entre el porcentaje de cobertura (dominancia) y la altura promedio de los individuos varió notablemente entre las unidades y entre los estratos. En la

unidad de **bosque** se encontró la mayor cobertura representada por el estrato rasante, el cual tuvo la menor altura, mientras que el estrato arbóreo presentó un porcentaje de cobertura intermedia y la mayor altura, y finalmente el estrato arbustivo tuvo el menor porcentaje de cobertura y una altura intermedia. Lo anterior, es acorde con la estructura típica de un bosque alto andino (Fig.6.9).



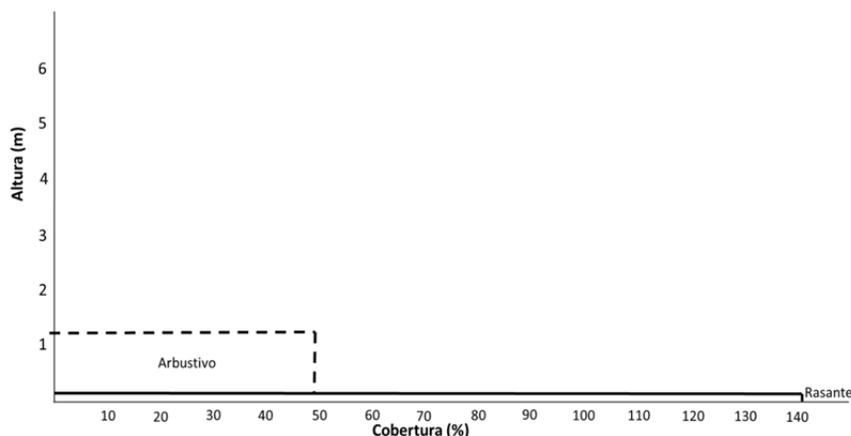
**Figura 6.9.** Diagrama estructural de la unidad de **bosque**.

Para la unidad de mosaico el diagrama estructural es similar al encontrado en el bosque, ya que el estrato rasante sigue siendo el de mayor porcentaje de cobertura, mientras que entre los estrato arbóreo y arbustivo se presentan coberturas similares, aunque sus alturas son notoriamente diferentes (Fig. 6.10).



**Figura 6.10.** Diagrama estructural del **mosaico**.

Aunque en la estructura de la unidad de páramo no existe un estrato arbóreo, al igual que en las unidades de bosque y mosaico, el estrato rasante sigue siendo el que presenta mayor porcentaje de cobertura, mientras que el arbustivo disminuye en altura. Esta es la estructura típica del ecosistema de páramo (Fig. 6.11).



**Figura 6.11.** Diagrama estructural del páramo.

#### 6.4.- Discusión

**Composición y dominancia.** Las familias Asteraceae, Melastomatáceae y Poaceae fueron las de mayor riqueza en el área de estudio. Este patrón general está acorde con lo comúnmente reportado en los ecosistemas altoandinos colombianos (Rangel-Ch 2000a; Rangel-Ch *et al.* 2008) y en los páramos (Sklenar *et al.* 2005).

La fisionomía de la unidad de páramo en donde en el estrato rasante dominan *Arcythohyllum nitidum*, *Pernettya prostrata* y *Calamagrostis effusa* y en el estrato arbustivo dominan *Espeletia grandiflora* y *Chusquea tesellata*, también está acorde con lo reportado para comunidades vegetales de los páramos de la cordillera Oriental (Rangel-Ch 2000a, Rangel-Ch *et al.* 2008).

La composición de especies en las unidades de vegetación estudiadas mostró diferencias considerables entre si. Esta condición genera una heterogeneidad en los recursos

potencialmente utilizables por las especies de *Thomasomys* encontradas en cada unidad de vegetación. Estos recursos pueden ser principalmente de alimentación o de refugio.

De acuerdo a lo reportado por López-Arévalo & Montenegro-Díaz (1990, 1993), la dieta de las especies de *Thomasomys* en la reserva Carpanta (actualmente parte integral del PNN Chingaza) indican que estos roedores pueden ser frugívoros, o insectívoros-folívoros, según la disponibilidad de los recursos y la época climática. Dentro de los recursos de alimentación, cada unidad de vegetación tiene una oferta diversa que incluye frutos y semillas, así como gran cantidad de insectos asociados a la vegetación. Sin embargo, la disponibilidad y la accesibilidad pueden variar entre unidades.

Interpretando la oferta de alimento basada en la composición de plantas en cada unidad, se puede asumir que existe una mayor disponibilidad de frutos y semillas en los estratos rasantes de la unidad de páramo y del mosaico, unidades donde la oferta de frutos es permanente, aunque concentrada en unas pocas especies. Tal es el caso de *Pernettya prostrata* (Ericaceae) la cual mantiene una oferta continua de frutos tipo baya, junto a otras especies con este mismo tipo de fruto en las unidades mencionadas tales como *Miconia chionophila* (Melastomataceae) y *Nertera granadensis* (Rubiaceae) aunque estas especies presentan una provisión de frutos menos abundante y frecuente. En los estratos superiores la presencia de especies de las familias Ericaceae y Melastomataceae, en especial las especies del género *Miconia* también ofrecen frutos carnosos tipo baya ampliamente consumidos por la fauna y que potencialmente pueden ser utilizadas por las especies de *Thomasomys* cuando los frutos alcancen el suelo. De hecho, se conoce que *T. laniger* consume este tipo de frutos en el bosque y el ecotono con el páramo (López-Arévalo *et al.* 1993). Así mismo, se ha encontrado que bayas de *Gaultheria* spp. hacen parte también de la dieta de *Thomasomys* (Sahler *et al.* 2015).

A pesar de que el bosque y el mosaico son las unidades con mayor riqueza, el número de especies con oferta de frutos es menor que en el páramo. En el estrato rasante del bosque solo *Nertera granadensis* ofrece frutos carnosos tipo baya; sin embargo, a pesar de ser una de las especies más abundantes en este estrato la oferta de frutos no fue alta en el momento

del muestreo y no fue constante (*Obs. pers.*). De acuerdo con lo anterior, se podría inferir que en el bosque la oferta de alimento más importante podría estar en los insectos, los cuales pueden estar presentes en el mantillo y el suelo del bosque, en los árboles caídos y en las cortezas. Adicionalmente, en el estrato rasante del bosque algunas especies de bromelias que acumulan agua entre sus hojas son refugio de gran cantidad de insectos; sin embargo este recurso sería ocasional y estaría disponible solo cuando estas plantas caen al suelo del bosque por la caída de árboles donde viven como epifitas.

La hojarasca y el mantillo del suelo son otra fuente de alimento para las especies de *Thomasomys* debido a que atraen abundantes insectos. Algunas especies como los frailejones, elementos dominantes en la unidad de páramo, albergan gran cantidad de insectos en la necromasa adherida al tallo, así como en los tallos caídos. Adicionalmente otros microhabitats preferenciales para la artropofauna lo constituyen los sustratos florales de macollas y bambusoides, así como los tapetes de criptógamas (Amat-García & Vargas-Ríos 1991, Bonilla-Gómez 2005). Estos recursos estarían disponibles para las especies del páramo como *T. niveipes*. Es necesario, en un estudio futuro, contrastar las dietas de las dos especies de *Thomasomys* simultáneamente en los tres ambientes (bosque, páramo y mosaico) para entender hasta donde hay una segregación en el tipo de alimento consumido por estas dos especies.

**Estructura.** La principal diferencia en la estructura estuvo en la fisionomía de la vegetación dada por la altura de las diferentes especies vegetales propias de cada unidad. La unidad de bosque presenta un dosel continuo compuesto por árboles de hasta 15 m permitiendo una mayor heterogeneidad ambiental debida a la presencia de un estrato arbóreo, arbustivo y rasante. En contraste, en la unidad de páramo la comunidad vegetal está constituida por especies que no superan los dos metros de altura y solo presenta un estrato arbustivo abierto y un estrato rasante. Por su parte, la unidad de mosaico presentó un estado intermedio entre el bosque y el páramo al presentar parte de su área caracterizada por una fisionomía de bosque y la otra por una fisionomía arbustiva y rasante característica del páramo.

Estas diferencias fisionómicas entre unidades podrían tener relación con factores como la estabilidad climática, la protección potencial a la depredación, así como la disponibilidad de lugares de anidación para las especies de *Thomasomys* en el área.

Teniendo en cuenta que la alta montaña tropical está sujeta a marcadas variaciones de sus parámetros climáticos y que este factor tiene alta influencia biológica (Guhl 1982, Sklenar *et al.* 2005) es posible que la influencia del microclima pueda tener diferentes expresiones relacionadas o condicionadas con el tipo de vegetación. En tal sentido, el dosel cerrado del bosque puede generar una disminución en los niveles de radiación que alcanzaría a llegar a los estratos inferiores, a la vez que disminuye el efecto desecante de los vientos de la alta montaña tropical y por ende se mantenga estable la temperatura en estos ambientes. Lo anterior contrasta con los ambientes abiertos como el páramo donde se observa alta variación de los parámetros climáticos (Rangel-Ch 2000a). La temperatura, por ejemplo, puede variar entre el punto de congelación (0 °C) o inferior y los 30 °C en un lapso de 24 horas (Azócar & Monasterio 1980, Guhl 1982). Esta variación diaria genera ciclos de congelación, calentamiento y aumento de la radiación solar, que ha generado adaptaciones en la vegetación (Monasterio & Sarmiento 1991). Es de esperar por lo tanto, que existan diferencias a nivel de microclima entre el bosque y el páramo, y que estas diferencias influyan el uso del hábitat de las especies de roedores que habitan estos ambientes. Por otra parte, la vulnerabilidad potencial a la depredación podría ser menor en el interior del bosque debido a la protección provista por la vegetación cerrada, en contraste con las características de vegetación abierta propia del páramo.

En cuanto a la oferta de refugio y teniendo en cuenta que la actividad de las especies de *Thomasomys* se desarrolla preferencialmente en el estrato rasante de la vegetación (Pérez-Torres & Correa 1997) es de esperar que los lugares para anidación se presenten en este estrato. En tal sentido los recursos potencialmente utilizables difieren entre unidades, pues en el bosque el estrato rasante ofrece posibles sitios de refugio en la base de árboles y arbustos, muchos de los cuales presentan cavidades (Brito *et al.* 2012). En el bosque también es más frecuente encontrar troncos de árboles caídos y en algunos casos en las ramificaciones de árboles en pie donde se forman cavidades potencialmente utilizables

como lugares de refugio. El páramo, por su parte, ofrecería como refugios potenciales otras estructuras constituidas por matorrales densos de chusque y frailejonales los cuales han sido reportados por Valbuena (1995) como lugares donde la actividad de *T. niveipes* es frecuente. El mosaico presenta ambos tipos de recursos aunque su uso dependerá de la preferencia de microhábitats, así como la posible competencia entra las dos especies de *Thomasomys* presentes. En otras palabras, los tipos de refugios difieren entre el bosque y el páramo y es posible que en parte la segregación ecológica de las dos especies de *Thomasomys* estudiadas también se vea reflejada en el uso de refugios. Estos aspectos, sin embargo, requieren de mayor estudio.

En conclusión, los ambientes de bosque altoandino y páramo en el Parque Nacional Natural Chingaza exhiben diferencias claras en composición y estructura. Es posible que exista un alto recambio de especies entre el bosque y el páramo y un cambio grande en formas de vida. Además, el bosque muestra mayor riqueza florística y más estratos que el páramo. El mosaico es un ambiente similar a un ecotono, en el cual hay elementos tanto de bosque como de páramo. Estas diferencias entre los tres ambientes generan distintos recursos alimenticios y de refugio a los roedores que allí habitan y posiblemente han influido en la separación ecológica de las especies. El mosaico, donde se mezclan estos dos tipos de vegetación, puede ofrecer condiciones intermedias en la oferta de alimento y refugio a los roedores y posiblemente alberga a especies de roedores tanto de páramo como de bosque.

## 6.5.- Referencias

- Alberico, M.; A. Cadena, J. Hernández-Camacho & Y. Muñoz-Saba. 2000.** Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1(1):43-75.
- Amat-García, G. & O. Vargas-Ríos. 1991.** Caracterización de microhábitats de la artropofauna en páramos del Parque Nacional Natural Chingaza Cundinamarca, Colombia. *Caldasia* 16(79): 539-550.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) III. 2009.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.

- Azócar, A. & M. Monasterio. 1980.** Estudio de la variabilidad meso y micro climática en el Páramo de Mucubají. En: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 225-262.
- Brito, J., W. R. Teska & R. Ojala-Barbour. 2012.** Descripción del nido de dos especies de *Thomasomys* (Cricetidae) en un bosque alto-andino en Ecuador. *Therya* 3(2): 263-268.
- Bonilla-Gómez, M. A. (Ed.). 2005.** Estrategias adaptativas de plantas de páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia – Facultad de Ciencias – Departamento de Biología.
- Caldas, F. J. 1951.** Memorias sobre la nivelación de las plantas que se cultivan en la vecindad del Ecuador. *Rev. Acad. Colom. Ci. Exact.* 8: 168-172.
- Christenhusz, M.; X. C. Zhang & H. Schneider. 2011.** A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* 19: 7–54. Guhl, E. (1982). *Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá*. Jardín Botánico "José Celestino Mutis".
- Cleef, A. M. 1981.** The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae* 61: 320 pp.
- Cuatrecasas, J. 1958.** Aspectos de la Vegetación natural en Colombia. *Rev. Acad. Colom. Ci. Exact.* 10 (40): 221-268.
- Dinerstein, E.; D. M. Olsen, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder & G. Ledec. 1995.** A Conservation assesment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. World Bank, WWF. Washington D. C., USA.
- Guhl, E. 1982.** Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá. Jardín Botánico "José Celestino Mutis". 127 pp.
- Hofstede, R. 2001.** Los páramos andinos; su diversidad, sus habitantes, sus problemas y sus perspectivas. Un breve diagnóstico regional del estado de conservación de los páramos. Pp: 1062-1089. En: Ange-Jaramillo, C., C. Castaño-Uribe, F. Arjona-Hincapié, J. V. Rodríguez y C. L. Durán. 2002. Congreso Mundial de Páramos Memorias Tomo I y II. Ministerio del Medio Ambiente, Corporación Autónoma de Cundinamarca (CAR), Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), Conservación Internacional-Colombia.

- López-Arévalo, H. & O. L. Montenegro-Díaz. 1990.** Aspectos de la ecología y biología de pequeños mamíferos en una zona de bosque altoandino y páramo de la Reserva Biológica Carpanta. Tesis de Pregrado. Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá.
- López-Arévalo, H. & O. L. Montenegro-Díaz. 1993.** Mamíferos no voladores de Carpanta. Pp: 166-187. En: Andrade, German I. (Ed.). Carpanta: Selva Nublada y Páramo. Fundación Natura Colombia.
- Matteucci, D. S. & A. Colma. 1982.** Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 168p.
- Monasterio, M. & L. Sarmiento. 1991.** Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution* 6(12): 387-91.
- Mostacedo, B. & Fredericksen, T. 2000.** Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz, Bolivia.
- Muñoz, Y.; A. Cadena & J. O. Rangel-Ch. 2000.** Mamíferos. En: Rangel-Ch. J. O (Ed.). Colombia Diversidad Biótica III: La Región de Vida Paramuna. Universidad Nacional de Colombia – Facultad de Ciencias – Instituto de Ciencias Naturales.
- Pacheco, V. 2015.** Genus *Thomasomys*. In: Patton J. L, Pardiñas U. F. J, D’Elía G (eds.) *Mammals of South America – Volume 2, Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago 617–683.
- Parada, A.; G. D’Elía & R. E. Palma. 2015.** The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical Sigmodontine rodents. *BMC Evolutionary Biology* 15:172. doi: 10.1186/s12862-015-0440-z
- Pérez-Torres, J. & J. E. Correa 1997.** Anotaciones sobre los lagomorpha y rodentia del Parque Nacional Natural Chingaza (III). *Universitas Scientiarum. Revista de la Facultad de Ciencias* 4(1): 31-50.
- Rangel, J. O.; O. Rivera-Díaz & M. Cleef. 2008.** Flora vascular del macizo de Sumapaz. In: Van der Hammen. 2008. *Estudios de ecosistemas Tropandinos. Volumen 7. La cordillera Oriental Colombiana. Transecto Sumapaz. Ecoandes*. J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin. Stuttgart. 1009 p.

- Rangel-Ch, J. O. 2000a.** La región paramuna y franja aledaña en Colombia. Pp: 1-23. En: Rangel-Ch. J. O (Ed.). Colombia Diversidad Biótica III: La Región de Vida Paramuna. Universidad Nacional de Colombia – Facultad de Ciencias – Instituto de Ciencias Naturales.
- Rangel-Ch., J. O. 2000b.** Catálogo Florístico de los Macizos de Chingaza y Sumapaz. Pp: 563-598. En: Rangel-Ch. J. O (Ed.). Colombia Diversidad Biótica III: La Región de Vida Paramuna. Universidad Nacional de Colombia – Facultad de Ciencias – Instituto de Ciencias Naturales.
- Rangel-Ch., J. O., J. L. Fernández, M. Celis & J. Sarmiento. 2000.** Espermatófitos. Pp: 129-378. En: Rangel-Ch. J. O (Ed.). Colombia Diversidad Biótica III: La Región de Vida Paramuna. Universidad Nacional de Colombia – Facultad de Ciencias – Instituto de Ciencias Naturales.
- Reig, O. A. 1984.** Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroídeos suramericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Rev Bras Genética* 7: 333–365.
- Sahler, C. T.; K. Cervantes, V. Pacheco, E. Salas, D. Paredes & A. Alonso. 2015.** Diet of a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of Mammalogy* 96(5): 1071–1080. doi:10.1093/jmammal/gyv112
- Sklenar, P.; J. L. Luteyn, C. Ulloa Ulloa, P. M. Jorgensen, & M. O. Dillon. 2005.** Flora genérica de los páramos: Guía ilustrada de las plantas vasculares. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, 92.
- Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J., Defler, T., Ramírez-Chaves, H., Trujillo, F. 2013.** Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20(2): 301-365.
- Vargas, R. O & P. Pedraza. 2003.** El parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Unidad de de Parques Nacionales, Acueducto de Bogotá. 226 pp.
- Valbuena, M. S. 1995.** Comunidades de pequeños mamíferos y preferencia de hábitat en el parque nacional natural Chingaza (Cordillera Oriental, Colombia). Tesis de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 86 pp.

6.6 Anexos

**Anexo 6.1. Listado de las especies identificadas en el área de estudio.** El cuadro muestra la presencia de las especies por unidad y estrato.

Familia	Género	Especie	Bosque			Mosaico			Páramo	
			Arbóreo	Arbustivo	Rasante	Arbóreo	Arbustivo	Rasante	Arbustivo	Rasante
Alstroemeriaceae	Bomarea	<i>Bomarea sp.01</i>						x		
Apiaceae	Eryngium	<i>Eryngium humboldtii</i> F. Delaroché					x		x	x
Apiaceae	Hydrocotyle	<i>Hydrocotyle bonplandii</i> A. Rich.			x					x
Apiaceae	Hydrocotyle	<i>Hydrocotyle gunnerifolia</i> Wedd.			x			x		
Apiaceae	Hydrocotyle	<i>Hydrocotyle minutifolia</i> Rose						x		x
Apiaceae	Niphogeton	<i>Niphogeton glaucescens</i> (Kunth) J.F. Macbr.								x
Araceae	Anthurium	<i>Anthurium sp.01</i>			x			x		
Araliaceae	Oreopanax	<i>Oreopanax bogotensis</i> Cuatrec.	X	x		x				
Araliaceae	Oreopanax	<i>Oreopanax sp.01</i>		x						
Asteraceae	Ageratina	<i>Ageratina fastigiata</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.					x			
Asteraceae	Ageratina	<i>Ageratina glyptophlebia</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.							x	
Asteraceae	Ageratina	<i>Ageratina tinifolia</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.					x			
Asteraceae	Ageratina	<i>Ageratina vacciniaefolia</i> (Benth.) R.M. King & H. Rob.							x	
Asteraceae	Baccharis	<i>Baccharis tricuneata</i> (L. f.) Pers.							x	
Asteraceae	Diplostephium	<i>Diplostephium floribundum</i> (Benth.) Wedd.				x	x			
Asteraceae	Diplostephium	<i>Diplostephium heterophyllum</i> Cuatrec.							x	
Asteraceae	Diplostephium	<i>Diplostephium phyllicoides</i> (Kunth) Wedd.								x
Asteraceae	Espeletia	<i>Espeletia argentea</i> Bonpl.					x	x		
Asteraceae	Espeletia	<i>Espeletia grandiflora</i> Bonpl.					x	x	x	x
Asteraceae	Gynoxys	<i>Gynoxys trianae</i> Hieron.						x	x	
Asteraceae	Jungia	<i>Jungia coarctata</i> Hieron.			x					
Asteraceae	Laestadia	<i>Laestadia muscicola</i> Wedd.								x
Asteraceae	Pentacalia	<i>Pentacalia nitida</i> (Kunth) Cuatrec.					x			x
Asteraceae	Pentacalia	<i>Pentacalia vaccinioides</i> (Kunth) Cuatrec.							x	x
Asteraceae	Ageratina	<i>Ageratina sp.01</i>			x					
Asteraceae	Baccharis	<i>Baccharis sp.01</i>					x			x
Bartramiaceae	Breutelia	<i>Breutelia sp.01</i>						x		
Begoniaceae	Begonia	<i>Begonia urticae</i> L. f.			x			x		
Berberidaceae	Berberis	<i>Berberis goudotii</i> Triana & Planch. ex Wedd.					x	x		
Bromeliaceae	Greigia	<i>Greigia stenolepis</i> L.B. Sm.			x		x	x		x
Bromeliaceae	Puya	<i>Puya sp.01</i>							x	x
Bromeliaceae	Puya	<i>Puya sp.02</i>							x	
Bromeliaceae	Puya	<i>Puya sp.03</i>							x	
Brunelliaceae	Brunellia	<i>Brunellia colombiana</i> Cuatrec.	X	x						
Brunelliaceae	Brunellia	<i>Brunellia Ruiz &amp; Pav.</i>				x				
Brunelliaceae	Brunellia	<i>Brunellia sp.1</i>				x				
Bryaceae	Rhodobryum	<i>Rhodobryum grandifolium</i> (Taylor) Schimp.						x		
Buddlejaceae	Buddleja	<i>Buddleja bullata</i> Kunth		x		x				
Caprifoliaceae	Viburnum	<i>Viburnum triphyllum</i> Benth.				x	x			
Caprifoliaceae	Valeriana	<i>Valeriana sp.01</i>								x
Caryophyllaceae	Drymaria	<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex Schult.			x					
Caryophyllaceae	Stellaria	<i>Stellaria sp.</i>						x		

Familia	Género	Especie	Bosque			Mosaico			Páramo	
			Arbóreo	Arbustivo	Rasante	Arbóreo	Arbustivo	Rasante	Arbustivo	Rasante
Clusiaceae	Clusia	<i>Clusia multiflora</i> Kunth	X		x	x	x			
Coriariaceae	Coriaria	<i>Coriaria ruscifolia</i> L.			x					
Cunoniaceae	Weinmannia	<i>Weinmannia rollottii</i> Killip	X	x	x	x	x			
Cyatheaceae	Cyathea	<i>Cyathea sp.01</i>	X	x						
Cyperaceae	Oreobolus	<i>Oreobolus goeppingeri</i> Suess.							x	
Cyperaceae	Rhynchospora	<i>Rhynchospora ruiziana</i> Boeckeler					x		x	
Cyperaceae	Uncinia	<i>Uncinia sp.01</i>						x		
Equisetaceae	Equisetum	<i>Equisetum bogotense</i> Kunth			x					
Ericaceae	Disterigma	<i>Disterigma empetrifolium</i> (Kunth) Drude							x	
Ericaceae	Gaultheria	<i>Gaultheria anastomosans</i> (L. f.) Kunth					x	x	x	
Ericaceae	Pernettya	<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.					x	x	x	
Ericaceae	Thibaudia	<i>Thibaudia floribunda</i> Kunth			x					
Ericaceae	Vaccinium	<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth					x	x		
Eriocaulaceae	Paepalanthus	<i>Paepalanthus karstenii</i> Ruhland						x	x	
Escalloniaceae	Escallonia	<i>Escallonia myrtilloides</i> L. f.				x	x		x	
Euphorbiaceae	Dysopsis	<i>Dysopsis glechomoides</i> (A. Rich.) Müll. Arg.						x		
Gentianaceae	Gentianella	<i>Gentianella corymbosa</i> (Kunth) Weaver & Ruedenberg							x	
Gentianaceae	Halenia	<i>Halenia asclepiadea</i> (Kunth) G. Don							x	
Geraniaceae	Geranium	<i>Geranium sibbaldioides</i> Benth.						x	x	
Gesneriaceae	Alloplectus	<i>Alloplectus hispidus</i> (Kunth) Mart.			x					
Hypericaceae	Hypericum	<i>Hypericum goyanesii</i> Cuatrec.					x	x	x	
Hypericaceae	Hypericum	<i>Hypericum humboldtianum</i> Steud.						x	x	
Hypericaceae	Hypericum	<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth					x	x	x	
Hypericaceae	Hypericum	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.							x	
Hypericaceae	Hypericum	<i>Hypericum strictum</i> Kunth					x	x	x	
Iridaceae	Orthrosanthus	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i> (Kunth) Baker					x		x	
Juncaceae	Juncus	<i>Juncus sp.01</i>						x		
Labiatae	Salvia	<i>Salvia carnea</i> Kunth			x					
Labiatae	Salvia	<i>Salvia sp.01</i>						x		
Lauraceae	Ocotea	<i>Ocotea guianensis</i> Aubl.	x	x			x			
Lepicoleaceae	Bazzania	<i>Bazzania sp.01</i>						x		
Lepicoleaceae	Lepicolea	<i>Lepicolea pruinosa</i> (Taylor) Spruce						x		
Lepidozia	Lepidozia	<i>Lepidozia incurvata</i> Lindenb.						x		
Loranthaceae	Gaiadendron	<i>Gaiadendron punctatum</i> (Ruiz & Pav.) G. Don				x				
Lycopodiaceae	Lycopodium	<i>Lycopodium clavatum</i> L.							x	
Melastomataceae	Brachyotum	<i>Brachyotum strigosum</i> (L. f.) Triana						x		
Melastomataceae	Bucquetia	<i>Bucquetia glutinosa</i> (L. f.) DC.				x	x	x		
Melastomataceae	Castratella	<i>Castratella piloselloides</i> Naudin						x	x	
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia chionophila</i> Naudin						x		
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia cundinamarcensis</i> Wurdack	x	x	x	x		x		
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia elaeoides</i> Naudin		x	x	x	x	x		
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia ligustrina</i> (Sm.) Triana				x	x	x		
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia salicifolia</i> Naudin							x	
Melastomataceae	Monochaetum	<i>Monochaetum glanduliferum</i> Triana			x					
Melastomataceae	Tibouchina	<i>Tibouchina lepidota</i> (Bonpl.) Baill.				x	x			
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia sp.01</i>			x					
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia sp.03</i>						x		
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia sp.04</i>			x					

Familia	Género	Especie	Bosque			Mosaico			Páramo	
			Arbóreo	Arbustivo	Rasante	Arbóreo	Arbustivo	Rasante	Arbustivo	Rasante
Melastomataceae	Miconia	<i>Miconia sp.2</i>				x				
Myrsinaceae	Cybianthus	<i>Cybianthus iteoides (Benth.) G. Agostini</i>	x	x	x					
Myrsinaceae	Myrsine	<i>Myrsine coriacea (Sw.) R. Br. ex Roem. &amp; Schult.</i>	x	x		x	x	x		
Neckeraceae	Porotrichum	<i>Porotrichum sp.</i>						x		
Orchidaceae	Elleanthus	<i>Elleanthus ensatus (Lindl.) Rchb. f.</i>						x		
Orchidaceae	Stelis	<i>Stelis sp.02</i>			x					
Orchidaceae	Stelis	<i>Stelis sp.03</i>			x					
Orobanchaceae	Bartsia	<i>Bartsia laniflora Benth.</i>								x
Orobanchaceae	Bartsia	<i>Bartsia ramosa Molau</i>								x
Orobanchaceae	Castilleja	<i>Castilleja fissifolia L. f.</i>								x
Oxalidaceae	Oxalis	<i>Oxalis medicaginea Kunth</i>			x			x		
Piperaceae	Peperomia	<i>Peperomia sp.02</i>						x		
Piperaceae	Peperomia	<i>Peperomia sp.23</i>			x					
Piperaceae	Peperomia	<i>Peperomia sp.01</i>			x					
Plagioclilaceae	Plagiochila	<i>Plagiochila sp.01</i>						x		
Poaceae	Agrostis	<i>Agrostis perennans (Walter) Tuck.</i>						x		
Poaceae	Calamagrostis	<i>Calamagrostis effusa (Kunth) Steud.</i>					x	x		x
Poaceae	Chusquea	<i>Chusquea tessellata Munro</i>					x	x	x	x
Poaceae	Chusquea	<i>Chusquea sp.01</i>					x			
Poaceae	Cortaderia	<i>Cortaderia sp.01</i>								x
Poaceae	Digitaria	<i>Digitaria sp.01</i>								x
Poaceae	Paspalum	<i>Paspalum sp.01</i>						x		x
Polygalaceae	Monnina	<i>Monnina sp.1</i>	x							
Polygalaceae	Monnina	<i>Monnina sp.2</i>	x							
Primulaceae	Myrsine	<i>Myrsine dependens (Ruiz &amp; Pav.) Spreng.</i>				x	x			
Ranunculaceae	Ranunculus	<i>Ranunculus nubigenus Kunth ex DC.</i>			x			x		
Rosaceae	Hesperomeles	<i>Hesperomeles glabrata Kunth</i>				x	x		x	
Rosaceae	Rubus	<i>Rubus acanthophyllos Focke</i>						x		x
Rosaceae	Rubus	<i>Rubus nubigenus Kunth</i>			x			x		
Rosaceae	Lachemilla	<i>Lachemilla sp.01</i>								x
Rubiaceae	Arcytophyllum	<i>Arcytophyllum nitidum (Kunth) Schltdl.</i>					x	x	x	x
Rubiaceae	Nertera	<i>Nertera granadensis (Mutis ex L. f.) Druce</i>			x					x
Rubiaceae	Palicourea	<i>Palicourea apicata Kunth</i>	x	x		x				
Scapaniaceae	Scapania	<i>Scapania portoricensis Hampe &amp; Gottsche</i>						x		
Scrophulariaceae	Aragoa	<i>Aragoa abietina Kunth</i>					x	x	x	x
Solanaceae	Acnistus	<i>Acnistus arborescens (L.) Schltdl.</i>	x	x						
Solanaceae	Sesseea	<i>Sesseea corymbiflora Goudot ex R. Taylor &amp; R. Phillips</i>	x	x			x			
Solanaceae	Solanum	<i>Solanum callianthum C.V. Morton</i>	x	x	x					
Solanaceae	Cestrum	<i>Cestrum sp.34</i>								x
Solanaceae	Cestrum	<i>Cestrum sp.35</i>			x					
Sphagnaceae	Sphagnum	<i>Sphagnum sp.01</i>								x
Symplocaceae	Symplocos	<i>Symplocos flosfragrans Chaparro</i>	x	x						
Symplocaceae	Symplocos	<i>Symplocos theiformis (L. f.) Oken</i>					x	x	x	
Theaceae	Ternstroemia	<i>Ternstroemia meridionalis Mutis ex L. f.</i>	x							
Thuidiaceae	Thuidium	<i>Thuidium sp.01</i>						x		
Urticaceae	Pilea	<i>Pilea sp.01</i>			x			x		
Winteraceae	Drimys	<i>Drimys granadensis L. f.</i>	x			x	x	x		

## Anexo General

Se presenta una relación y el respectivo resumen correspondiente a ocho productos académicos que se desarrollaron de forma paralela o complementaria a la tesis, o que fueron apoyados durante el desarrollo de la investigación principal. Estos productos corresponden a una tesis o trabajo de grado de pregrado, una tesis de grado de Maestría, tres ponencias en congreso, un artículo ya publicado en revista científica y dos manuscritos sometidos para publicación en revista científica.

**A.- Calderón-C., M.C. 2014.** Distribución Espacial y Área de Acción de individuos de *Microryzomys minutus* y *Akodon bogotensis* en Áreas de Bosque y Páramo del P.N.N. Chingaza (Cordillera Oriental Colombiana). Trabajo de Grado, Carrera de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

**RESUMEN.** Dos especies de roedores altoandinos: *A. bogotensis* y *M. minutus* se estudiaron en tres tipos de vegetación en el PNN Chingaza durante cinco meses (2013). Se analizaron patrones de distribución, área de acción, grado de superposición inter e intraespecífico y variables de microhábitat. El área de acción se calculó con el mínimo polígono convexo, el centro de actividad y el método normal bivariado. Se encontró que las dos especies presentan un patrón agregado. La superposición de *M. minutus* fue mayor sobre *A. bogotensis* posiblemente por su mayor tamaño poblacional. No se encontraron diferencias entre el área de acción de las dos especies ni en entre sexos. En el ecotono el área de acción de las dos especies se vio reducida comparada con el tamaño de las áreas de acción en el bosque y en el páramo. Las diferencias encontradas a nivel de microhábitat en los tres tipos de vegetación se relacionan con coberturas cercanas al suelo.

**B.- Calderón-Capote, M.C.; H.F. López-Arevalo & P. Sánchez Palomino. 2014.** Distribución Espacial y Área de Acción de *Microryzomys minutus* y *Neomicroxus bogotensis* en Ambientes de Bosque y Páramo, PNN Chingaza. Ponencia Oral. IV Congreso de Zoología. Cartagena, Colombia.

**RESUMEN.** Poblaciones de dos especies de roedores altoandinos: *Neomicroxus bogotensis* y *Microryzomys minutus* se estudiaron en tres tipos de vegetación (bosque, páramo y ecotono) en el PNN Chingaza durante cinco meses en el 2013. Se analizaron patrones de distribución espacial, área de acción, y grado de superposición inter e intraespecífico, y se interpretaron en función de variables de microhábitat. El área de acción se calculó con el mínimo polígono convexo, el centro de actividad y el método normal bivariado. Se encontró que las poblaciones de las dos especies presentan un patrón de distribución agregado. La superposición de *M. minutus* fue mayor sobre *N. bogotensis* posiblemente por su mayor tamaño poblacional. No se encontraron diferencias en el área de acción entre especies ni entre sexos, sin embargo *M. minutus* tiende a tener áreas más grandes. La mayor área estimada fue para *M. minutus* en el bosque (1058.5 m<sup>2</sup>) y la menor área fue para la misma especie en el ecotono (346.6 m<sup>2</sup>). En el ecotono el tamaño del área de acción de las dos especies fue menor que en el bosque y en el páramo. Las diferencias encontradas a nivel de microhábitat en los tres tipos de vegetación se relacionan con coberturas cercanas al suelo. Los resultados muestran que el área de acción de las poblaciones de las dos especies varía de acuerdo al hábitat; sin embargo son necesarios estudios que evalúen detalladamente la disponibilidad de recursos para entender la dinámica de sus áreas.

**C.- Calderón-Capote, M.C.; A. Jerez , P. Sánchez-Palomino y H. F. López-Arevalo. 2014.** En roedores altoandinos, la forma sí que importa: consideraciones sobre el báculo. Ponencia Oral. IV Congreso de Zoología. Cartagena. Simposio sobre Aspectos Estructurales y Morfofuncionales en Vertebrados e Invertebrados en Colombia.

**RESUMEN.** El báculo es una estructura ósea ubicada en el interior del pene, y morfológicamente es uno de los huesos más diversos en los mamíferos. En roedores la morfología del báculo ha tenido gran importancia en sistemática, y para las especies de roedores de Colombia no existen descripciones donde se incluya el báculo como un carácter diagnóstico. El objetivo de este trabajo es describir la morfología del báculo en los roedores sigmodontinos altoandinos *Thomasomys laniger*, *T. niveipes*, *T. aureus*, *Chilomys instans*, *Microryzomys minutus* y *Neomicroxus (Akodon) bogotensis*. Todos los individuos fueron colectados en el Parque Natural Chingaza (Fómeque, Cundinamarca), en los meses de julio a noviembre de 2013. Los báculos de individuos adultos fueron transparentados y doblemente coloreados con azul de alcian y alizarina. Se encontró que todas las especies muestran una morfología particular en el báculo, el cual está constituido por una base ancha y un proceso delgado, acompañado de un cartílago con forma de tridente. Las tres especies de *Thomasomys* presentan diferencias morfológicas en el báculo; esta diferencia es muy relevante para *T. laniger* y *T. niveipes*, ya que su estatus taxonómico ha sido muy discutido debido a su similitud morfológica. En el caso de *T. aureus* se encontró que la población de Chingaza presenta un báculo diferente al descrito en poblaciones de Cuzco (Perú); esto evidencia el problema que presenta *T. aureus* a nivel taxonómico, ya que se considera un complejo de especies debido a su amplia distribución. El báculo de *N. bogotensis* presenta una morfología diferente a la descrita para otras especies del género *Akodon*, ya que su base es menos ancha, sin procesos laterales definidos y el proceso distal es menos robusto. Por lo tanto, la morfología del báculo probablemente apoyaría el nuevo arreglo propuesto para esta especie, la cual ha tenido un estatus taxonómico controversial. Por último, se describe la morfología del báculo para las especies *C. instans* y *M. minutus*. En conclusión, a nivel específico el báculo refleja diferencias morfológicas, y por lo tanto es un carácter útil en estudios taxonómicos y sistemáticos. Aunque los resultados sugieren una relación entre el tamaño del animal con el tamaño del báculo, son necesarios estudios más rigurosos para confirmar esta hipótesis. Finalmente, teniendo en cuenta que el báculo probablemente está relacionado con mecanismos de

selección sexual y aislamiento reproductivo, los roedores sigmodontinos altoandinos son un modelo interesante para estudios de biología reproductiva y comportamental.

D.- **Calderón-Capote, M.C.; A. Jerez, P. Sánchez-Palomino & H. F. López-Arévalo.** 2016. Bacular morphology of seven species of high andean rodents from Colombia (Rodentia: Sigmodontinae). *Mastozoologia Neotropical* 23(1):25-37.

**ABSTRACT.** We describe and compare the bacular morphology of the high Andean rodents *Thomasomys laniger*, *T. niveipes*, *T. princeps*, *Chilomys instans*, *Microroryzomys minutus* and *Neomicroxus bogotensis* distributed in Chingaza National Natural Park in the Colombian Cordillera Oriental. We also describe the baculum of *Thomasomys aureus* from two localities from the Cordillera Central. Our analyses used 16 penises from adult specimens, which were cleared and double stained with alizarin and alcian blue. Each of the seven species exhibited a tridigitate complex-penis with clear bacular morphological differences among them. Within the genus *Thomasomys*, bacula of *T. aureus* and *T. princeps* were substantially different, especially in the size and the shape of the base. Likewise, *T. laniger* showed marked differences in comparison to *T. niveipes*, contrasting with the latter by an expanded head and digits of the trident of similar size. The baculum of *C. instans* was similar to those of *Thomasomys*, with its wide base and distally expanded head. Both *M. minutus* together with *N. bogotensis* had the smallest bacula studied. The baculum of *M. minutus* has a wide and flat base and that of *N. bogotensis* is slender with a narrow and shallow base; neither set of attributes was seen in the other species analyzed. The differences found within these species led us to conclude that bacular morphology holds great potential to understand both taxonomic boundaries as well as evolutionary trends among sigmodontine rodents.

**RESUMEN. Morfología del báculo de siete especies de roedores altoandinos de Colombia (Rodentia: Sigmodontinae).** El presente trabajo describe y compara la morfología del báculo de los roedores altoandinos *Thomasomys laniger*, *T. niveipes*, *T. princeps*, *Chilomys instans*, *Microroryzomys minutus* y *Neomicroxus bogotensis* distribuidos en la Cordillera Oriental colombiana dentro del Parque Natural Nacional

Chingaza. Adicionalmente, describimos y analizamos el báculo de *Thomasomys aureus* en dos localidades de la Cordillera Central colombiana. Se diafanizaron 16 penes de individuos adultos con alcian-blue y alizarina para un análisis detallado. Nuestros resultados mostraron que las siete especies exhibieron diferencias morfológicas presentando un báculo complejo con tres dígitos. Dentro del género *Thomasomys*, las especies *T. aureus* y *T. princeps* mostraron una gran diferenciación en sus báculos de acuerdo al tamaño y a la forma de la base. Así mismo, la especie *T. laniger* presentó diferencias marcadas con *T. niveipes* como una cabeza ensanchada y los dígitos del tridente de tamaño similar, condiciones opuestas a las de *T. niveipes*. El báculo de *C. instans* presentó similitudes morfológicas con los del género *Thomasomys*, con una base ancha y una cabeza ensanchada. Por otra parte, *M. minutus* y *N. bogotensis* presentaron los báculos de menor tamaño. El báculo de *M. minutus* tiene una base amplia y plana, y el de *N. bogotensis* es delgado con una base angosta y poco profunda; ninguno de estos conjuntos de atributos fue observado en las demás especies estudiadas. Finalmente, las diferencias encontradas en estas especies nos permiten concluir que la morfología del báculo presenta un gran potencial para entender tanto límites taxonómicos como tendencias evolutivas entre los roedores sigmodontinos.

**E.- García Loaiza, L. & L. F. García Pinzón. 2014. Variabilidad Genética y Estatus Taxonómico de Especies de *Thomasomys* (Rodentia: Cricetidae) en el Páramo de Chingaza, Colombia. Ponencia Oral IV Congreso de Zoología. Cartagena, Colombia**

**RESUMEN.** El conocimiento de las relaciones evolutivas con base en caracteres morfológicos principalmente, no ha permitido tener un panorama filogenético claro tanto para las especies del género *Thomasomys*, como para otros géneros y tribus de la subfamilia Sigmodontinae. En las zonas altas de la cordillera Oriental colombiana se presume habitan tres especies en simpatria: *T. aureus*, *T. laniger* y *T. niveipes*. Éstas presentan similitudes morfológicas y difieren localmente en algunos aspectos ecológicos; no obstante, a nivel genético se desconocen sus niveles de variabilidad inter e intraespecífico al igual que su grado de relación filogenética. Tampoco se

conocen los tiempos de divergencia de las especies. En este trabajo se utilizaron secuencias del gen mitocondrial Citocromo B (CitB) y el gen nuclear IRBP, ambos han demostrado ser informativos a nivel de especie en distintos grupos de mamíferos. Se utilizaron muestras de tejido hepático de las tres presuntas especies colectadas en campo y se obtuvieron secuencias de muestras de piel de la colección de mamíferos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. También se incluyeron otros géneros y especies de las tribus de la familia Sigmodontinae y disponibles en Genbank para los análisis filogenéticos. Las topologías resultantes y basadas en tres métodos de reconstrucción distintos: máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (MV) e inferencia bayesiana (IB), son consistentes en soportar la monofilia del género *Thomasomys*. Adicionalmente los análisis muestran tres clusters bien soportados como entidades taxonómicas distintas; soportes de bootstrap en análisis de MP y MV son superiores a 80%, y valores de probabilidad a posteriori con IB  $\geq 0.95$ , sugiriendo así la existencia de tres especies distintas de *Thomasomys* en el páramo de Chingaza. Tiempos de divergencia calculados son consistentes con patrones biogeográficos recientes. Estos datos son un aporte al conocimiento de la variabilidad genética de especies de alta montaña y a patrones de diversificación de las especies de la tribu Thomasomyini dentro de la subfamilia Sigmodontinae. Aunque, según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), la categoría de amenaza para las especies de estudio es de Preocupación Menor, se espera que la información derivada sea útil en la planificación y desarrollo de medidas de conservación de las mismas y de su hábitat.

**F.- García-Loaiza, L.M. 2015.** Variabilidad Genética y Estatus Taxonómico de Especies de *Thomasomys* (Rodentia: Cricetidae) en el Páramo de Chingaza, Colombia. Tesis presentada como requisito parcial para optar por el título de Magíster en Ciencias–Biología.

**RESUMEN.** El páramo de Chingaza, localizado en las zonas altas de la cordillera Oriental colombiana, alberga a tres especies que han evolucionado en simpatria: *T. aureus*, *T. laniger* y *T. niveipes*. Éstas difieren morfológicamente, a nivel cariológico y además, se han planteado diferencias en algunos aspectos ecológicos. Sin embargo,

a nivel genético se desconocen sus niveles de variabilidad inter e intraespecífica y sus relaciones filogenéticas. Las ventajas informativas que proveen las moléculas de ADN mitocondrial y nuclear en los estudios evolutivos permitieron determinar las diferencias que a nivel genético existen entre estas especies. Adicionalmente, mediante la calibración del reloj molecular para el grupo, fue posible estimar los tiempos de divergencia, lo cual permitió discutir un contexto evolutivo y biogeográfico, de cuando éstas se originaron y su grado de relación filogenética con otras especies de la tribu y de la subfamilia. En este trabajo se utilizaron secuencias de los genes Citocromo b e IRBP, obtenidas a partir de tejido hepático de las tres especies recolectadas en campo y de muestras de piel de la colección de mamíferos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. También se incluyeron secuencias de otros géneros y especies de las tribus de la familia Sigmodontinae, disponibles en Genbank. Las relaciones filogenéticas fueron reconstruidas bajo los criterios de Máxima Parsimonia (MP), Máxima Verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB). Los resultados son consistentes en soportar la monofilia de la subfamilia Sigmodontinae, de sus tribus y en particular, del género *Thomasomys*. Aunque Citocromo b, mostró ser más homoplásico que IRBP, fue el único en recuperar con mayor resolución las relaciones evolutivas entre las especies del páramo de Chingaza, que permitieron evidenciar la existencia de tres especies distintas, con soportes de bootstrap en análisis de MP y MV superiores a 80%, y valores de probabilidad a posteriori con IB  $\geq 0.95$ . Los tiempos de divergencia estimados en la subfamilia, son consistentes con la hipótesis que indica que el ancestro de este grupo ya existía en Sudamérica, antes del establecimiento del Istmo de Panamá. El ancestro común más reciente entre *T. laniger* y *T. niveipes*, data del Pleistoceno (2 m.a. aprox.), tiempo en que se dieron diversos cambios paisajísticos que determinaron el aislamiento reproductivo entre estas especies. Se ha planteado que existe diferenciación ecológica al interior de las poblaciones de ambas especies; los datos de distancia genética y podrían suponer una primera base de esta potencial divergencia poblacional en *T. laniger*, mas no en *T. niveipes*, en la cual posible que estos procesos aún no se evidencien dado que es una especie relativamente joven, que aún puede estar siendo moldeada evolutivamente. Estos datos constituyen un aporte

al entendimiento de los procesos que han delimitado la diversificación y especiación simpátrica en ambientes de alta montaña, y al conocimiento de la variabilidad en especies de la tribu Thomasomyini.

**G.- Sánchez-Palomino, P.; O.L. Montenegro-Díaz & E.Mesa-González. 2017.** Anestesia de pequeños mamíferos sigmodontinos en condiciones de campo. Manuscrito sometido a la revista Acta Biológica Colombiana.

**RESUMEN.** Evaluamos el uso del éter dietílico como anestésico inhalatorio en especies de roedores silvestres de la subfamilia Sigmodontinae (Cricetidae) para facilitar la manipulación de los individuos en campo. El objetivo de este trabajo fue establecer las diferencias en los tiempos de inducción y tiempos de recuperación de la anestesia entre especies, sexos y tipos de ambientes. Para ello, 289 individuos pertenecientes a seis especies fueron anestesiados con éter dietílico, utilizando una cámara de inducción. El tiempo de inducción fue diferente entre las especies *Microryzomys minutus* ( $49,33 \pm 27,62$  s), *Neomicroxus bogotensis* ( $50,63 \pm 23,45$  s), *Thomasomys laniger* ( $61,55 \pm 29,90$  s) y *Thomasomys niveipes* ( $62,30 \pm 26,71$  s) ( $F= 9,36$ , g.l.=3,  $p < 0,05$ ). De la misma forma, el tiempo de recuperación de la anestesia fue diferente entre las especies *Microryzomys minutus* ( $85,84 \pm 47,97$  s), *Neomicroxus bogotensis* ( $85,68 \pm 60,69$  s), *Thomasomys laniger* ( $127,03 \pm 113,94$  s) y *Thomasomys niveipes* ( $107,95 \pm 77,17$  s) ( $H= 9,59$ ,  $p= 0,022$ ). No encontramos diferencia en el tiempo de inducción y tiempo de recuperación de la anestesia entre machos y hembras, ni entre tres tipos de ambientes. La mortalidad total fue de 4,5%. No se observaron en los individuos anestesiados secreciones mucosas, vómito o complicaciones cardíacas o respiratorias. Los individuos fueron recapturados en varias ocasiones y no se evidenció alteraciones en su comportamiento o aspecto físico que indicara una afectación por la anestesia o la manipulación producto de las capturas anteriores. La anestesia inhalatoria con éter dietílico puede ser una opción rápida para anestesiarse pequeños roedores como los sigmodontinos cuando se requiera realizar procedimientos cortos en campo como tomar medidas corporales y colocar

microimplantes para su identificación. Sin embargo, no se recomienda el uso de éter dietílico para procedimientos de larga duración.

**H- Sánchez-Palomino, P.; O.L. Montenegro-Díaz & E.Mesa-González. 2017. Pequeños mamíferos del Parque Nacional Natural Chingaza, Cordillera Oriental colombiana.**

Manuscrito listo para ser sometido a la revista Caldasia.

**RESUMEN.** Se presenta la información de 13 especies de pequeños mamíferos de los órdenes Rodentia (69.23%), Carnivora (15.38 %), Paucituberculata (7.69%) y Soricomorpha (7.69%) registrados en el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza entre enero de 2013 y febrero de 2014. Se destaca la presencia de dos especies exclusivas de la Cordillera Oriental: la musaraña *Cryptotis thomasi* y el ratón patiblanco *Thomasomys niveipes*. Se incluyen medidas morfométricas de cada especie, así como una síntesis sobre aspectos de la distribución geográfica, biología y ecología de cada especie, basados en la revisión bibliográfica y en las investigaciones previas realizadas sobre pequeños mamíferos en el PNN Chingaza. Los resultados se discuten en términos de la diversidad y de la importancia de los ambientes de páramo y bosque del parque como fuentes de conocimiento nuevos sobre formas, mecanismos y patrones de biodiversidad de los mamíferos, y en particular de los roedores, en los ecosistemas de las altas montañas de Los Andes, así como lugares de conservación de roedores sigmodontinos, los cuales generalmente pasan desapercibidos, pero que constituyen un importante componente de la biodiversidad tropical.