



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Taxonomía y distribución del género de roedores andinos: *Nephelomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) en Colombia

Catalina Cárdenas González

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Bogotá, D.C, Colombia

2017

Taxonomía y distribución del género de roedores andinos: *Nephelomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) en Colombia

Catalina Cárdenas González

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias - Biología

Director:

Doctor Hugo Fernando López Arévalo

Codirector:

Ph.D., Paul Bloor

Grupo de Investigación:

Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Bogotá, D.C., Colombia

2017

*A mis padres, todo mi amor y agradecimiento
por todo lo que me han enseñado*

*A mis amigos del alma que me han
acompañado ahora y siempre en este camino*

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional de Colombia, a la Facultad de Ciencias, al Departamento de Biología, al Instituto de Ciencias Naturales y al Instituto de Genética.

Agradezco al Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre y al Grupo de Mastozoología de la Universidad Nacional de Colombia.

Agradezco al profesor Hugo Fernando López Arévalo, quien además de ser mi director de tesis, ha sido un apoyo incondicional en lo académico y lo personal.

Agradezco a mi codirector Paul Bloor, quien me abrió las puertas del laboratorio y me permitió realizar los análisis a nivel molecular.

Agradezco al doctor Alexandre Percequillo por aclarar dudas y facilitar medidas de los especímenes de su tesis de doctorado.

Agradezco a Nicolás Tinoco por compartir literatura e información sobre los resultados del género en Ecuador.

Agradezco al programa de estímulos a la investigación *Thomas van der Hammen* del Jardín Botánico José Celestino Mutis de Bogotá que otorgó financiación a esta investigación

Agradezco a los curadores y estudiantes de cada una de las colecciones biológicas visitadas que colaboraron y permitieron examinar los especímenes depositados en cada una de estas: Santiago Burneo y Angela Camacho de la Sección de Mastozoología del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M), el profesor Jhon Jairo Calderón Leyton y el estudiante John Tulcan de la Colección

Zoológica PSO-Z No. 041 de la Universidad de Nariño, la profesora Pilar Rivas Pava y al estudiante Deiby Malfitano del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), el profesor Oscar Murillo de la Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV), el profesor Sergio Solari de la Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia (CTUA) y el profesor Hugo Fernando López Arévalo de la Colección de Mamíferos “Alberto Cadena García” del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.

Agradezco a Carolina Ibañez y a Sebastian Arciniegas quienes me enseñaron muchísimas cosas en el laboratorio del Instituto de Genética.

Agradezco a Heidi Pérez Moreno por todas las enseñanzas en el modelamiento de nicho y a Maria Claudia Franco por la colaboración en el recorte de las capas para los análisis de modelamiento de nicho ecológico.

Agradezco al profesor Pedro Sánchez Palomino, a Rafael Moreno y a Miguel Rodríguez por su asesoría en los análisis estadísticos.

A Juan Manuel Martínez y su familia por su hospitalidad durante mi visita a Medellín, y a Jhon Jairo Calderón Leyton y su familia por brindarme alojamiento durante mi visita a Pasto.

Agradezco a mi amigo Miguel E. Rodríguez-Posada por su apoyo, paciencia, valiosos comentarios y sugerencias y los datos de especímenes y muestras de tejido para los análisis moleculares.

Agradezco a mis amigos del Laboratorio de Mamíferos Darwin Morales Martínez y Camila Calderón Capote por todo el apoyo y ánimo a lo largo de esta tesis, y a Camilo Fernández Rodríguez por facilitar datos de un espécimen recolectado por él.

Agradezco a mis padres por el ánimo y apoyo brindado durante este tiempo.

Resumen

La Cordillera de Los Andes tuvo un papel decisivo en la diversificación de los roedores sigmodontinos, los más diversos del Neotrópico, produciendo el aislamiento de poblaciones en zonas altas y bajas por cambios en el clima y el origen de ecosistemas como páramos y selvas subandinas entre el Mioceno y el Pleistoceno. Un ejemplo de esta alta diversificación en este grupo de roedores y la deficiencia en el conocimiento taxonómico es el género *Oryzomys* (tribu Oryzomyini), el cual a partir se reevaluaron los grupos morfológicos y geográficos, y se produjo la descripción de diez géneros nuevos en el año 2006. Entre los géneros nuevos descritos, se encuentra el género *Nephelomys*, el cual se distribuye en bosques de zonas altas de Los Andes de Suramérica desde Colombia hasta Bolivia, y en Centroamérica, en Panamá y Costa Rica. Actualmente, el género contiene 13 especies, varias de estas consideradas sinonimias de *Nephelomys albigularis* (Tomes, 1860) especie tipo del género restringida para Ecuador. Para Colombia se reportan cuatro especies: *Nephelomys childi* (Thomas, 1895), *Nephelomys maculiventer* (J. A. Allen, 1899), *Nephelomys meridensis* (Thomas, 1894) y *Nephelomys pectoralis* (J. A. Allen, 1912).

El género *Nephelomys* aún requiere una revisión taxonómica, ya que se requiere clarificar la distribución y diagnóstico de la mayoría de las especies. Las distribuciones de las especies y sus diagnósticos han sido aproximaciones a través de la morfología, la cual es la herramienta históricamente usada para la diferenciación de las diferentes especies. Actualmente se emplean estudios moleculares para la delimitación de especies y filogenias, lo cual, brinda información para establecer relaciones filogenéticas y delimitación de las diferentes entidades taxonómicas. Por lo anterior, esta tesis tuvo como objetivo identificar las especies del género presentes en los Andes colombianos, establecer y analizar su distribución geográfica en Colombia. Para ello se

examinaron especímenes depositados en seis colecciones biológicas, tomando datos de localidad, medidas morfométricas craneales revisión de caracteres morfológicos y toma de muestras de tejido para análisis moleculares. Se realizaron análisis estadísticos multivariados, con las medidas morfométricas y se compararon los caracteres morfológicos. A partir de la georreferenciaron de localidades se hicieron modelos de nicho ecológico. Adicionalmente se efectuaron análisis moleculares con dos genes mitocondriales: citocromo *b* y 12S, para diferentes localidades.

Se encontraron diferencias entre las especies propuestas a nivel de morfometría lineal craneana, diferencias y similitudes en la morfología externa, distribuciones disyuntas, diferencias en los nichos ecológicos en cuatro especies que pudieron ser modeladas, y similitudes en los dos genes estudiados. Concluimos que en Colombia se encuentran seis taxones diferentes, que tienen distribuciones limitadas por los valles interandinos, zonas bajas y accidentes geográficos como cañones y cuencas de ríos, información que apoya el papel que Los Andes jugó en la diversificación en este género, confirmándose una de las áreas de endemismo propuestas para el país.

Palabras clave: Oryzomyini, morfología, morfometría, variación geográfica, modelamiento de nicho ecológico, Citocromo *b*, gen 12S

Abstract

The Andes Mountains played a decisive role in the diversification of the sigmodontine rodents, which the most diverse of the Neotropics. The Andes mountains causing the isolation of populations in the highlands and lowlands due to changes in the climate and the origin of ecosystems as paramos and subandine forests between Miocene and Pleistocene. An example of this high diversification in this group of rodents and deficiency in taxonomic knowledge is the genus *Oryzomys* (Oryzomyini tribe), which re-evaluated the morphological and geographic groups and a description of ten new genera was given in 2006. Among the new genera are the genus *Nephelomys*, distributed in the forests of the highlands of the Andes of South America from Colombia to Bolivia, and in Central America, Panama, and Costa Rica. At present, the genus contains 13 species and several of them considered synonymous of *Nephelomys albigularis* (Tomes, 1860) type specie of the genus and restricted to Ecuador. Colombia has four species: *Nephelomys childi* (Thomas, 1895), *Nephelomys maculiventer* (J. Allen, 1899), *Nephelomys meridensis* (Thomas, 1894) and *Nephelomys pectoralis* (J. Allen, 1912).

The genus *Nephelomys* still requires a taxonomic revision because of the distribution and diagnosis of most species is unclear. The distributions of the species and their diagnoses have been approximations through the morphology, which is the tool historically used for the differentiation of the different species. Molecular studies are currently used for the delimitation of species and phylogenies, thus, give information to establish phylogenetic relationships and the delimitation of different taxonomic entities. Therefore, this thesis aimed to identify the species of the genus in the colombian Andes to establish and analyze their geographical distribution in Colombia. For this reason, we examined the specimens deposited in six biological collections, obtaining locality data, cranial morphometric measurements, review of morphological characters and tissue sampling for molecular analysis. Multivariate statistical analyzes were performed with morphological measures and morphological characters were compared. Based on the georeferencing of

the localities, models of ecological niches were made. In addition, molecular analyzes were performed with two mitochondrial genes: cytochrome 12S for different localities.

We found differences among the proposed species on linear cranial morphometry, differences and similarities in external morphology, disjunctive distributions, differences in ecological niches in four species that could be modeled, as well as similitudes in the two genes studied. We conclude that in Colombia we find five different taxa, which have limited distributions by inter-Andean valleys, lowlands and geographic features such as canyons and basins, information that supports the role played by the Andes in the diversification in this genus, support one of endemism area for the country.

Keywords: Oryzomyini, morphology morfométrics, geographical variation, ecological niche modelling, Citocrome *b*, 12S gene

Contenido

	Pág.
Capítulo 1. TAXONOMÍA DEL GÉNERO <i>Nephelomys</i> (RODENTIA: CRICETIDAE) EN COLOMBIA.....	7
RESUMEN.....	9
ABSTRACT	10
INTRODUCCIÓN.....	11
MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
RESULTADOS	18
DISCUSIÓN.....	21
CONCLUSIONES	26
AGRADECIMIENTOS.....	27
LITERATURA CITADA	28
APÉNDICE 1. ESPECÍMENES EXAMINADOS	32
APÉNDICE 2. MEDIDAS CRANEALES	46
APÉNDICE 3. RESULTADO DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP) DE LAS HEMBRAS DE LAS SIETE POBLACIONES DE <i>Nephelomys</i>	48
APÉNDICE 4. RESULTADO DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP) DE LOS MACHOS DE LAS SIETE POBLACIONES DE <i>Nephelomys</i>	50
Capítulo 2. CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE ESPECIES DEL GÉNERO DE ROEDORES <i>Nephelomys</i> (Rodentia: Cricetidae) EN COLOMBIA CON LOS GENES MITOCONDRIALES CITOCROMO <i>b</i> y 12S	76
RESUMEN.....	77
ABSTRACT	78
INTRODUCCIÓN.....	78
MATERIALES Y MÉTODOS.....	80
RESULTADOS	85
DISCUSIÓN.....	87
LITERATURA CITADA	88
Capítulo 3. MODELAMIENTO DE NICHO ECOLÓGICO DE ESPECIES DE ROEDORES DEL GÉNERO <i>NEPHELOMYS</i> (RODENTIA: CRICETIDAE) EN COLOMBIA	92
RESUMEN.....	94
ABSTRACT	95
INTRODUCCIÓN.....	96
MATERIALES Y MÉTODOS.....	99
RESULTADOS	102
DISCUSIÓN.....	104
AGRADECIMIENTOS.....	106
LITERATURA CITADA	106

Síntesis Final.....115

Introducción

Rodentia es el orden más diverso de los mamíferos, con 2277 especies y 33 familias (Musser y Carleton, 2005a). Una de las familias de roedores neotropicales es Cricetidae, con tres subfamilias reconocidas como nativas de Suramérica (Patton *et al.* 2015). La subfamilia más diversa es Sigmodontinae, la cual está compuesta por aproximadamente 380 especies agrupadas en 74 géneros y diez tribus (Smith y Patton, 1999, Musser y Carleton, 2005b, Pardiñas *et al.* 2015),

El estudio de la taxonomía de los roedores en Suramérica aún se encuentra en continuo crecimiento. Por ejemplo, en los últimos 30 años para el grupo de los sigmodontinos, se han adicionado 24 nuevos géneros y 56 nuevas especies descritas lo que refleja la necesidad de continuar realizando estudios en este campo (Patton *et al.* 2015).

La tribu Oryzomyini (Sigmodontinae) se diferenció gradualmente con el levantamiento de los Andes (Reig 1986), teniendo procesos de especiación con el aislamiento de poblaciones en zonas altas y bajas, por cambios en el clima y origen de ecosistemas como páramos y selvas subandinas entre el Mioceno y el Pleistoceno. Esto refleja que la Cordillera de los Andes representa un área de diversificación y dispersión de la riqueza del Neotrópico (Patterson *et al.* 2012, Prado y Percequillo 2013, do Prado *et al.* 2015) y probablemente aún no tiene toda su riqueza descrita.

El género *Nephelomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) se distribuye en bosques ubicados a través de Los Andes, las Cordilleras de América Central y montañas costeras al oriente de Venezuela (Weksler *et al.* 2006), contiene 13 especies, dentro de las cuales hay especies que anteriormente se habían sinonimizado bajo *Nephelomys albigularis*, especie tipo del género y la cual se había reportado que

estaba distribuida en Colombia, pero estudios publicados recientemente reportan que no se encuentra en el país (Solari *et al.* 2013, Prado y Percequillo 2013). Para Colombia se encuentran cuatro especies (Percequillo 2015). A pesar de estos estudios publicados, en Colombia no existe ninguna revisión taxonómica publicada que abarque el estudio de las especies reportadas del género con especímenes de las colecciones biológicas colombianas.. Los estudios de las distribuciones geográficas de especies del género reportan especies con distribuciones simpátricas en las tres cordilleras en Colombia, a diferencia de otras especies del género que tienen una distribución endémica o restringida (Percequillo 2015). Adicionalmente, para roedores andinos se ha planteado la existencia de distribuciones restringidas, como es el caso de *Handleyomys* (Voss *et al.* 2002) y *Nepheleomys* (Patterson *et al.* 2012). Se han estudiado patrones de distribución para roedores distribuidos en alta montaña, pero aún falta mejorar el conocimiento sistemático, distribución detallada y preferencias de hábitat de los roedores que habitan estas zonas (Reig 1986, Prado y Percequillo 2013, do Prado *et al.* 2015). Los modelos de nicho, por ejemplo, permiten encontrar áreas ambientalmente aptas para una especie y que pueden presentar diferencias ecológicas con respecto a otras poblaciones. (Peterson *et al.* 2011), y los registros de presencia de una especie no solo permiten conocer dónde está distribuida sino estudiar similitudes ecológicas con estos modelos.

Las distribuciones de las especies y sus diagnósticos para el género *Nepheleomys* han sido aproximaciones a través de la morfología, la cual es la herramienta históricamente usada para la diferenciación de las diferentes especies. Actualmente se emplean los estudios moleculares entre otras cosas para la delimitación de taxones y establecer relaciones filogenéticas (Weksler 2003 y 2006), lo cual, para el género de estudio en Colombia brinda información para establecer relaciones filogenéticas y delimitación de las diferentes entidades taxonómicas

Por lo anterior, este estudio tiene como objetivo revisar la taxonomía y distribución de las especies del género *Nepheleomys* en los Andes de Colombia. Los objetivos específicos son identificar las especies del género presentes en los Andes colombianos, establecer la distribución geográfica de las especies en Colombia y

analizar la distribución geográfica de las especies de *Nephelomys* presentes en Colombia a la luz de patrones de diversificación. Esta tesis se encuentra organizada en tres capítulos, cada uno de los cuales se presenta en formato de artículo científico. El primer capítulo presenta el estudio morfológico y morfométrico del género, el segundo capítulo corresponde a la caracterización genética con dos genes mitocondriales de las diferentes especies, y el tercer capítulo es el modelamiento de nicho ecológico de cuatro especies de este género.

El concepto de especie tenido en cuenta para este estudio es el concepto morfológico de especie, en el cual las especies son los grupos más pequeños que son distintos de forma consistente y persistente por medios ordinarios, con brechas en el patrón visualmente observable de diversidad fenética (Cronquist 1978). Este concepto será desarrollado con caracteres morfológicos de los especímenes depositados en las colecciones biológicas, y posteriormente se revisará si los hallazgos morfológicos son congruentes con la evidencia molecular y ecológica.

LITERATURA CITADA

CRONQUIST, A. 1978. Once again, what is a species? En: (J.A. Romberger, ed) *Biosystematics in Agriculture*. Allanheld Osmun, Montclair, NJ.

DO PRADO, J. R., P.G.G. BRENNAND, L.P. GODOY, G.S. LIBARDI, E.F. DE ABREU-JÚNIOR, P.R.O. Roth, E.A. Chiquito y A.R. Percequillo. 2015. Species richness and areas of endemism of oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) in South America: an NDM/VNDM approach. *Journal of Biogeography* 42: 540–551.

SMITH, M. F. y J. L. PATTON. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of Sigmodontinae rodents in South America: evidence from Cytochrome *b*. *Journal of Mammalian Evolution* 6(2): 89-128.

MUSSER, G.G. y M.D. CARLETON. 2005a. Order Rodentia. En: (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.) Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

MUSSER, G.G. y M.D. CARLETON. 2005b. Subfamily Sigmodontinae. En: (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.) Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

PARDIÑAS, U.F.J., P. TETA, y J. SALAZAR-BRAVO. A new tribe of Sigmodontinae rodents (Cricetidae). *Mastozoología Neotropical* 22(1): 171-186.

PATTERSON, B.D., S. SOLARI y P.M. VELAZCO. 2012. The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals. En: Patterson B. D. y L. P. Costa, (eds.) *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals*. The University Chicago Press, Chicago, United States of America.

PATTON, J.L., U.F.J. PARDIÑAS y G. D'ELÍA. (eds.) 2015. *Mammals of South America Volume 2*. The University of Chicago Press. Chicago and London. 1336pp.

PERCEQUILLO A.R. 2015. Genus *Nephelomys*. En: PATTON, J.L., U.F.J. PARDIÑAS y G. D'ELÍA. (eds.) 2015. *Mammals of South America Volume 2*. The University of Chicago Press. Chicago and London.

PETERSON A.T., J. SOBERÓN, R.G. PEARSON, R.P. ANDERSON, E. MARTÍNEZ-MEYER, M. NAKAMURA y M BASTOS ARAUJO. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, Princeton and Oxford. 314 pp.

PRADO J.R. y A.R. PERCEQUILLO. 2013. Geographic distribution of the genera of the Tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* 44(1).1-120.

REIG, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. En: (F. Vuilleumier y M. Monasterio, eds.) High Altitude Tropical Biogeography pp. 404-439.

WEKSLER, M. 2003. Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 331-349.

WEKSLER, M. 2006 Phylogenetic relationships of Oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 296: 1-149.

WEKSLER, M., A.R. PERCEQUILLO y R.S. VOSS. 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Am. Mus. Novit.* 3537: 1–29.

Capítulo 1. TAXONOMÍA DEL GÉNERO *Nephelomys* (RODENTIA: CRICETIDAE) EN COLOMBIA

- Formato revista: Mastozoología Neotropical.

TAXONOMÍA DEL GÉNERO *Nephelomys* (RODENTIA: CRICETIDAE) EN
COLOMBIA

Catalina Cárdenas-González ^{1,2*}, Hugo López-Arévalo ^{1,2}

¹ Grupo de Investigación en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 # 45-03 edificio 425, Código postal 111321, Bogotá, Colombia. [Correspondencia: Catalina Cárdenas-González <catalina.cardenasg@gmail.com>] ² Grupo de Mastozoología Universidad Nacional de Colombia, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 # 45-03 edificio 425, Código postal 111321, Bogotá, Colombia.

Título breve: GÉNERO *Nephelomys* EN COLOMBIA

RESUMEN

Se realizó un estudio morfológico de las especies de *Nephelomys* reportadas para Colombia teniendo en cuenta el efecto de la Cordillera de Los Andes en la diversificación del género en Colombia. El género se distribuye en las zonas altas de las tres cordilleras y en la Sierra Nevada de Santa Marta, y actualmente se reportan cuatro especies para el país: *Nephelomys childi*, *Nephelomys maculiventer*, *Nephelomys meridensis* y *Nephelomys pectoralis*. Se revisaron 325 especímenes depositados en seis colecciones biológicas, de los cuales se tomaron 20 medidas morfométricas craneales y se estudiaron caracteres morfológicos externos y craneales. Los especímenes fueron agrupados en diferentes Unidades Taxonómicas Operativas – UTOs, teniendo en cuenta barreras geográficas como son los valles interandinos, zonas bajas de la región Caribe al occidente de la Cordillera Oriental, cuencas de los ríos Patía y Medellín, y el Cañón del Chicamocha. Se realizaron análisis estadísticos multivariados como análisis de componentes principales y análisis multivariado de varianza y análisis univariado de varianza. Los resultados muestran que existe dimorfismo sexual en el género, hay una variación geográfica a nivel craneal entre algunas de las UTOs, y en algunos casos los caracteres morfológicos evaluados no permiten diferenciar entre UTOs geográficamente cercanas. Las barreras geográficas propuestas para las diferentes UTOs evaluadas y su variación permiten concluir que en Colombia se encuentran cinco especies del género *Nephelomys*, con distribuciones alopátricas en las tres cordilleras. Este género probablemente presentó procesos de vicarianza y especiación alopátrica en su diversificación en los Andes colombianos.

ABSTRACT

We made a morphological study of the *Nephelomys* species reported for Colombia taking into account the effect of the Andes on the diversification of the genus in Colombia. *Nephelomys* is distributed in the highlands of the Colombian Andes and in the Sierra Nevada of Santa Marta. Currently, four species are reported for the country: *Nephelomys childi*, *Nephelomys maculiventer*, *Nephelomys meridensis* and *Nephelomys pectoralis*. We examined 325 specimens deposited in six biological collections and we measured 20 cranial morphometric variables. External and cranial morphological characters were studied. The specimens were grouped into different Operational Taxonomic Units (OTUs) taking into account geographic barriers such as the inter-andean valleys, lowlands of the Caribbean region to the west of the Eastern Cordillera, basins of the Patía and Medellín rivers and, Cañón del Chicamocha. Principal components analysis and multivariate analysis of variance and univariate analysis of variance were performed. Our results show that the genus has sexual dimorphism and the some OTU have have geographic variation in cranial measurements. The morphological characters evaluated do not allow differentiate between geographically close OTUs. The geographic barriers proposed for the different OTUs and their variation show that in Colombia are five species of the genus *Nephelomys* with allopatric distributions on the three cordilleras. This genus probably had processes of vicariance and allopatric speciation in its diversification in the Colombian Andes.

PALABRAS CLAVE: Andes de Colombia, morfometría, Oryzomyini, Sigmodontinae, variación geográfica

KEY WORDS: Andes of Colombia, geographical variation, morphometrics, Oryzomyini, Sigmodontinae

INTRODUCCIÓN

La diversificación o surgimiento de nuevos taxones en mamíferos en muchos casos se ha producido por procesos de vicarianza que dan como resultado la especiación alopátrica. Este tipo de especiación ha dado como resultado patrones de distribución y endemismo en especies actuales (Patton, 1986).

Los Andes es una región heterogénea espacialmente, lo que permite la existencia de gran diversidad de hábitats que han permitido la diferenciación como la observada en los roedores sigmodontinos, y adicionalmente limita las distribuciones de especies (Reig, 1986; Patterson et al. 2012, Prado y Percequillo, 2013). Esta heterogeneidad le confiere el más grande número de endemismos a los mamíferos a nivel de género (29) y especie (269), de los cuales 20 géneros y 192 especies son roedores (Solari et al. 2012).

En Los Andes, la especiación alopátrica presenta numerosos ejemplos en mamíferos de zonas altas y bajas. Para el caso de las zonas altas, géneros como *Caenolestes* y *Cryptotis*, y roedores como *Thomasomys* que se encuentran en Los Andes en zonas medias y altas, tienen distribuciones discontinuas y en algunos casos restringidas, debido a las zonas bajas (Timm y Patterson, 2008; Pacheco, 2008; Woodman y

Péfaur, 2008). También se habla de especiación ecológica, la cual ocurre cuando hay una selección divergente en rasgos entre poblaciones o subpoblaciones en ambientes contrastantes y conduce directa o indirectamente a la evolución de aislamiento reproductivo (Schulter, 2001). El género *Nephelomys*, el cual se distribuye en zonas altas de Los Andes desde Colombia y hasta Bolivia en Suramérica, y en regiones montañosas de Panamá y Costa Rica en Centroamérica (Percequillo, 2015), puede ser un ejemplo de diversificación alopátrica por su tipo de distribución.

La taxonomía aún cambiante en los roedores neotropicales ha tenido como consecuencia cambios a nivel genérico como es el caso de *Nephelomys*, el cual se encontraba dentro del género *Oryzomys*, que no era un género monofilético. La publicación de Weksler et al. (2006) que describe el género *Nephelomys*, plantea que parte de la diversidad que no se consideraba a nivel específico sí lo era, colocando 13 especies como válidas para este género, que previamente se designaban como grupo complejo *albigularis* dentro de *Oryzomys*, es decir, eran sinonimias de *Nephelomys albigularis*, especie tipo del género, y la cual se había reportado que estaba distribuida ampliamente en Los Andes, incluyendo a Colombia

El género *Nephelomys* (Weksler et al. 2006) comprende 13 especies: *Nephelomys albigularis* (Tomes, 1860); *Nephelomys auriventer* (Thomas, 1899); *Nephelomys caracolus* (Thomas, 1914); *Nephelomys childi* (Thomas, 1895) (incluye *Nephelomys oconnelli* J.A. Allen, 1913); *Nephelomys devius* (Bangs, 1902); *Nephelomys keaysi* (J.A. Allen, 1900) (incluye *Nephelomys obtusirostris* J.A. Allen, 1900); *Nephelomys levipes* (Thomas, 1902); *Nephelomys maculiventer* (J.A. Allen, 1899); *Nephelomys meridensis* (Thomas, 1894); *Nephelomys moerex* (Thomas, 1914); *Nephelomys*

nimbosus (Anthony, 1926); *Nephelomys pectoralis* (J.A. Allen, 1912) y *Nephelomys pirrensis* (Goldman, 1913). Varias publicaciones e investigaciones realizadas con *Oryzomys albigularis* en áreas como la citogenética (Aguilera et al. 1995, Marquez et al. 2000), ecología (Péfaur y Díaz 1985; Díaz 1993), morfometría (Rivas y Péfaur 1999a; Rivas y Péfaur 1999b) y morfología (Díaz y Péfaur 1982; Rivas 1997), previas a la descripción de *Nephelomys*, planteaban en algunos casos que esta especie era un complejo de varias especies en localidades de Venezuela, lo que se aceptó y formalizó en 2006 con la descripción del género, y restringiendo a *Nephelomys albigularis* al Ecuador (Percequillo, 2015).

Percequillo (2015) propone para Colombia cuatro especies *N. childi*, *N. maculiventer*, *N. meridensis* y *N. pectoralis*, distribuídas así *N. maculiventer* en la Sierra Nevada de Santa Marta y Serranía de Perijá; *N. childi* y *N. pectoralis* en las tres cordilleras; *N. meridensis* en la Cordillera Oriental de Colombia hasta la Sierra de Mérida en Venezuela (Prado y Percequillo, 2013; Percequillo, 2015). Previamente se ha propuesto que las distribuciones de especies del género son coincidentes con centros de endemismos para anuros y aves (Percequillo, 2003).

En Colombia se realizó un estudio descriptivo de *N. childi* para seis localidades de la Cordillera Oriental (Ospina, 2002), aunque no se han realizado investigaciones a nivel taxonómico o de distribución de las especies, las cuales si se han efectuado en Venezuela y en Ecuador (Tinoco, 2015).

La diferenciación de las especies a nivel morfológico (Percequillo, 2015) se realiza con caracteres morfológicos a nivel externo como es la presencia o ausencia de una mancha blanca ventral, coloración del pelaje ventral, y craneanos como es la

presencia o ausencia del alisfenoide “strut”, forma del foramen incisivo y presencia y forma de agujeros posterolaterales del paladar. Sin embargo, los límites de las especies en el género no han sido revisados ampliamente en Colombia, y de esta forma poner a prueba lo propuesto por Percequillo (2003, 2015).

El objetivo de este trabajo es revisar las diferencias a nivel morfológico de las especies y con ello aportar a la delimitación y distribución de éstas, y con ello analizar si en Colombia los valles interandinos y zonas bajas funcionan como barreras geográficas en las especies del género *Nephelomys*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se examinaron 325 especímenes del género *Nephelomys* de localidades colombianas (Tabla 1). Los especímenes se encuentran depositados en las siguientes colecciones biológicas: Colección de Mamíferos “Alberto Cadena García”, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN); Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV); Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC); Colección Zoológica PSO-Z No. 041 de la Universidad de Nariño y Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia (CTUA). Adicionalmente, se examinaron cinco especímenes de *N. albigularis* y cuatro especímenes *N. moerex* del Ecuador depositados en la Sección de Mastozoología del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M). Se compararon los caracteres de las descripciones originales con los especímenes. Se tomaron los datos de localidad y medidas externas de las etiquetas.

Con el fin de evaluar la variación geográfica los especímenes se agruparon en siete Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs), las cuales tenían como condición ser poblaciones aisladas en áreas geográficamente contiguas, y se asumió que los valles interandinos, las cuencas de los ríos Medellín y Patía, y que accidentes geográficos como el Cañón del Chicamocha actúan como barreras geográficas y ocasionan la diferenciación en diferentes entidades taxonómicas. Las siete UTOs a evaluar son: *N. childi*, ubicada en Cordillera Oriental, al sur del cañón del Chicamocha; *N. maculiventer* restringida a la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM); *N. meridensis* en la Cordillera Oriental al norte del cañón del Chicamocha; *N. pectoralis* ubicada en la Cordillera Occidental; *Nephelomys* sp. 1 en la Cordillera Central al sur del río Medellín; *Nephelomys* sp. 2 ubicada en la Cordillera Central al norte del río Medellín; *Nephelomys* sp. 3 en la Cordillera Occidental al sur del río Patía (Fig 1). Los especímenes fueron clasificados en seis categorías de edad (Ospina 2002) teniendo en cuenta la erupción del molar tres superior y el desgaste de los molares superiores, obteniendo así las siguientes categorías:

Edad 0: juvenil: tercer molar no erupcionado.

Edad 1: adulto juvenil: tercer molar totalmente erupcionado, sin desgaste. Los molares superiores restantes con muy poco desgaste, cúspides definidas y puntiagudas.

Edad 2: subadulto: tercer molar moderadamente gastado, paracono de M3 levantado y prominente, cúspides primarias definidas.

Edad 3: adulto: tercer molar gastado, cúspides primarias redondas, superficie oclusal tubercular.

Edad 4: adulto viejo: Molares M1 a M3 muy gastados, cúspides planas o cóncavas, en el tercer molar se observan islas de dentina.

Edad 5: viejo: todos los molares muy desgastados, topografía molar indistinguible y superficie cóncava.

Se midieron los especímenes adultos (categorías de tres a cinco) usando un estereoscopio y un calibrador con una precisión de 0.01 mm, Se tomaron 20 medidas craneales (Fig 2) (Apéndice 2) teniendo en cuenta a varios autores (Thomas, 1905; Hershkovitz, 1944; Musser; 1979; Voss, 1988; Voss, 1991; Tribe, 1996, Marquez et al., 2000; Patton, 2000). Estas medidas se emplearon en todos los análisis estadísticos.

Para las medidas se probaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. El nivel de significancia tomado en cuenta para todas las pruebas estadísticas fue un $\alpha = 0.05$

Para evaluar el dimorfismo sexual en las UTO's de *Nephelomys* estudiadas, se realizó un análisis multivariado de varianza (MANOVA). Debido a que las poblaciones tienen diferentes tamaños de muestra, se tomó la UTO con el mayor número de especímenes para evaluar el dimorfismo, que corresponde a *N. pectoralis* y las medidas craneanas de machos y hembras de las edades 3,4 y 5 (Tabla 1).

La variación geográfica se evaluó mediante pruebas de análisis de componentes principales (ACP) y análisis multivariado de varianza (MANOVA) utilizando la prueba de Lambda de Wilk. Se realizó el ACP con el fin de analizar la variación en tamaño y forma entre las diferentes UTOs. Para visualizar la variación entre las UTOs se representaron gráficamente el primer componente y el segundo

componente, y se analizaron los porcentajes de varianza de los componentes y las cargas de las medidas craneanas en cada ACP. Se efectuaron análisis de varianza de un factor (ANOVA) para encontrar cuáles son las medidas craneales que diferencian las UTOs.

Con el fin de evaluar la variación geográfica sin tener en cuenta el efecto del tamaño, y de esta forma evaluar las diferencias en la forma de los cráneos de los especímenes, se retiró el efecto alométrico en las variables correlacionadas con el tamaño del cráneo, efectuando un análisis de regresión lineal de la medida LON contra cada medida craneal para todos los especímenes de las diferentes categorías de edad de los adultos, y con se ello obtienen los residuales de cada medida que se usaron en un análisis multivariado de varianza (MANOVA).

En los análisis estadísticos de MANOVA y ANOVA las UTOs *N. maculiventer* y *N. sp. 3.* no pudieron ser comparadas con todas las demás UTO's debido al tamaño de muestra pequeño.

Para los análisis estadísticos se utilizaron los programas PAST (PAleontological STatistics) versión 1.34 y programa SPSS versión 19 2010. y RWizard 2.3.

Adicionalmente, se revisaron los siguientes caracteres morfológicos externos: coloración dorsal teniendo en cuenta la tabla de colores de Ridgway (1912) y presencia de la mancha blanca ventral. A nivel craneal se tuvieron en cuenta caracteres planteados por Percequillo (2004, 2015), y por ello se revisó el puente del alisfenoide (alisphenoid strut) (presencia o ausencia); forma del foramen incisivo (alargado, parte anterior y posterior angostos; parte posterior ensanchada, o termina o no en punta, comparando con la parte anterior); forma y profundidad de los

forámenes postpalatales (profundidad y tamaño), y la forma de la constricción postorbital (si mantiene o no el mismo ancho en toda su extensión).

RESULTADOS

La evaluación del dimorfismo sexual a través del MANOVA en la UTO de la Cordillera Occidental (Lambda de Wilks = 0,71; gl = 20,96; p = 0.02) refleja diferencias significativas entre machos y hembras, por consiguiente, se realizaron los análisis estadísticos multivariados y univariados separadamente para machos y hembras.

El análisis de componentes principales (ACP) en hembras (Fig 3), tiene un porcentaje de varianza acumulado en los dos primeros componentes mayor al 75% (Tabla 2), y el comportamiento de las cargas en el primer y segundo componente (Apéndice 3) reflejan que la mayor variación entre las UTOs se debe al efecto de tamaño, seguido por la forma. Las cargas del primer componente son positivas y las cargas en el segundo tienen como dominante a LN con una carga positiva. Los especímenes de *N. sp. 1* tienen una variación que abarca las demás UTOs, y hay otras UTOs, como la *N. sp. 2* y *N. maculiventer* en las que la variación no se superpone en el tamaño y forma.

Por otra parte, el análisis de componentes principales (ACP) en machos (Fig 4) también refleja que la mayor variación entre las UTOs se debe al efecto de tamaño, seguido por la forma, con la varianza acumulada en los dos primeros componentes superior al 75% (Tabla 2) y las cargas en el primer y segundo componente (Apéndice 4) muestran que LN también domina en el segundo componente pero con

una carga negativa. Como en el caso de las hembras, la variación del tamaño de los machos de la UTO de *N. sp. 1* abarca la variación de las demás UTOs.

Los análisis de ACP con las UTOs geográficamente más cercanas, muestran que en la Cordillera Central (Fig 5) no hay diferencias en la variación en sus UTOs, en la Cordillera Occidental (Fig 6) solo en los machos hay diferenciación en la variación entre las UTOs y en la Cordillera Oriental y SNSM (Fig 7) en los machos de *N. meridensis* y *N. maculiventer* hay diferencias en tamaño y forma.

El análisis multivariado de varianza (MANOVA) (Tabla 3) con las UTOs con respecto al tamaño del cráneo, se encontraron diferencias en las UTOs de la Cordillera Central (*N. sp. 1* y *N. sp. 2*), a diferencia de la Cordillera Oriental donde no hubo diferencias (entre *N. childi* y *N. meridensis*). Las UTOs con tamaño de muestra pequeño, como *N. maculiventer* y *N.sp. 3* no pudieron ser comparadas con todas las demás UTO, pero se detectaron diferencias entre *N. maculiventer* y *N. pectoralis*.

El análisis de varianza (ANOVA) de las hembras (Tabla 4) reflejó que hay diferencias significativas en las medidas lineales, a excepción de APC y PR.

Con el Análisis de Varianza (ANOVA) en los machos se encontró que las medidas craneanas entre las UTOs tienen diferencias significativas, a excepción de la medida PR, que también se encontró en las hembras, y que no presenta diferencias entre las UTOs (Tabla 4).

Las comparaciones de cada medida muestran una similitud entre machos y hembras con la medida de la profundidad del ramus (PR) la cual no se diferencia en ninguna de las UTOs. A pesar de que los intervalos de las medidas craneales se sobrepone,

hay un gradiente de tamaño en las Cordilleras donde hay más de una UTO estudiada, como es el caso de la Cordillera Central, donde la UTO que se encuentra más al norte (*N. sp. 2*) tiende a ser más grande que la que se encuentra al sur del río Medellín (*N. sp. 1*). Este gradiente se comporta de forma opuesta en la Cordillera Oriental, donde la UTO al sur del cañón (*N. childi*) tiende a ser más grande que la UTO al norte del cañón (*N. meridensis*).

El Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) con los residuales en el caso de las hembras (Tabla 5), muestra diferencias significativas en la forma del cráneo en las UTOs de la Cordillera Central (*N. sp. 1* y *N. sp. 2*); en la Cordillera Oriental no hay diferencias entre sus UTOs (*N. childi* y *N. meridensis*); *N. pectoralis* se diferencia en forma de las demás UTOs a excepción de *N. meridensis*. En el caso de los machos (Tabla 5) no hay diferencias en forma entre las UTOs de la Cordillera Central (*N. sp. 1* y *N. sp. 2*) ni en las UTO's de la Cordillera Oriental (*N. childi* y *N. meridensis*). Los machos de *N. pectoralis* se diferencian en forma de todas las UTOs a excepción de la UTO *N. sp. 2*.

Los intervalos y promedios de las medidas externas y craneales de hembras (Tabla 6) y machos (Tabla 7) muestra que los intervalos se sobreponen, pero los promedios difieren, lo que refleja que hay UTOs más grandes cranealmente como *N. pectoralis* y más pequeñas como *N. maculiventer* en machos y hembras.

Los caracteres morfológicos externos y craneales revisados (Tabla 8) como la coloración dorsal, que es altamente variable en las localidades de *N. childi* y *N. sp. 1*, y es más conservado en *N. meridensis* y *N. pectoralis*. En el caso de la mancha blanca ventral, esta permite separar las UTOs de la Cordillera Oriental, pero no

distingue las de la Cordillera Central, y en el caso de *N. sp. 1* este carácter es altamente variable a lo largo de la Cordillera Central, donde el 56% presenta la mancha, con variación en especímenes adultos de la misma localidad.

DISCUSIÓN

Las UTOs de *Nephelomys* en Colombia presentan dimorfismo sexual a nivel de cráneo, lo cual no coincide con las especies de Ecuador y Venezuela (Rivas y Péfaur, 1999a, Tinoco, 2015), y las medidas externas muestran solapamiento en los intervalos en hembras y machos entre las diferentes UTOs, lo que refleja un gradiente continuo de tamaños entre las cordilleras.

Las UTOs de *Nephelomys* en la forma del cráneo presentan diferencias que se comportan de diferente manera en machos y hembras. La forma del cráneo en los machos presenta poca distinción entre las especies, en cambio, las hembras presentan mayor diferenciación entre una misma cordillera, como lo son las especies de la Cordillera Central. La UTO de la Cordillera Oriental al norte del Cañón del Chicamocha (*N. meridensis*) no muestra diferencias con ninguna otra UTO en el caso de las hembras, lo cual puede deberse al menor tamaño de la muestra para *N. meridensis*.

La variación y diferenciación morfométrica entre las diferentes UTOs de la Cordillera Central, *N. sp. 1* y *N. sp. 2* se da en diferencias en la forma craneal en hembras, pero no en machos, lo que refleja que las hembras están sometidas a diferentes presiones de selección. En el aspecto morfológico, los estados del carácter de la UTO *N. sp. 2* se encuentran en la UTO *N. sp. 1*, de esta forma no se puede

concluir que estas dos UTOs sean taxones diferentes, sino que deben tomarse como una sola entidad.

Las diferencias a nivel craneal permitieron plantear como especies diferentes en Venezuela a poblaciones de *Nephelomys* que fueron soportadas adicionalmente con estudios de cariotipo (Rivas y Péfaur, 1999b; Márquez et al. 2000). Las diferencias y patrones presentados en Venezuela, las cuales muestran que las poblaciones más distantes se diferencian más entre ellas, se presenta también en Colombia.

Adicionalmente hay estudios de cariotipo realizados por Gardner y Patton (1976), que soportan las diferencias entre las poblaciones colombianas de *N. maculiventer* ($2n = 66$, $NF = 112$) y *N. pectoralis* ($2n = 66$, $NF = 94$). La asignación de las especies fue realizada por Percequillo (2015), y las diferencias son soportadas morfométricamente y morfológicamente.

La asignación taxonómica de las UTOs presentes en Colombia basado en las descripciones originales presentó dificultades, ya que las descripciones no son homogéneas en los caracteres externos y craneales que abordan, y hacen difícil la comparación entre las especies, y además no son detalladas en los caracteres diagnósticos a nivel craneal. Sin embargo, Percequillo (2003, 2015) realizó una descripción de caracteres morfológicos y craneales para cada especie que facilitan la identificación. Aunque, los resultados de este trabajo no son coincidentes con la propuesta de distribución de las especies (Percequillo, 2015), ya que se proponen distribuciones alopátricas, con especies distribuidas en una sola cordillera, lo que se diferencia de esa propuesta previa, donde las especies están en simpatria y en varias cordilleras. Adicionalmente, se proponen nuevos taxones para el país, que presentan

diferencias en tamaño y forma craneana con formas geográficamente cercanas, teniendo en cuenta la combinación de medidas craneales y caracteres externos.

Las cinco especies propuestas para Colombia y sus distribuciones son las siguientes:

N. childi: se encuentra en la Cordillera Oriental, al sur del Cañón de Chicamocha, en los departamentos de Huila, Cundinamarca, Casanare, Santander y Boyacá, entre los 1536 y 3310 m.

N. meridensis: se encuentra en la Cordillera Oriental, al norte del Cañón del Chicamocha, en los departamentos de Boyacá, Santander, Norte de Santander, Cesar y La Guajira, entre los 1400 y 3372 m, y en la Sierra Nevada de Santa Marta, entre los 1830 y 2130 m. *N. maculiventer* se trataría como una sinonimia de *N. meridensis* debido a que no pudieron ser diferenciadas morfológicamente.

N. pectoralis: se distribuye en la Cordillera Occidental, al norte del río Patía, en los departamentos de Valle del Cauca, Cauca, Chocó, Risaralda, Antioquia, entre los 1130 y 2800 m.

N. sp. 1: se encuentra en la Cordillera Central, en los departamentos de Nariño, Cauca, Valle del Cauca, Huila, Tolima, Quindío, Risaralda, Caldas y Antioquia, entre los 1540 y 3100 m.

N. sp. 3: se encuentra en la Cordillera Occidental, al sur del río Patía, en el departamento de Nariño, a una altura de 1750 m.

Con respecto a la *N. sp. 3*, esta no pudo ser asignada a las especies descritas hasta el momento para Ecuador. La revisión de especímenes de *N. albigularis* y *N. moerex* de Ecuador, y la comparación con los caracteres reportados para *N. albigularis*, *N. moerex* y *N. nimbosus* (Percequillo, 2015) no permite asignar estos especímenes a

las especies que son geográficamente cercanas. La combinación de caracteres como las medidas morfométricas, presencia de la mancha ventral, la constricción postorbital, el largo del forámen incisivo y la presencia del puente del alisfenoide se presenta como una mezcla al comparar con las especies geográficamente cercanas, como son *N. albigularis* (con o sin manchas blancas ventrales, variación en forma de la constricción postorbital y en la presencia del puente del alisfenoide), *N. moerex* (sin mancha blanca ventral, variación en forma de la constricción postorbital, con puente del alisfenoide, foramen incisivo corto) y *N. nimbosus* (con mancha blanca ventral, coloración ventral amarilla clara a dorada, constricción postorbital variable, foramen incisivo corto). No existen barreras geográficas entre la localidad de *N. sp.* 3 y por ello se hicieron las comparaciones con las especies distribuidas al norte de Ecuador. Adicionalmente, Tinoco (2015), estableció que al norte de Ecuador se distribuye una especie candidata no confirmada, que es un linaje evolutivo independiente de *N. albigularis* y *N. moerex*.

Las diferencias a nivel craneano y características como la presencia de la mancha ventral en las poblaciones colombianas permiten hablar de unidades taxonómicas diferenciadas, en las cuales los valles interandinos, el Cañón del Chicamocha, la cuenca del río Patía y las zonas bajas circundantes de la región Caribe pudieron jugar un papel de aislamiento de las diferentes poblaciones y con ello originaron procesos de diversificación. Así, en la SNSM y en la Cordillera Oriental, al norte del Cañón del Chicamocha se encuentra *N. meridensis*, con mancha blanca ventral, forámenes postpalatales profundos y al sur de la cordillera se distribuye *N. childi*, sin mancha blanca ventral, coloraciones más oscuras y forámenes postpalatales poco profundos y

pequeños. En la Cordillera Central se encuentra *N. sp. 1*, que se diferencia en tamaño craneal de lo distribuido en la Cordillera Occidental, y en los forámenes postpalatales de lo encontrado al sur de la Cordillera Oriental, y en los caracteres restantes su alta variación no permite platearlos como diagnósticos para la separación de otros taxones. Para el caso de la Cordillera Occidental, se diferencia en tamaño craneal con lo distribuido en la Cordillera Central y al sur de la Cordillera Oriental, en forma de cráneo y en la presencia de la mancha blanca ventral con el sur de la Cordillera Oriental.

La influencia de Los Andes en especies de alta montaña, como son las especies del género *Nephelomys*, refleja que se produjeron procesos de vicarianza, y como consecuencia un modelo de especiación alopátrica, apoyando el papel de Los Andes en actuar como una barrera geográfica para las poblaciones y permitiendo la diversificación de este grupo. (Patterson et al. 2012). Existen otros grupos de organismos andinos de alta montaña que muestran este patrón de diversificación, con distribuciones restringidas en zonas altas, limitadas con valles interandinos o zonas bajas como son los roedores del género *Thomasomys*, musarañas del género *Cryptotis* y marsupiales del género *Caenolestes* (Timm y Patterson, 2008; Pacheco, 2008; Woodman y Péfaur, 2008). Los mamíferos pequeños no voladores tienen capacidades limitadas de dispersión, de manera que los actuales patrones de distribución y diferenciación están menos propensos a ser confundidos por dispersión de grandes distancias (Patton, 1986).

Los orizominos se diferenciaron gradualmente en el Mioceno con el levantamiento de Los Andes entre el Mioceno (25-11 millones de años) y Plioceno (11 millones de

años-600.000 años) (Reig, 1986, Patterson et al. 2012). El modelo de especiación alopátrica pudo ser el principal efecto de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno para el origen de la diversidad de especies de roedores en las zonas altas de Los Andes (Reig, 1986, Patterson et al. 2012).

Percequillo (2003) muestra que las distribuciones de las especies de *Nephelomys* son coincidentes con centros de endemismo para anuros y aves. Las especies de *Nephelomys* y sus distribuciones propuestas en este trabajo para Colombia solo coinciden con un centro de endemismo planteado por Hernández-Camacho et al. (1992), en el cual *N. maculiventer* se distribuye en la Sierra Nevada de Santa Marta.

CONCLUSIONES

En Colombia se distribuyen cinco especies, que tienen distribuciones disyuntas, no simpátricas, entre las tres cordilleras y entre cada cordillera hay caso de separaciones de entidades por cuenca de un río, cañones o zonas bajas. Así, las zonas bajas, valles interandinos y barreras geográficas jugaron un papel decisivo en la diferenciación del grupo a través del proceso de vicarianza. Las poblaciones de la Cordillera Oriental, Central y Occidental tienen diferencias en la combinación de caracteres morfológicos y medidas craneales. En la Cordillera Occidental al norte del río Patía se distribuye una forma no descrita, al sur del río Patía se encuentra un taxón que hasta el momento no es coincidente con las especies del Ecuador. Herramientas o aproximaciones adicionales, como los estudios moleculares permitirán soportar o refutar las conclusiones planteadas en este estudio.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a los curadores y personas de cada una de las colecciones biológicas visitadas que colaboraron y permitieron examinar los especímenes depositados en cada una de estas: Santiago Burneo y Angela Camacho de la Sección de Mastozoología del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M), Jhon Jairo Calderón Leyton de la Colección Zoológica PSO-Z No. 041 de la Universidad de Nariño, Pilar Rivas Pava del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), Oscar Murillo de la Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV) y Sergio Solari de la Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia (CTUA). Agradecemos al programa de estímulos a la investigación *Thomas van der Hammen* del Jardín Botánico José Celestino Mutis de Bogotá que otorgó financiación a esta investigación.

Agradecemos también al doctor Alexandre Percequillo por aclarar dudas y facilitar medidas de los especímenes de su tesis de doctorado. Agradecemos a Nicolás Tinoco por compartir literatura e información sobre los resultados del género en Ecuador. Agradecemos Rafael Moreno y al profesor Pedro Sánchez por su asesoría en los análisis estadísticos. Agradecemos a Miguel E. Rodríguez-Posada por su colaboración en los análisis estadísticos, valiosos comentarios y sugerencias para mejorar el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AGUILERA, M., A. PÉREZ-ZAPATA y A. MARTINO. 1995. Cytogenetics and karyosystematics of *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Cricetidae) from Venezuela. *Cytogenetics and Cell Genetics*. 69:44-49.
- DÍAZ , A. 1993. Caracterización del habitat de algunas especies de pequeños mamíferos de la selva nublada Monte Zerpa, Mérida. *Ecotropicos* 6(1):1-9.
- DÍAZ, A. y J. PÉFAUR. 1982. Morfología del baculum de algunos roedores cricétidos venezolanos. Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología, Mérida, Venezuela.
- GARDNER, A.L. y J.L. PATTON. 1976. Kariotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the neotropical cricetine complex. *Occasional Papers of the Museum of Zoology* No. 49.
- HERNÁNDEZ-CAMACHO, J., A. HURTADO, R. ORTIZ y T. WALSCHBURGER. 1992. Centros de endemismo en Colombia. En: Halffter, G. (ed.). *La diversidad biológica iberoamericana I*. Acta Zoológica Mexicana, México.
- HERSHKOVITZ P. 1944. Systematic review of the Neotropical water rats of the genus *Nectomys* (Cricetinae). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 58:1-101.
- MÁRQUEZ E.J., M. AGUILERA y M. CORTI. 2000. Morphometric and chromosomal variation in populations of *Oryzomys albigularis* (Muridae: Sigmodontinae) from Venezuela: multivariate aspects. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65:84-99.
- MUSSER, G.G. 1979. Results of the archbold expeditions, No. 102. The species of *Chiropodomys* arboreal mice of Indochina and the Malay archipelago. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162:6.

- OSPINA, A.M. 2002. Estudio morfológico de *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Sigmodontinae) en Cundinamarca, Colombia. Trabajo de Grado (Licenciatura en Biología) Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Facultad de Ciencias y Educación, Proyecto Curricular de Licenciatura en Biología.
- PACHECO, V. 2008. Genus *Thomasomys*. In: Gardner A.L. (ed.) Mammals of South America Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews and bats. The University Chicago Press, Chicago and London.
- PATTERSON, B.D., S. SOLARI y P.M. VELAZCO. 2012. The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals. In: Patterson B. D. y L. P. Costa, (eds.) Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals. The University Chicago Press, Chicago.
- PATTON J.L. 1986. Patrones de distribución y especiación de fauna de mamíferos de los bosques nublados andinos del Perú. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso 17:87-94.
- PATTON J.L. 2000. Mammals of the rio Jurua and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. Bulletin of the American Museum of Natural History 244.
- PÉFAUR J.E. y A. DÍAZ. 1985. Small mammal species diversity in the Venezuelan Andes. Acta Zoologica Fennica 173:57-59.
- PERCEQUILLO, A. 2003. Sistemática de *Oryzomys baird*, 1858: Definição dos grupos de espécies e revisão taxonômica do grupo albigularis (Rodentia, Sigmodontinae). Tesis Doctoral, Universidad de São Paulo, São Paulo, Brasil.

PERCEQUILLO, A.R. 2015. Genus *Nephelomys*. In: Mammals of South America Volume 2 Rodents (Patton J.L., U.F.J. Pardiñas y G. D'Elía eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London.

PRADO J.R. y A.R. PERCEQUILLO. 2013. Geographic distribution of the genera of the Tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* 44(1):1-120.

REIG, O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high andean rodents. In: High Altitude Tropical Biogeography (Vuilleumier F. y M. Monasterio eds.). University Press, New York.

RIDGWAY, R. 1912. Color standards and color nomenclature. Washington.

RIVAS B. 1997. Características morfológicas y ecológicas de *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) para Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* Tomo LVII, número 147, enero/junio.

RIVAS B.A. y J.E. PÉFAUR. 1999a. Variación craneana entre sexo y edad en *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae). *Mastozoología Neotropical* 6(1):61-70.

RIVAS B.A. y J.E. PÉFAUR. 1999b. Variación geográfica en poblaciones venezolanas de *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae). *Mastozoología Neotropical* 6(1):47-59.

SCHULTER, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16(7): 372-380.

SOLARI, S. P.M. VELAZCO y B.D. PATTERSON. 2012. Hierarchical organization of neotropical mammal diversity and its historical basis. In: Patterson B. D. y L. P. Costa,

- (eds.) Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals. The University Chicago Press, Chicago.
- TIMM, R.M. y B.D. PATTERSON. 2008. Genus *Caenolestes*. In: Gardner A.L. (ed.) Mammals of South America Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews and bats. The University Chicago Press, Chicago and London.
- TINOCO, N. 2015. Caracterización molecular, morfológica y morfométrica del complejo *Nephelomys albigularis* Tomes, 1860 (Rodentia: Cricetidae), y su distribución en el Ecuador. Disertación previa a la obtención del título de Licenciado Ciencias Biológicas, Escuela de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- TRIBE, C.J. 1996. The Neotropical rodent genus *Rhipidomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) – a taxonomic revision. University College London, Doctor of Philosophy Thesis, 316p.
- VOSS, R.S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. Bulletin of the American Museum of Natural History 188(2):259-493.
- VOSS, R.S. 1991. An introduction to the neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History 210.
- WEKSLER, M., A.R. PERCEQUILLO y R.S. VOSS. 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). Am. Mus. Novit. 3537:1–29.
- WOODMAN, N. y J. PÉFAUR. 2008. Order Soricomorpha. In: Gardner A.L. (ed.) Mammals of South America Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews and bats. The University Chicago Press, Chicago and London.

APÉNDICE 1. ESPECÍMENES EXAMINADOS

Los acrónimos de los museos corresponden a: Colección de Mamíferos “Alberto Cadena García”, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN), Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV), Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), Colección Zoológica PSO-Z No. 041 de la Universidad de Nariño (MUN), Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia (CTUA) y Sección de Mastozoología del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M).

COLOMBIA: *Nephelomys childi*: AHO-058 (ICN) ♀ Boyacá: municipio Paipa, Parque Natural Municipal Ranchería, vereda Rincón de Españoles, sitio El Pantano; AVS-019 (ICN) ♀ Boyacá: municipio Paipa; AVS-033 (ICN) ♀ Boyacá: municipio Paipa; AVS-036 (ICN) ♂ Boyacá: municipio Paipa; CAC-003 (ICN) ♂ Boyacá: Chiquinquirá, vereda Varela; CAC-004 (ICN) ♀ Boyacá: Chiquinquirá, vereda Varela; EML-012 (ICN) ♂ Boyacá: municipio Paipa, Parque Natural Municipal Ranchería, vereda Rincón de Españoles, sitio El Pantano; EML-155 (ICN) ♀ Boyacá: municipio Paipa, Parque Natural Municipal Ranchería, vereda Rincón de Españoles, sitio El Pantano; EML-195 (ICN) ♂ Boyacá: municipio Paipa, Parque Natural Municipal Ranchería, vereda Rincón de Españoles, sitio El Pantano; GAC-001 (ICN) ♂ Cundinamarca: Albán, vereda Jaba; ICN-13246 ♀ Cundinamarca: Cabrera; ICN-14449 ♂ Cundinamarca: Municipio Guasca, bosque Palacios. Alt. 2920 m.; ICN-14450 ♀ Cundinamarca: Municipio Guasca, bosque Palacios. Alt. 2920 m.; ICN-15924 ♂ Cundinamarca: Municipio Bojaca, vereda Fute, finca San Cayetano. Alt. 2650 m. coord. 4° 38' N; 74° 19' W; ICN-15929 ♂ Cundinamarca: Municipio Facatativa, vereda La Selva, finca La Selva. Alt. 2900 m. coord. 4° 52' N; 74° 22' W; ICN-17112 ♀ Colombia, Cundinamarca, Municipio Bojaca, Vereda Santa Barbara,

finca El Macanal, 2420 m.s.n.m, N 4° 39' W 74° 20' ; ICN-17114 ♀ Colombia, Cundinamarca, Municipio Bojaca, Vereda Santa Barbara, finca El Macanal, 2420 m.s.n.m, N 4° 39' W 74° 20' ; ICN-17117 ♀ Colombia, Cundinamarca, Municipio Bojaca, Vereda Santa Barbara, finca El Macanal, 2420 m.s.n.m, N 4° 39' W 74° 20' . ICN-17118 ♀ Colombia, Cundinamarca, Municipio Bojaca, Vereda Santa Barbara, finca El Macanal, 2480 m.s.n.m, N 4° 39' W 74° 20'; ICN-17119 ♂ Colombia, Cundinamarca, Municipio Bojaca, Vereda Santa Barbara, finca El Macanal, 2420 m.s.n.m, N 4° 39' W 74° 20' ; ICN-19927 ♂ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 2000 msnm; ICN-19930 ♀ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 2000 msnm; ICN-19931 ♂ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 2000 msnm; ICN-19932 ♀ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 1950 msnm; ICN-19935 ♀ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 1950 msnm; ICN-19944 ♀ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 2000 msnm; ICN-19946 ♂ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 1950 msnm; ICN-19947 ♂ Santander, municipio Encino, vereda Rionegro, Reserva Biológica Cachalú. Alt. 2150 msnm; ICN-21590 ♂ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías. Alt: 1697. Coord: 6°41'15"N; 73°26'25"W; ICN-21593 ♂ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías. Alt: 1567. Coord: 6°41'10"N; 73°26'7"W; ICN-21594 ♀ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías. Alt: 1697. Coord: 6°41'15"N; 73°26'25"W; ICN-21597 ♀ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías. Alt: 1567. Coord: 6°41'10"N; 73°26'7"W; ICN-

21598 ♂ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías, vía a Galán. Alt: 1800. Coord: 6°40'59"N; 73°25'37"W; ICN-21599 ♀ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías. Alt: 1567. Coord: 6°41'10"N; 73°26'7"W; ICN-21600 ♀ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías. Alt: 1567. Coord: 6°41'10"N; 73°26'7"W; ICN-21603 ♂ Santander: El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías. Alt: 1600. Coord: 6°40'46"N; 73°26'39"W; ICN-8161 ♀ Cundinamarca: San Francisco, vereda Sabaneta, cerro Cueva Grande; ICN-8162 ♀ Cundinamarca: San Francisco, vereda Sabaneta, cerro Cueva Grande; ICN-8482 ♀ Cundinamarca: Tena, Laguna de Pedro Palo; JCG-012 (ICN) ♀ Boyacá: municipio Paipa; JCG-014 (ICN) ♂ Boyacá: municipio Paipa; JCG-021 (ICN) ♀ Boyacá: municipio Paipa; UV-7035 ♂ Huila: Cueva de Los Guácharos, 10 km Sur de Palestina, río Suaza; UV-8242 ♂ Cundinamarca: Bogotá, El Delirio; UV-8243 ♂ Cundinamarca: Bogotá, El Delirio; UV-8245 ♀ Cundinamarca: Bogotá, El Delirio; UV-8247 ♀ Cundinamarca: Bogotá, El Delirio; GEP-929 (ICN) ♂ Casanare: Chameza, Vereda Jordan, Finca Don Elver; GEP-931 ♀ Casanare: Chameza, Vereda Jordan, Finca Jose Domingo Toro; ICN-11045 ♀ Cundinamarca: Municipio Junin, Reserva biológica Carpanta. Alt. 2500 msnm.; ICN-11126 ♂ Cundinamarca: Municipio Junin, Reserva biológica Carpanta. Alt. 2500 msnm.; *Nephelomys maculiventer*: AMA-152 (ICN) ♂ Magdalena: Santa Marta, corregimiento Minca, vereda Bella Vista (Reserva Natural de las Aves El Dorado), Sierra Nevada de Santa Marta, en bosque; AMA-156 (ICN) ♀ Magdalena: Santa Marta, Corregimiento Minca, vereda Bella Vista (Reserva Natural de las Aves El Dorado), Sierra Nevada de Santa Marta, en bosque; AMA-163 (ICN) ♂ Magdalena: Santa Marta, Corregimiento Minca, vereda Bella Vista (Reserva Natural de las Aves El Dorado), Sierra Nevada de

Santa Marta, en bosque; ICN-18652 ♀ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria, sitio Mirador; ICN-18654 ♂ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria; ICN-18657 ♂ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria, sitio El Mirador; ICN-18658 ♂ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria, sitio El Mirador; ICN-18659 ♀ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria, sector Jaramillo; ICN-18661 ♂ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria, sector Jaramillo; ICN-18665 ♀ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria; ICN-18666 ♂ Magdalena: Mpio. Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Vda. El Campano, Corrg. Minca, Hda. La Victoria; ICN-5403 ♂ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5404 ♀ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5405 ♂ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5406 ♂ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5407 ♂ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5408 ♂ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5410 ♂ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5411 ♂ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt. 2000 m.; ICN-5414 ♀ Magdalena: Santa Marta, Serranía San Lorenzo, estación Inderena. Alt.

1830 m. *Nephelomys meridensis*: ICN-16678 ♂ Santander: Mpio. Tona, vda. Guarumales, finca El Pajal. Coordenadas 07° 08' 14.1" N; 72° 59' 56.7" W. Alt. 2150 msnm.; ICN-16679 ♀ Santander: Mpio. Tona, vda. Guarumales, finca El Pajal. Coordenadas 07° 08' 14.1" N; 72° 59' 56.7" W. Alt. 2150 msnm.; ICN-16681 ♀ Santander: Mpio. Floridablanca, vereda el Diviso, finca El Diviso. Coordenadas 07° 08' 31" N; 73° 02' 0.99" W. Alt. 1850 msnm.; ICN-16685 ♂ Santander: Mpio. Floridablanca, vereda el Diviso, finca El Diviso. Coordenadas 07° 08' 31" N; 73° 02' 0.99" W. Alt. 1850 msnm.; ICN-16686 ♀ Santander: Mpio. Floridablanca, vereda el Diviso, finca El Diviso. Coordenadas 07° 08' 31" N; 73° 02' 0.99" W. Alt. 1850 msnm.; ICN-16691 ♂ Santander: Mpio. Floridablanca, vda. Buenavista, finca Balcones. Coordenadas 07° 07' 55.2" N; 73° 00' 29.2" W. Alt. 2160 msnm.; ICN-16696 ♂ Santander: Mpio. Floridablanca, vda. San Ignacio, finca La Esperanza. Coordenadas 07° 06' 39.5" N; 73° 01' 52.6" W. Alt. 2050 msnm.; ICN-16697 ♂ Santander: Mpio. Floridablanca, vda. San Ignacio, finca La Esperanza. Coordenadas 07° 06' 39.5" N; 73° 01' 52.6" W. Alt. 2050 msnm. ICN-16698 ♂ Santander: Mpio. Floridablanca, vda. San Ignacio, finca La Esperanza. Coordenadas 07° 06' 39.5" N; 73° 01' 52.6" W. Alt. 2050 msnm. ICN-17194 ♂ Colombia, Santander, Municipio Tona, Sitio El Mortiño, carretera Bucaramanga-Cúcuta Km 18, 1700-1800 m.s.n.m., N 7° 08' W 72° 59'; ICN-18587 ♀ Cesar: Serranía de Perijá, Municipio la Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Zumbador. Alt: 1000-1800msnm; ICN-18588 ♂ Cesar: Serranía de Perijá, Municipio la Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Zumbador. Alt: 1000-1800msnm; ICN-18589 ♀ Cesar: Serranía de Perijá, municipio La Paz, corregimiento San José de Oriente, sitio El Páramo. Alt: 2924. 10°14'49"N/72°58'16.2"W; ICN-18590 ♂ Cesar: Serranía de

Perijá, Municipio la Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Zumbador. Alt: 1000-1800msnm; ICN-18593 ♂ Cesar: Serranía de Perijá, Municipio la Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Zumbador. Alt: 1000-1800msnm; ICN-18594 ♂ Cesar: Serranía de Perijá, Municipio la Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Zumbador. Alt: 1000-1800msnm; ICN-18596 ♀ Cesar: Serranía de Perijá, Municipio la Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Zumbador. Alt: 1000-1800msnm; ICN-18598 ♂ Cesar: Serranía de Perijá, Municipio la Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Zumbador. Alt: 1000-1800msnm; IMV-340 (ICN) ♀ Guajira: Urumita, Serrania del Perija, Cerro Pintado; ICN-14727 ♀ Boyacá: Municipio Guacamayas, vereda El Alizal, Bosque alto denso. Coordenadas 6° 26' 36.4" N; 72° 32' 46.4" W.; ICN-14734 ♂ Boyacá: Municipio La Uvita, vereda El Hatico. Alt. 3372 m. En bosque alto denso Coordenadas 6° 18' 43.8" N; 72° 31' 32.5" W; ICN-14740 ♂ Boyacá: Municipio San Mateo, vereda San José, montes La Viga, finca El Contenido. Alt. 3200 m. Coordenadas 6° 21' 51.1" N; 72° 32' 20.1" W. En bosque alto denso; RCFR-087 (ICN) ♂ Norte de Santander: municipio Pamplonita, vereda Pica Pica, Coordenadas N7 25.704 W72 35.312.

Nephelomys pectoralis: UV-2225 ♀ Valle del Cauca: Campamento "Corea", Parque Natural Nacional Farallones; UV-2560 ♀ Valle del Cauca: Corea, Los Farallones de Cali. Alt: 2500m; UV-2561 ♀ Valle del Cauca: Corea, Los Farallones de Cali. Alt: 2500m; UV-2566 ♀ Valle del Cauca: Corea, Reserva Forestal Farallones de Cali. Alt: 2500m; UV-4380 ♂ Valle del Cauca: Campamento "Corea", Parque Natural Nacional Farallones, nacimiento río Meléndez; CTUA-1129 ♂ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Salada, Finca La Glorieta propiedad del señor valvino Jaramillo, bosque a 15 minutos de la casa

del agregado Nelson Tirado. N5°37'55,9" / W 75°47'0,3"; CTUA-1130 ♀ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Salada, Finca La Glorieta propiedad del señor valvino Jaramillo, bosque a 15 minutos de la casa del agregado Nelson Tirado. N5°37'55,9" / W 75°47'0,3"; CTUA-1132 ♂ Antioquia: municipio Jardín, Vda. Macanas, Finca Valsora (Propietario Antonio Jaramillo), cerca al Río Dojurgo; CTUA-1133 ♀ Antioquia: municipio Jardín, Vda. Macanas, Finca Valsora (Propietario Antonio Jaramillo), cerca al Río Dojurgo; CTUA-1135 ♂ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2348m Coord: 5,48992; -75.88932; CTUA-1138 ♀ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2363m Coord: 5,43989; -75,88858; CTUA-1139 ♂ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2363m Coord: 5,43989; -75,88858; CTUA-1140 ♀ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2350m Coord: 5,4898; -75.881; CTUA-1141 ♂ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2350m Coord: 5,4898; -75.881; CTUA-1143 ♂ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2350m Coord: 5,4898; -75.881; CTUA-1145 ♀ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2350m Coord: 5,4898; -75.881; CTUA-1146 ♂ Antioquia: municipio Jardín, Vda. La Mesenia, Reserva Fundacion Colibri. Alt: 2350m Coord: 5,4898; -75.881; ICN-11947 ♀ Risaralda: Municipio de Mistrato, corregimiento de Puerto de Oro. Alt. 1190 msnm.; ICN-11948 ♂ Risaralda: Municipio de Mistrato, corregimiento de Puerto de Oro. Alt. 1160 msnm.; ICN-11949 ♀ Risaralda: Municipio de Mistrato, corregimiento de Puerto de Oro. Alt. 1130 msnm.; ICN-11973 ♂, ICN-11974 ♂, ICN-11975 ♂, ICN-11976 ♂, ICN-11978 ♂, ICN-11979 ♂, ICN-11980 ♀, ICN-11981 ♂,

ICN-11982 ♂, ICN-11984 ♂, ICN-11985 ♀, ICN-11986 ♂, ICN-11987 ♀, ICN-11988 ♂, ICN-11989 ♂, ICN-11991 ♀, ICN-11992 ♂, ICN-11993 ♂, ICN-11994 ♂, ICN-11995 ♀, ICN-11997 ♂, Risaralda: Municipio de Santuario, vereda Los Planes. Alt. 2530 msnm.; ICN-12002 ♀, ICN-12003 ♀, ICN-12004 ♂, ICN-12005 ♂, ICN-12006 ♂, ICN-12007 ♂, ICN-12008 ♀, ICN-12009 ♀, ICN-12010 ♀, ICN-12011 ♀, ICN-12012 ♂, ICN-12013 ♂, ICN-12014 ♀, ICN-12015 ♂, ICN-12016 ♂, ICN-12017 ♀, ICN-12020 ♀, ICN-12021 ♀, ICN-12022 ♀, ICN-12023 ♀, Risaralda: Municipio de Santuario, vereda El Campamento. Alt. 2500 msnm.; ICN-12362 ♂ Risaralda: Mistrato, corregimiento San Antonio del Chami, cercanías de la quebrada San Antonio; ICN-12363 ♀ Risaralda: Mistrato, corregimiento San Antonio del Chami, cercanías de la quebrada San Antonio; ICN-12364 ♀ Risaralda: Mistrato, corregimiento San Antonio del Chami, cercanías de la quebrada San Antonio; ICN-12365 ♂ Risaralda: Mistrato, corregimiento San Antonio del Chami, cercanías de la quebrada San Antonio; ICN-12617 ♀ Risaralda: Municipio Santuario, vereda el campamento. Alt. 2500 m.; ICN-12714 ♀ Risaralda: Municipio Mistrato, vereda Mampay, kilometro 10 carretera Mistrato - San Antonio del Chami. Alt. 1950 m.; ICN-13182 ♂ Valle del Cauca: Jamundi, vereda La Despensa, finca La Despensa. Alt. 1750 m.; ICN-13186 ♂ Valle del Cauca: Jamundi, vereda La Despensa, finca La Despensa. Alt. 1750 m.; ICN-13187 ♂ Valle del Cauca: Jamundi, vereda La Despensa, finca La Despensa. Alt. 1750 m.; ICN-13188 ♀ Valle del Cauca: Jamundi, vereda La Despensa, finca La Despensa. Alt. 1750 m.; ICN-16485 ♀ Antioquia: Municipio Jardín, vereda La Linda. Alt. 2440 m.; ICN-16525 ♀ Antioquia: Municipio Andes, corregimiento Santa Rita, vereda La Soledad, finca La Reina. Alt. 2140 m.; ICN-16527 ♂ Antioquia: Municipio Andes, corregimiento Santa Rita, vereda La Soledad, finca La Reina. Alt. 2080

m.; ICN-16528 ♀ Antioquia: Municipio Andes, corregimiento Santa Rita, vereda La Soledad, finca La Reina. Alt. 2080 m.; MHNUC-M-01317 ♀ Cauca: municipio El Tambo, Tambito, Acopio de leña en cabaña del funcionario; MHNUC-M-01319 ♂ Cauca: municipio El Tambo, Tambito, Estación del Bosque; MHNUC-M-01320 ♂ Cauca: municipio El Tambo, Tambito, Estación del Bosque; MHNUC-M-01321 ♂ Cauca: municipio El Tambo, Tambito, Estación del Bosque; MHNUC-M-01325 ♂ Cauca: municipio El Tambo, Tambito, Estación del Bosque; MHNUC-M-01354 ♂ Cauca: municipio Argelia, El Naranjal, Finca El Naranjal; MHNUC-M-01358 ♀ Cauca; municipio Argelia, El Naranjal, quebrada La Tolda. 2° 17' 26" N / 77° 20' 45" W; UV-12126 ♂ Valle del Cauca: municipio Bolívar, Corregimiento La Tulia, Hacienda La Argelia; UV-3561 ♂ Valle del Cauca: río Pance, 2 km al este del pueblo de Pance; UV-4398 ♂ Cauca: Hacienda "Mirador", propiedad Cartón de Colombia, Cerro Munchique; UV-7091 ♂, UV-7111 ♀, UV-7112 ♂, Cauca: municipio Munchique. Altura 2500m; UV-7601 ♂, UV-7602 ♂, Cauca: Hacienda "Mirador", propiedad Cartón de Colombia, Cerro Munchique; ICN-12716 ♀ Risaralda: municipio Pueblo Rico, vereda Ciató, inmediaciones de la Quebrada La Cristalina. Alt. 1600 m.; ICN-16603 ♂ Risaralda: Mpio. Pueblo Rico, camino a la bocatoma; ICN-6897 ♂ Valle: Dagua, El Queremal, Antena de Tokio; MHNUC-M-01572 ♂, MHNUC-M-01579 ♂, MHNUC-M-01580 ♂, MHNUC-M-02055 ♂ Cauca: municipio El Tambo, Sector La Romelia. Parque Nacional Natural Munchique; UV-11171 ♂ Valle del Cauca: municipio Dagua, Morro Frío; UV-12190 ♂, UV-12191 ♀ Valle del Cauca: municipio El Cairo, Alto de Galápagos, Valle-Chocó; UV-12251 ♂, UV-12252 ♀, UV-12253 ♂, UV-12256 ♀, UV-12257 ♀, UV-12449 ♂ UV-12653 ♀, UV-12654 ♀, UV-12655 ♀, UV-12656 ♂, UV-12657 ♂, UV-12658 ♂, UV-12661 ♀, UV-

13095 ♂, UV-13096 ♂, UV-13100 ♂, UV-13102 ♂, UV-13103 ♀ Valle del Cauca: municipio El Cairo, Estación Biológica Cerro del Inglés; UV-12357 ♀, UV-12358 ♀, UV-12359 ♂, UV-12360 ♂, UV-12361 ♀, UV-12362 ♀, UV-12571 ♂, UV-12572 ♀, UV-13335 ♂, UV-13338 ♀, UV-4163 ♀, UV-4460 ♂, UV-4461 ♂, UV-4462 ♂, UV-4464 ♂, UV-4465 ♂, UV-4466 ♂, UV-4471 ♀, UV-4477 ♀ Valle del Cauca: municipio El Cairo, Alto de Galápagos, Valle-Chocó; UV-13487 ♂ Chocó: municipio San José del Palmar. 4°50'33" 76°12'58,7"W; UV-13525 ♀ Valle del Cauca: municipio Dagua, vereda La Esmeralda; UV-2271 ♀ Valle del Cauca: Camino entre Lago Calima y Campo Alegre. Alt: 900m; UV-4162 ♀ Valle del Cauca: municipio El Cairo, Alto de Galápagos, Valle-Chocó. *N. sp. 1*: ICN-12930 ♂, ICN-12931 ♀, ICN-12932 ♀ Tolima: Ibagué, inspección de policía Juntas, vereda El Rancho, finca El Rancho. Alt. 2650 msnm; ICN-15179 ♂ Caldas: Manizales, sitio Reforestación El Laurel, Reserva Rio Blanco. Alt. 3100 m.; ICN-15950 ♂ Huila: Mpio La Plata, Insp. policía Moscopan; ICN-16432 ♀ Antioquia: Municipio El Retiro, 4 Km. al sur del municipio, vereda Puente Peláez, finca Cañaveral (antiguamente parte de la finca El Sinú). Alt. 2100 m. Coordenadas 6° 01' N; 75° 30' O.; ICN-16739 ♀, ICN-16740 ♀, ICN-16741 ♀, ICN-16742 ♂, ICN-16744 ♂ Colombia, Caldas, Mpio. Manizales, Alto del Laurel, Sitio la Navarra, 3020 m.s.n.m; ICN-16743 ♂ Colombia, Caldas, Mpio. Manizales, Alto del Laurel, Sitio la Navarra, 2980 m.s.n.m.; ICN-16835 ♀ Colombia, Antioquia, Mpio. Amalfi, Vda. Las Animas, monte cerca de la escuela, 1540 m.s.n.m., N 6°56' W 75°01'.; ICN-17036 ♀, ICN-17037 ♂ Antioquia: Municipio Amalfi, Vereda Guayabito, finca Costa Rica, altura:1844 m; coord: 6°25'25"N / 75°05'56.7"W; ICN-7652 ♀ Cauca: Belalcázar (Páez), Km. 44 cabaña Inderena "Los Termales", Parque Nal. Nevado del Huila; UV-7057 ♂, UV-7058 ♂, UV-7059 ♂, UV-7060 ♂, UV-7061 ♂,

UV-7062 ♀, UV-7063 ♀, UV-7064 ♀, Antioquia: municipio Guatapé; UV-9661 ♂
Nariño: municipio Pasto, El Encano, Laguna La Cocha (Guames). Altura 2700m; ICN-
11660 ♂ Quindío: Municipio Filandia, estación Forestal finca Bremen - La Popa, CRQ
(Corporación Regional del Quindío). Alt. 2000 msnm.; ICN-11661 ♀ Quindío: Municipio
de Salento, estación Forestal y Truchícola finca Navarco - La Linea, (Corporacion
Regional del Quindío) CRQ. Alt. 2960 msnm.; ICN-11674 ♀ Quindío: Municipio de
Salento, vereda Cocora, Estación Forestal finca La Montaña. Alt. 2900 msnm.: ICN-11676
♀ Quindío: Municipio de Salento, vereda Cocora, Estación Forestal finca La Montaña.
Alt. 2680 msnm.; ICN-11677 ♂ Quindío: Municipio de Salento, vereda Cocora, Estación
Forestal finca La Montaña, CRQ (Corporación Regional del Quindío). Alt. 2680 msnm.;
ICN-11679 ♂ Quindío: Municipio de Salento, estación Forestal y Truchícola finca
Navarco - La Linea, (Corporacion Regional del Quindío) CRQ. Alt. 2950 msnm.; ICN-
11680 ♂, ICN-11683 ♂ Quindío: Municipio de Salento, estación Forestal finca Navarco -
La Linea, Corporacion Regional del Quindío - CRQ. Alt. 2960 msnm.; ICN-11681 ♀
Quindío: Municipio de Salento, estación Forestal finca Navarco - La Linea, Corporacion
Regional del Quindío - CRQ. Alt. 2950 msnm.; ICN-12119 ♀ Risaralda: Municipio
Pereira, Corregimiento La Florida, al inicio del camino al cerro Morro Azul, PRN
Ucumarí. Alt: 1900msnm; ICN-12120 ♀ Risaralda: Municipio Pereira, Corregimiento La
Florida, Vda La Suiza, Quebrada La Hacienda, PRN Ucumari. Alt. 1950 msnm.; ICN-
12121 ♂, ICN-12122 ♂, ICN-12127 ♀, ICN-12129 ♂, ICN-12130 ♂, ICN-12132 ♂,
Risaralda: Municipio Pereira, Corregimiento La Florida, Vda La Suiza, Quebrada La
Hacienda, PRN Ucumari. Alt. 1950 msnm.; ICN-12124 ♀, ICN-12141 ♀, ICN-12153 ♂,
ICN-12155 ♂, Risaralda: Mpio Pereira, Corregimiento La Florida, Vereda La Pastora,

cañon La Cascada, PRN Ucumarí. Alt. 2560 msnm; ICN-12125 ♀, ICN-12139 ♂, ICN-12143 ♂ Risaralda: Mpio Pereira, Corregimiento La Florida, Vereda La Pastora, cañon La Cascada, PRN Ucumarí. Alt. 2490 msnm.; ICN-12133 ♂, ICN-12134 ♂, ICN-12135 ♂, ICN-12136 ♀, ICN-12138 ♂, ICN-12140 ♀, ICN-12147 ♂, ICN-12152 ♂ Risaralda: Municipio Pereira, Corregimiento La Florida, Vereda La Pastora, Cañon de la Cascada. PRN Ucumari. Alt. 2550 msnm.; ICN-12144 ♀, ICN-12154 ♂, ICN-12156 ♂, ICN-12187 ♂, Risaralda: Municipio Pereira, Corregimiento La Florida, Vereda La Pastora, Cañon de la Cascada. PRN Ucumari. Alt. 2540 msnm.; ICN-12148 ♀ Risaralda: Municipio Pereira, Corregimiento La Florida, Vereda La Pastora, Cañon de la Cascada. PRN Ucumari. Alt. 2570 msnm.; ICN-12151 ♂ Risaralda: Municipio Pereira, Corregimiento La Florida, Vereda La Pastora, Cañon de la Cascada. PRN Ucumari. Alt. 2530 msnm.; ICN-12942 ♀ Risaralda: Municipio Pereira, corregimiento La Florida, vereda La Pastora, PNN Ucumari. Alt. 2470 m.; ICN-13671 ♀ Quindio: Mpio. Pijao, Vda. El Guamal, finca La Cristalina de la C.R.Q., 1 Km. N, 3 Km. E. Pijao. Alt. 2100 m.; ICN-16566 ♂ Risaralda: Municipio Pereira, corregimiento La Florida, vereda La Pastora, camino a la Laguna, PRN Ucumari. Alt. 2450 m.; ICN-16568 ♀ Risaralda: Municipio Pereira, corregimiento La Florida, vereda La Pastora, camino a Las Cascadas, PRN Ucumari. Alt. 2450 m.; ICN-16569 ♂ Risaralda: Municipio Pereira, corregimiento La Florida, vereda La Pastora, bosque Los Chorros, PRN Ucumari. Alt. 2600 m. UV-10308 ♂, UV-10309 ♂, UV-10315 ♀, UV-10316 ♀, UV-10318 ♀, UV-10319 ♀, UV-10321 ♀, UV-10885 ♂, UV-10886 ♂, UV-10887 ♂, UV-10888 ♂, UV-10892 ♀, UV-10893 ♀ Valle del Cauca: municipio Florida, Hacienda Los Alpes; UV-11707 ♂, UV-11709 ♀ Valle del Cauca: municipio Buga, Corregimiento La Habana, Vereda El Janeiro, finca Santelina; UV-11982 ♀, UV-

11983 ♂ Valle del Cauca: municipio Sevilla, Vereda Cristales, cabaña CVC; UV-11984 ♂, UV-12417 ♂, UV-12418 ♀, UV-12419 ♂, UV-12420 ♂ Valle del Cauca: municipio Buga, Corregimiento La Habana, Vereda El Janeiro, finca Santelina; UV-15044 ♂, UV-15045 ♀, UV-15046 ♀ Valle del Cauca: municipio Cerrito, Finca La Alicia, corregimiento Tenerife. 3°44'37"N 76°3'15"W; UV-3554 ♂ UV-3555 ♂, UV-3556 ♂, UV-3557 ♂, UV-3558 ♀, UV-3559 ♀, UV-3560 ♀, Valle del Cauca: municipio Florida, Hacienda Los Alpes; BGV-070 (ICN) ♀ Caldas; municipio Manizales, vereda Las Palomas, sitio Viveros, Reserva Natural Hidrográfica Río Blanco; BGV-081 (ICN) ♂ Caldas; municipio Manizales, vereda Las Palomas, sitio Viveros, Reserva Natural Hidrográfica Río Blanco; CTUA-893 ♀, CTUA-894 ♂, CTUA-895 ♂, CTUA-896 ♀, CTUA-898 ♀, CTUA-899 ♀, CTUA-900 ♂, Antioquia: municipio Sonsón, Vda. Norí, Finca La Alejandria; ICN-15171 ♂, ICN-15172 ♂, ICN-15173 ♂, Caldas: ICN-15175 ♀, ICN-15176 ♂, ICN-15177 ♂, Manizales, vereda Las Palomas, sitio Viveros, Reserva Rio Blanco. Alt. 2600 m.; ICN-16759 ♀ Colombia, Antioquia, Mpio. La Unión, Vda. El Tambo, Finca Cde. Margarita Molina; ICN-16939 ♂ Colombia, Antioquia, Municipio Medellín, Vereda Media Luna, finca La Aguada, 2040 m.s.n.m.; ICN-16941 ♂ Colombia, Antioquia, Municipio Medellín, Vereda Piedras Blancas, Quebrada Chorillos, 2370 m.s.n.m.; ICN-16945 ♂, ICN-16946 ♀, ICN-16947 ♂, Colombia, Antioquia, Municipio Medellín, Vereda Santa Helena Central, Bosque El Silletero, 2200 m.s.n.m. *N. sp. 2*: CTUA-1014 ♂ Antioquia: municipio Belmira, Vda. Río Arriba, Páramo de Belmira, Cerro El Morro, cerca de la cabaña; CTUA-1173 ♂, CTUA-1174 ♀, CTUA-1175 ♂, Antioquia: municipio Santa Rosa de Osos, Vda. Guanacas, Reserva Natural Guanacas Bosques de Niebla; CTUA-831 ♀, CTUA-832 ♂, Antioquia: municipio Belmira, Vda. Montañitas, Sabanazo T2; CTUA-969 ♀, CTUA-970

♀, CTUA-971 ♂, CTUA-972 ♂, CTUA-973 ♂, Antioquia: municipio Yarumal, Vda. El Rosario, Alto de Ventanas, Finca Villa Nueva; CTUA-974 ♂, CTUA-975 ♀, CTUA-976, ♂, CTUA-977 ♀, JFD -118 (CTUA) ♂, JFD-119 ♀ (CTUA), JFD-123 ♂ (CTUA)

Antioquia: municipio Yarumal, corregimiento El Cedro, Vda. Corcovado, Finca El Bosque, Bosque San Andres; ICN-16084 ♂ Antioquia: Municipio Anori, 9 Km. al sur del municipio, vereda Roble Arriba, bosque La Forzosa. Alt. 1700 m. Coord. 6° 59' N; 75° 08' O.; JFD-057 (CTUA) ♂, JFD-068 (CTUA) ♂, JFD-071 (CTUA) ♂, JFD-072 (CTUA) ♀, JFD-075 (CTUA) ♀, JFD-076 (CTUA) ♀, Antioquia: municipio Anorí, Vda. El Roble, finca Chaquiral; JFD-161 (CTUA) ♀, JFD-163 (CTUA) ♀, JFD-165 (CTUA) ♂ Antioquia: municipio Yarumal, Vda. El Rosario, Alto de Ventanas, Finca Villa Nueva. *N. sp.* 3:

MUN-♀, MUN-♂ Nariño: Reserva Natural La Planada, Ricaurte, Coordenadas 01°9'15"N; 77°59'57"W.

ECUADOR: *Nephelomys albigularis*: QCAZ 4323 ?, QCAZ 4297 ?, QCAZ 4287 ?

Bolívar: Cashca Totoras; QCAZ 4381 ? Bolivar: Cashca; QCAZ 4819 ? Morona Santiago: Serro Bosco; *Nephelomys moerex*: QCAZ 14748 ♀ Mindo, San Miguel de los Bancos, Pichincha; QCAZ 14762 ♂, QCAZ 14753 ♂, QCAZ 14755 ♀ Mindo Pura Vida Lodge, San Miguel de los Bancos, Pichincha.

APÉNDICE 2. MEDIDAS CRANEALES

Anchura mayor anterior de los nasales (AN) mayor anchura entre los dos huesos nasales; longitud de los nasales (LN) distancia de la punta anterior de los nasales a la sutura más posterior entre los huesos nasales y frontales (medida paralela a la superficie de los nasales); mayor anchura interorbital (MAI) mayor anchura o distancia a través de los huesos frontales entre las fosas orbitales; anchura cigomática (AC) mayor anchura a través del proceso cigomático de los huesos escamosos; anchura de la caja craneana (ACC) medida a través de la superficie lateral de la caja craneana, inmediatamente posterodorsal al proceso cigomático del escamoso; longitud occipitonasal (LON) distancia desde la punta de los nasales al margen posterior del occipital; anchura interparietal (AI) tomada entre las suturas hacia la línea media; longitud interparietal (LI) tomada hacia los ángulos laterales formados por la unión de las suturas; longitud fosa orbital (LFO) máxima longitud de la fosa orbital tomada en vista dorsal entre la maxila y la raíz del escamoso del arco cigomático; anchura placa cigomática (APC) menor distancia entre los bordes anterior y posterior de la placa cigomática; longitud cóndilo incisiva (LCI) tomada desde la mayor curvatura de un incisivo superior a la superficie articular de los cóndilos occipitales del mismo lado, medida paralela con el plano sagital del cráneo, excluyendo el proceso gnático; longitud del diastema (LD) desde las coronas del primer molar a la menor curvatura del incisivo del mismo lado; anchura externa de los forámenes incisivos (AEF) mayor anchura externa a través de ambos forámenes; longitud interna de un forámen incisivo (LFI) distancia del borde anterior de uno de los forámenes al borde posterior de éste; anchura fosa mesopterigoidea (AFM) distancia ente los dos bordes de la fosa; anchura cóndilos occipitales (ACO) mayor anchura a través de los lóbulos dorsales de ambos cóndilos occipitales; anchura puente palatino (APP) medida entre los protoconos de

los primeros molares maxilares; longitud puente palatino (LPP) distancia desde el borde posterior del forámen incisivo al margen anterior de la fosa mesopterigoidea; longitud basilar (LB) tomada desde el lado más posterior de los alvéolos incisivos al lado más anterior del forámen magnum; longitud palatilar (LP) tomada desde el lado posterior de los alvéolos incisivos al margen más posterior del puente palatino; mayor longitud de la mandíbula (MLM) tomada desde la parte posterior del proceso condilar, al punto más anterior en el margen superior del alvéolo incisivo visible desde el lado labial; profundidad del ramus (PR) desde la base del proceso coronoide al margen ventral del dentario; longitud diastema mandibular (LDM) tomada desde el lado posterior de los alvéolos incisivos mandibulares al lado anterior de los alvéolos molares mandibulares; longitud oclusal de la serie molar maxilar (LOM) distancia desde el borde anterior de las coronas del primer molar maxilar al borde posterior de las coronas del tercer molar maxilar; altura de los incisivos (ALI) longitud de un cordón que sostiene la mayor curvatura expuesta de un incisivo superior; profundidad de un incisivo (PI) distancia entre las curvaturas mayor y menor de un incisivo superior.

APÉNDICE 3. RESULTADO DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP) DE LAS HEMBRAS DE LAS SIETE POBLACIONES DE *Nephelomys*.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5	Eje 6	Eje 7	Eje 8	Eje 9	Eje 10
LN	0,28	0,83	0,23	-0,31	0,19	0,03	0,16	-0,06	-0,01	-0,07
MAI	0,01	-0,06	0,13	0,04	0,02	0,14	-0,01	0,13	-0,26	-0,20
AC	0,25	-0,24	0,48	0,32	0,38	-0,01	0,12	-0,59	-0,12	0,03
ACC	0,10	-0,10	0,55	-0,01	-0,32	0,41	0,04	0,40	-0,36	0,17
LON	0,49	0,13	-0,34	0,25	-0,46	-0,21	0,07	-0,16	-0,43	0,03
LI	0,02	0,30	-0,12	0,79	0,15	0,32	-0,04	0,27	0,22	-0,11
LFO	0,17	-0,14	0,22	0,05	-0,06	-0,38	0,23	0,22	0,20	-0,61
APC	0,08	0,01	-0,01	0,04	-0,04	-0,08	-0,09	-0,06	0,00	0,16
LCI	0,48	-0,15	-0,06	0,01	0,16	-0,18	0,00	0,27	0,07	0,19
LFI	0,07	-0,10	-0,20	-0,10	0,17	0,21	0,48	0,10	-0,02	0,02
ACO	0,06	-0,05	0,05	-0,09	-0,08	-0,13	0,14	0,25	0,01	-0,17
APP	0,09	-0,11	0,14	-0,03	0,08	-0,05	0,01	0,14	0,23	0,06
LPP	0,13	0,07	0,20	0,03	-0,03	-0,23	-0,68	0,09	0,05	-0,10
LB	0,42	-0,24	-0,26	-0,18	0,28	0,25	-0,07	0,11	0,00	-0,11
LP	0,21	-0,04	-0,13	-0,21	0,25	0,27	-0,38	0,03	-0,05	-0,05
MLM	0,27	-0,05	0,07	-0,09	-0,50	0,37	0,01	-0,29	0,62	-0,01
PR	0,05	-0,05	-0,01	0,01	-0,07	-0,03	-0,08	-0,04	0,01	0,10
LOM	0,03	-0,02	0,05	-0,01	-0,06	-0,05	-0,01	-0,02	0,01	-0,05
ALI	0,09	0,04	0,11	0,06	0,07	-0,29	0,13	0,22	0,25	0,62
PI	0,04	-0,02	0,04	0,03	0,06	-0,08	0,00	0,07	0,01	0,14

	Eje 11	Eje 12	Eje 13	Eje 14	Eje 15	Eje 16	Eje 17	Eje 18	Eje 19	Eje 20
LN	-0,02	-0,07	0,00	0,06	0,01	0,00	0,04	0,00	0,02	0,00
MAI	0,18	0,12	-0,67	0,38	0,20	0,00	-0,30	0,06	0,24	0,00
AC	-0,09	0,11	0,08	0,00	-0,01	0,07	-0,03	-0,02	0,02	-0,02
ACC	0,00	-0,11	0,15	-0,17	-0,03	-0,01	0,10	-0,02	-0,06	-0,02
LON	0,17	0,11	0,07	0,00	-0,15	0,07	-0,04	0,11	0,02	0,01
LI	-0,03	0,02	0,05	0,02	0,02	0,04	0,06	-0,01	-0,04	-0,01
LFO	0,31	-0,09	-0,06	-0,28	0,03	0,05	0,16	-0,13	-0,05	0,00
APC	0,26	-0,21	0,23	0,09	0,85	-0,01	-0,10	-0,04	-0,20	-0,04
LCI	-0,31	-0,13	-0,16	0,12	-0,07	-0,50	-0,14	-0,31	-0,22	-0,07
LFI	0,12	0,36	0,24	-0,16	0,19	-0,40	0,04	0,07	0,44	0,02
ACO	-0,45	0,45	0,30	0,34	0,16	0,43	-0,16	-0,11	-0,06	0,02
APP	0,43	-0,07	0,34	0,52	-0,32	-0,08	-0,15	0,39	-0,05	-0,10

LPP	-0,12	0,16	0,17	-0,17	0,07	-0,20	-0,07	0,16	0,47	0,03
LB	-0,17	-0,40	-0,02	-0,08	0,06	0,39	0,11	0,31	0,17	0,03
LP	0,39	0,48	0,00	-0,13	-0,08	0,11	0,07	-0,25	-0,35	-0,04
MLM	-0,03	0,08	-0,12	0,01	0,04	-0,02	-0,11	-0,05	0,05	0,08
PR	0,08	-0,05	0,00	0,43	0,01	0,06	0,68	-0,39	0,34	-0,19
LOM	-0,21	0,27	-0,22	0,07	0,18	-0,23	0,52	0,58	-0,36	-0,03
ALI	0,14	0,20	-0,28	-0,24	0,03	0,36	0,00	0,11	0,13	-0,14
PI	0,09	0,01	-0,02	0,11	-0,01	0,01	0,14	-0,05	-0,01	0,96

APÉNDICE 4. RESULTADO DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP) DE LOS MACHOS DE LAS SIETE POBLACIONES DE *Nephelomys*.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5	Eje 6	Eje 7	Eje 8	Eje 9	Eje 10
LN	0,22	-0,84	0,30	-0,22	0,13	0,22	0,11	-0,10	-0,05	0,11
MAI	0,01	0,10	0,12	0,16	-0,03	0,06	0,12	0,04	-0,12	0,07
AC	0,25	0,26	0,44	0,06	0,31	0,31	-0,40	0,20	-0,24	-0,16
ACC	0,09	0,31	0,66	-0,08	-0,38	0,01	0,37	-0,15	0,12	0,28
LON	0,49	-0,17	-0,07	0,43	-0,38	-0,39	0,07	0,19	-0,41	-0,06
LI	0,01	-0,10	0,11	0,62	0,18	0,22	0,14	0,41	0,49	0,00
LFO	0,17	-0,08	0,10	-0,24	-0,34	-0,11	-0,10	0,09	0,42	-0,60
APC	0,07	0,04	0,02	0,03	0,09	0,04	-0,11	-0,04	-0,20	0,03
LCI	0,50	0,12	-0,15	-0,07	-0,10	0,09	-0,29	-0,15	0,35	0,15
LFI	0,10	0,06	-0,24	-0,25	-0,20	0,31	0,22	0,49	0,02	0,06
ACO	0,04	0,07	0,07	-0,04	-0,03	-0,12	-0,05	-0,02	-0,04	0,08
APP	0,09	0,06	0,14	-0,03	-0,02	0,12	-0,13	-0,05	-0,25	-0,32
LPP	0,10	-0,03	0,05	0,28	0,19	-0,25	-0,09	-0,47	0,28	-0,06
LB	0,45	0,15	-0,30	-0,08	0,13	0,32	0,17	-0,22	0,02	-0,01
LP	0,21	0,11	-0,16	0,11	0,13	0,14	0,43	-0,23	-0,10	0,00
MLM	0,26	0,11	0,09	-0,33	0,54	-0,54	0,25	0,33	0,08	0,01
PR	0,04	0,01	0,01	0,04	0,09	-0,08	-0,06	-0,01	-0,03	0,07
LOM	0,02	-0,01	0,07	-0,02	0,02	-0,06	0,03	-0,01	0,10	0,14
ALI	0,11	-0,06	-0,05	-0,06	-0,12	-0,10	-0,43	0,15	0,08	0,59
PI	0,03	0,02	0,01	0,00	-0,01	0,01	-0,07	0,00	0,00	0,01

	Eje 11	Eje 12	Eje 13	Eje 14	Eje 15	Eje 16	Eje 17	Eje 18	Eje 19	Eje 20
LN	0,00	0,04	0,04	0,01	-0,02	-0,02	-0,03	-0,04	-0,05	0,02
MAI	0,16	0,29	0,35	0,24	0,65	-0,28	-0,24	-0,24	-0,06	0,01
AC	0,17	0,22	-0,20	-0,24	-0,06	0,00	-0,08	0,08	-0,04	0,03
ACC	-0,10	-0,13	-0,10	-0,04	-0,07	0,01	0,12	-0,06	-0,05	-0,02
LON	-0,07	0,04	-0,10	-0,11	-0,06	-0,04	0,01	0,01	0,04	0,01
LI	-0,11	-0,17	0,13	0,04	-0,02	0,12	0,08	0,03	0,02	-0,04
LFO	0,20	0,09	-0,01	0,00	0,28	0,23	0,11	0,10	-0,08	-0,04
APC	-0,19	0,17	-0,18	0,59	0,06	0,50	0,32	-0,28	0,05	-0,20
LCI	-0,28	0,03	0,02	0,30	-0,17	-0,12	-0,47	0,02	-0,09	0,00
LFI	0,34	0,16	-0,06	0,16	-0,34	-0,24	0,17	-0,27	0,02	0,01
ACO	0,04	0,34	0,77	-0,12	-0,36	0,32	0,07	0,04	0,00	0,02
APP	0,11	-0,64	0,36	0,31	-0,10	-0,20	0,06	0,00	0,26	-0,10

LPP	0,41	0,12	-0,09	0,00	-0,22	-0,24	0,21	-0,39	0,07	0,00
LB	-0,22	-0,04	0,13	-0,37	0,28	-0,03	0,43	-0,05	0,12	-0,04
LP	0,50	-0,11	-0,08	0,13	-0,02	0,38	-0,26	0,31	-0,13	0,04
MLM	-0,05	-0,13	0,02	0,04	0,05	-0,01	-0,06	-0,10	0,02	-0,01
PR	0,00	0,05	0,06	0,27	-0,01	-0,33	0,44	0,46	-0,61	-0,04
LOM	0,06	0,30	-0,07	0,21	0,05	-0,16	0,13	0,53	0,70	0,03
ALI	0,39	-0,31	0,03	-0,12	0,25	0,18	0,13	0,00	0,03	-0,09
PI	-0,04	-0,09	0,00	0,14	0,05	0,08	0,14	-0,06	0,00	0,97

FIGURA 1. Localidades de los especímenes examinados en este trabajo. Cada color corresponde a una UTO estudiada.

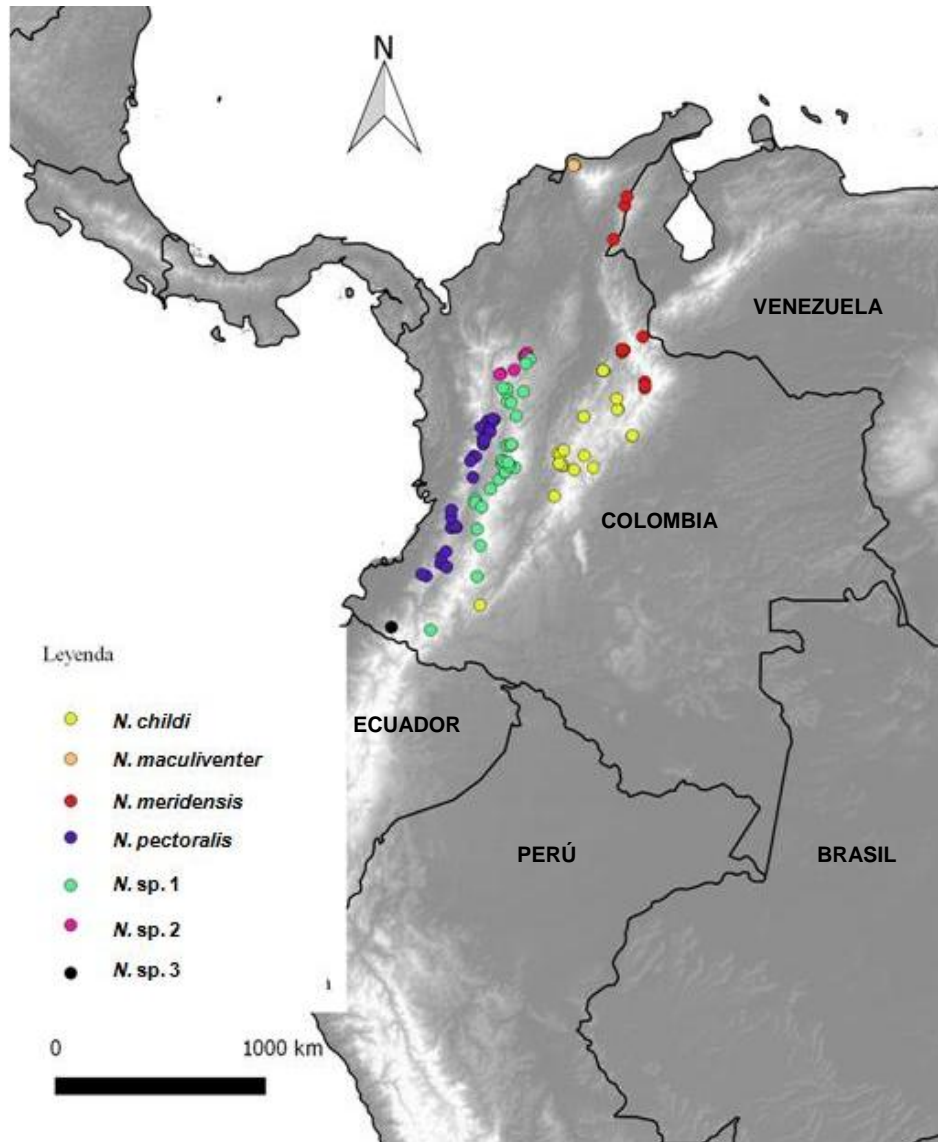


FIGURA 2. Medidas craneales tomadas a los especímenes examinados. Descripción de medidas en apéndice 2.

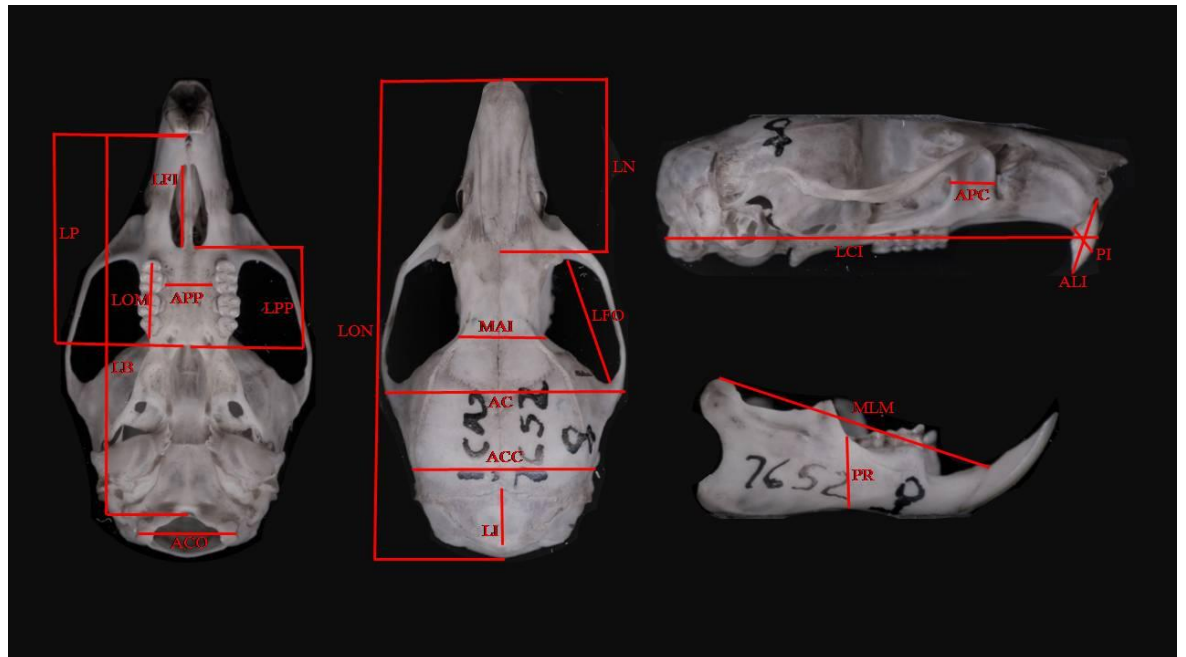


FIGURA 3. Diagrama de dispersión del Análisis de Componentes Principales (ACP) de los componentes 1 y 2 de las hembras de las siete UTOs de *Nephelomys*. Color morado, forma círculo *N. childi*; color azul oscuro, forma asterisco *N. maculiventer*; color verde, forma equis *N. meridensis*; color fucsia, forma cuadrado relleno *N. pectoralis*; color rojo, forma de cruz *N. sp. 1*; color azul oscuro, forma cuadrado *N. sp. 2*; color azul claro, forma triangular *N. sp. 3*.

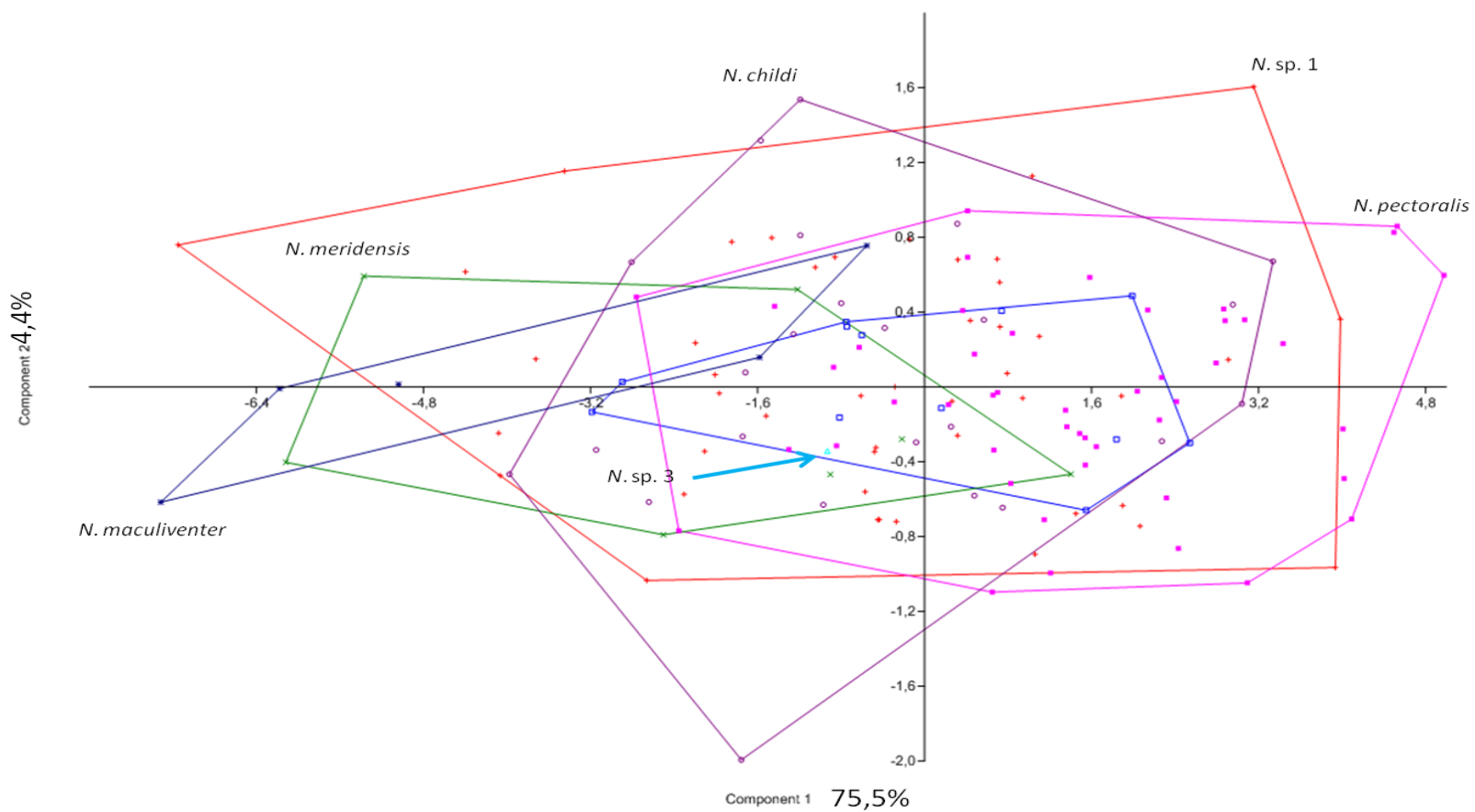


FIGURA 4. Diagrama de dispersión del Análisis de Componentes Principales (ACP) de los componentes 1 y 2 de los machos de las siete UTOs de *Nephelomys*. Color morado, forma círculo *N. childi*; color azul oscuro, forma asterisco *N. maculiventer*; color verde, forma equis *N. meridensis*; color fucsia, forma cuadrado relleno *N. pectoralis*; color rojo, forma de cruz *N. sp. 1*; color azul oscuro, forma cuadrado. *N. sp. 2*; color azul claro, forma triangular *N. sp. 3*.

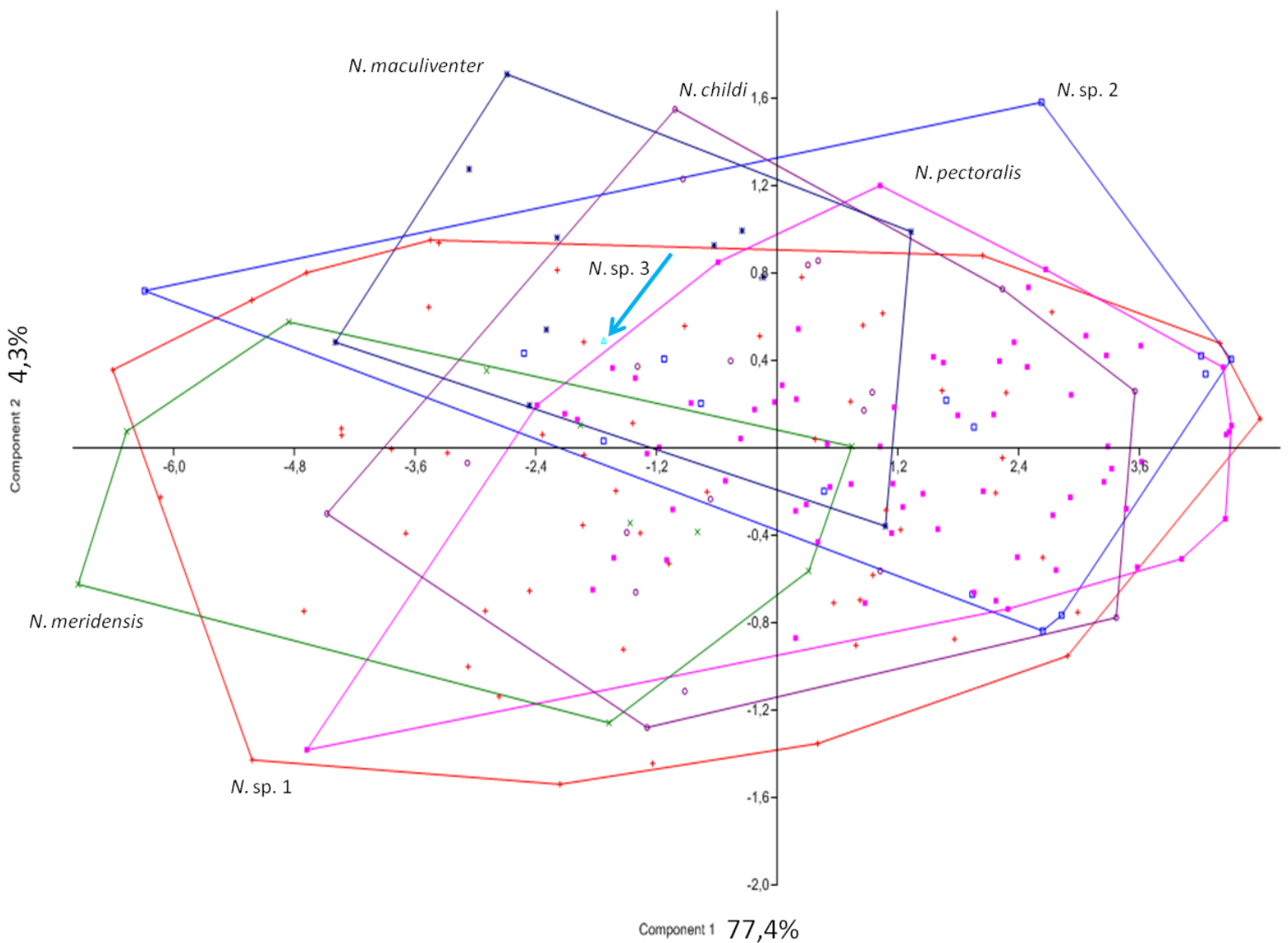


FIGURA 5. Diagrama de dispersión del Análisis de Componentes Principales (ACP) de los componentes 1 y 2 de las hembras y machos de las UTOs de *Nephelomys* de la Cordillera Central. Color rojo, forma de cruz *N. sp. 1*; color azul oscuro, forma cuadrado. *N. sp. 2*.

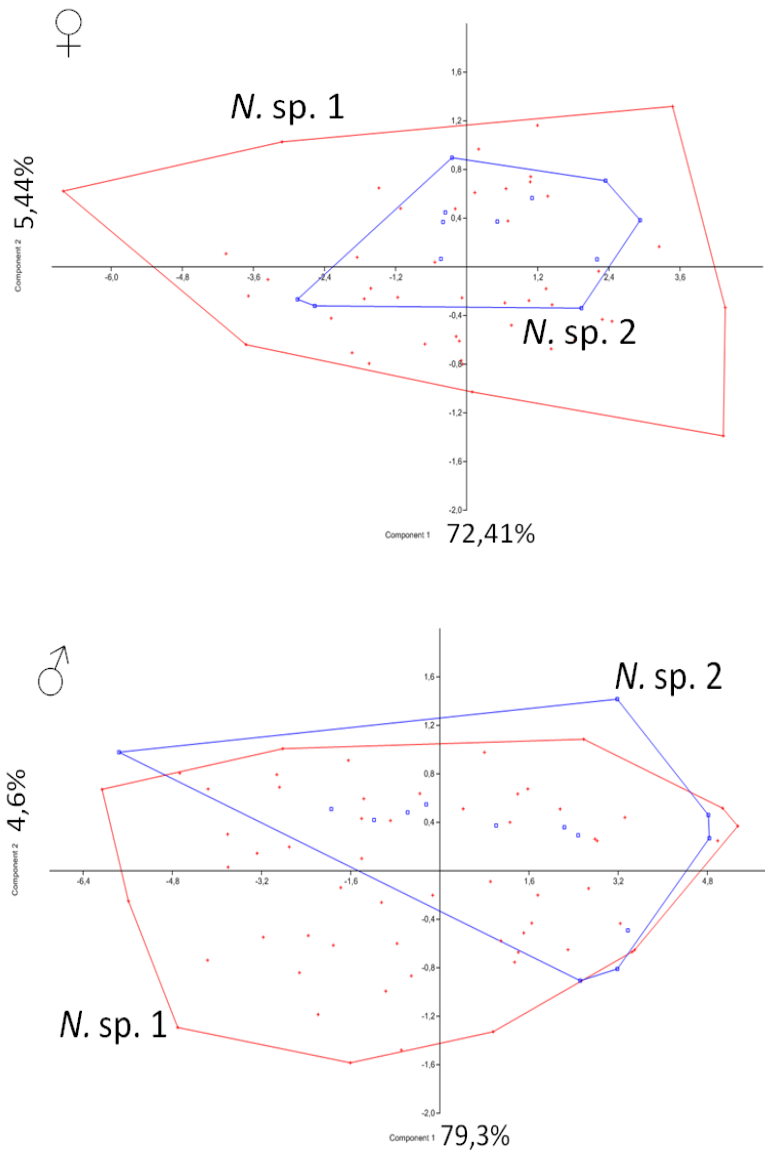


FIGURA 6. Diagrama de dispersión del Análisis de Componentes Principales (ACP) de los componentes 1 y 2 de las hembras y machos de las UTOs de *Nephelomys* de la Cordillera Occidental. Color azul oscuro, forma cuadrado. *N. pectoralis*; color rojo, forma de cruz *N. sp. 3*.

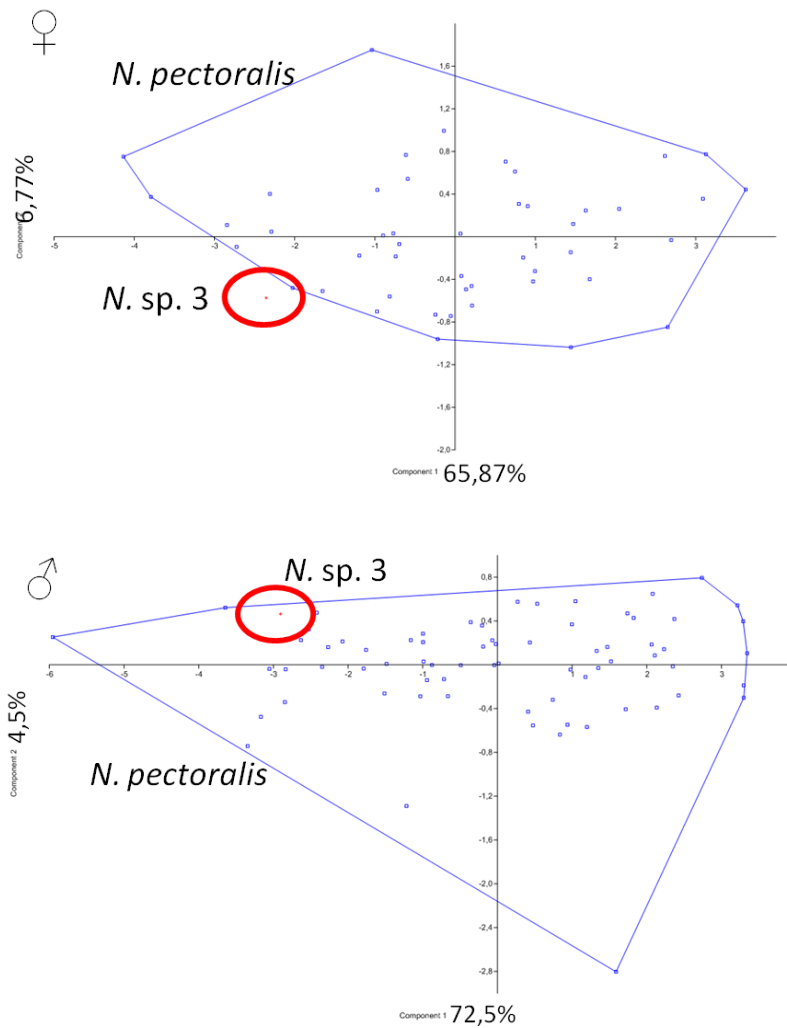


FIGURA 7. Diagrama de dispersión del Análisis de Componentes Principales (ACP) de los componentes 1 y 2 de las hembras y machos de las UTOs de *Nephelomys* de la Cordillera Oriental y SNSM. Color azul oscuro, forma cuadrado. *N. childi*; color rojo, forma de cruz *N. maculiventer*; color verde, forma equis *N. meridensis*.

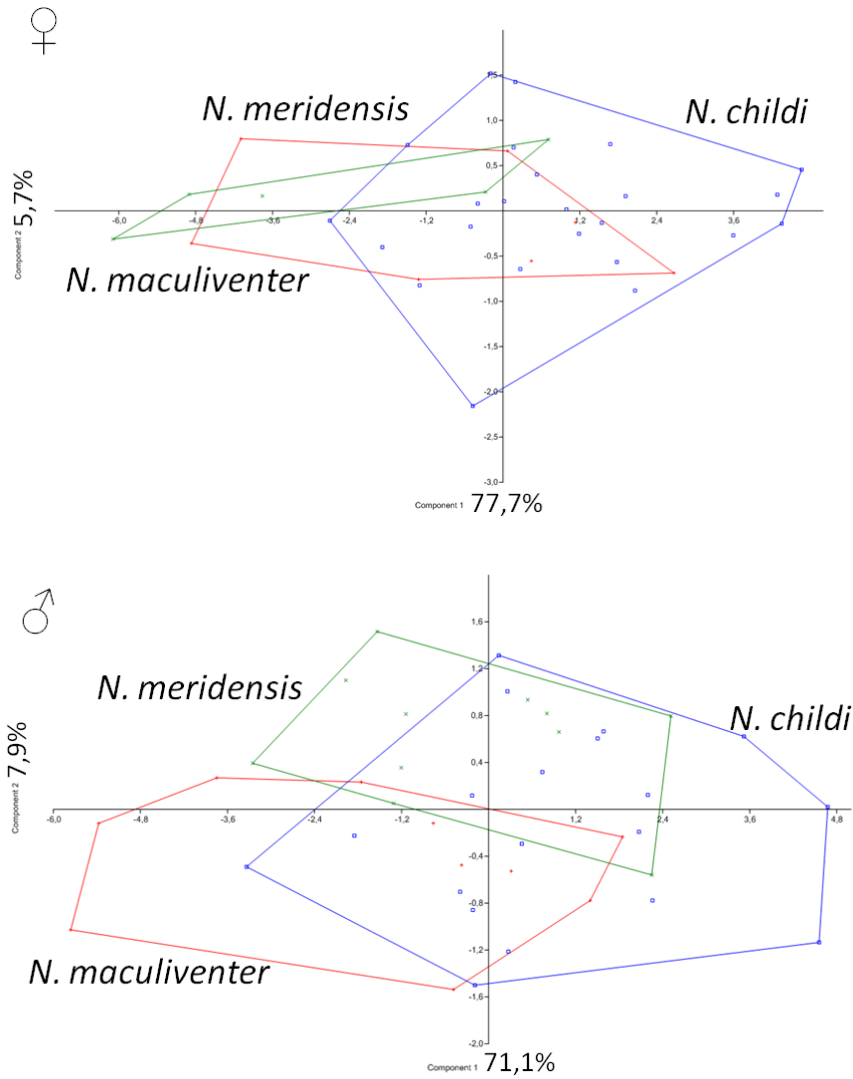


TABLA 1. Número de especímenes de *Nephelomys* examinados, agrupados por UTO, categoría de edad de los adultos y en cada categoría por sexo. N = tamaño de muestra.

UTO	N	♀	♂	Edad 3	Edad 4	Edad 5
<i>Nephelomys childi</i>	43	24	19	11(6♀, 5♂)	17(9♀, 8♂)	15(9♀, 6♂)
<i>Nephelomys maculiventer</i>	16	5	11	7(3♀, 4♂)	2(0♀, 2♂)	7(2♀, 5♂)
<i>Nephelomys meridensis</i>	17	7	10	6(3♀, 3♂)	2(1♀, 1♂)	9(3♀, 6♂)
<i>Nephelomys pectoralis</i>	117	47	70	74(30♀, 44♂)	27(7♀, 20♂)	16(10♀, 6♂)
<i>Nephelomys</i> sp. 1	104	46	58	47(16♀, 31♂)	40(23♀, 17♂)	17(7♀, 10♂)
<i>Nephelomys</i> sp. 2	26	12	14	23(10♀, 13♂)	2(2♀, 0♂)	1(0♀, 1♂)
<i>Nephelomys</i> sp. 3	2	1	1	0	2(1♀, 1♂)	0
	325	142	183			

TABLA 2. Resultado del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las hembras y machos de las siete UTOs de *Nephelomys*

Componente Principal	Eigenvalor hembras	% varianza hembras	Eigenvalor machos	% varianza machos
1	5,78929	75,492	6,91247	77,348
2	0,338482	4,4138	0,385111	4,3093
3	0,275406	3,5913	0,283767	3,1753
4	0,233422	3,0438	0,216864	2,4266
5	0,166594	2,1724	0,182526	2,0424

TABLA 3. Análisis de MANOVA en hembras y machos para las UTOs de *Nephelomys*.

Los valores asignados con asterisco muestran diferencias significativas entre las poblaciones.

Especie		<i>N. childi</i>	<i>N. maculiventer</i>	<i>N. meridensis</i>	<i>N. pectoralis</i>	<i>N. sp. 1</i>	<i>N. sp. 2</i>
<i>N. childi</i>	♀	0,54	0,77	9,72E-08*	0,00*	0,09	
	♂	0,22	0,62	4,71E-06*	0,41	0,31	
<i>N. maculiventer</i>	♀	0,54	-	0,02*	0,18	-	
	♂	0,22	0,99	4,47E-09*	6,77E-05*	6,77E-05*	
<i>N. meridensis</i>	♀	0,77	-	0,02*	0,48	-	
	♂	0,62	0,99	8,73E-06*	0,08	0,82	
<i>N. pectoralis</i>	♀	9,72E-08*	0,02*	0,02*	1,84E-05*	0,01*	
	♂	4,71E-06*	4,47E-09*	8,73E-06*	6,25E-10*	0,12	
<i>N. sp. 1</i>	♀	0,00*	0,18	0,48	1,84E-05*	0,02*	
	♂	0,41	6,77E-05*	0,08	6,25E-10*	0,03*	
<i>N. sp. 2</i>	♀	0,09	-	-	0,01*	0,02*	
	♂	0,31	0,46	0,82	0,12	0,03*	

TABLA 4. Resultados de Análisis de Varianza de un factor (ANOVA) de las hembras y machos de las UTOs *N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis*, *N. sp. 1* y *N. sp. 2*.

Medida	Valor F	Nivel de significancia	Valor F	Nivel de significancia
	hembras	hembras	machos	machos
LN	6,351	P < 0,05	4,401	P < 0,05
MAI	3,769	P < 0,05	4,212	P < 0,05
AC	5,734	P < 0,05	7,542	P < 0,05
ACC	6,925	P < 0,05	5,922	P < 0,05
LON	5,026	P < 0,05	6,696	P < 0,05
LI	4,516	P < 0,05	4,559	P < 0,05
LFO	13,07	P < 0,05	16,01	P < 0,05
APC	1,515	P > 0,05*	2,698	P < 0,05
LCI	9,883	P < 0,05	12,64	P < 0,05
LFI	3,381	P < 0,05	4,122	P < 0,05
ACO	10,9	P < 0,05	7,521	P < 0,05
APP	7,639	P < 0,05	5,265	P < 0,05
LPP	7,073	P < 0,05	9,787	P < 0,05
LB	7,419	P < 0,05	8,754	P < 0,05
LP	3,049	P < 0,05	7,07	P < 0,05
MLM	7,528	P < 0,05	11,07	P < 0,05
PR	1,176	P > 0,05*	2,405	P > 0,05*
LOM	4,371	P < 0,05	5,777	P < 0,05

ALI	5,664	P < 0,05	4,487	P < 0,05
PI	6,328	P < 0,05	9,393	P < 0,05

TABLA 5. Análisis de MANOVA en hembras y machos con residuales para las UTOs de *Nephelomys* en Colombia, *N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis*; *N. sp. 1* y *N. sp. 2*. Los valores asignados con asterisco muestran diferencias significativas entre las poblaciones.

Especie		<i>N. childi</i>	<i>N. meridensis</i>	<i>N. pectoralis</i>	<i>N. sp. 1</i>	<i>N. sp. 2</i>
<i>N. childi</i>	♀		0,755	2,16E-07*	0,0016*	0,0582
	♂		0,6375	4,08E-05*	0,3419	0,3359
<i>N. meridensis</i>	♀	0,755		0,1735	0,6986	-
	♂	0,6375		0,0044*	0,1826	0,9253
<i>N. pectoralis</i>	♀	2,16E-07*	0,1735		0,003*	0,0106*
	♂	4,08E-05*	0,0044*		1,32E-05*	0,0909
<i>N. sp. 1</i>	♀	0,0016*	0,6986	0,003*		0,0207*
	♂	0,3419	0,1826	1,32E-05*		0,1054
<i>N. sp. 2</i>	♀	0,0582	-	0,0106*	0,0207*	
	♂	0,3359	0,9253	0,0909	0,1054	

TABLA 6. Medidas externas y craneales de las hembras de las siete UTOs. Incluye todas categorías de edad de los adultos. N = número de especímenes, seguido de promedio e intervalo.

	Especie						
	<i>N. childi</i>	<i>N. maculiventer</i>	<i>N. meridensis</i>	<i>N. pectoralis</i>	<i>N. sp. 1</i>	<i>N. sp. 2</i>	<i>N. sp. 3</i>
Longitud total	N = 21	N = 7	N = 7	N = 58	N = 47	N = 27	N = 1
	299.8	297.1	291.66	303.8	294.3	293.8	290
	268-338	236-381	278-303.60	147-342	221-333	120-333	
Longitud cola	N = 21	N = 7	N = 5	N = 57	N = 47	N = 27	N = 1
	153.3	156.2	158.80	163.2	156.2	164.8	160
	141-180	98-185	145-168	115-183	87-181	139-185	
Longitud pata	N = 21	N = 7	N = 7	N = 59	N = 50	N = 28	N = 1
	33.63	32.25	30.47	33.8	33.7	33.7	34
	28-43	27-35	23.10-36	25-38	27-55	13-37	
Longitud oreja	N = 21	N = 7	N = 6	N = 58	N = 47	N = 28	N = 1
	20.37	21.72	19.8	20.8	21.65	20.8	20
	11-28	17-31	17-22	16-25	12.8-26	19-24	
Peso	N = 12	N = 5	N = 4	N = 56	N = 47	N = 28	-
	66.33	57	64.5	76.2	62.27	67	
	43-86	42-68	50-74	36-124	32-93.20	44-91	
AN	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1
	4.04	3.86	3.94	4.15	4.03	4.07	4.15
	3.29-4.46	3.51-4.28	3.45-4.62	3.79-4.65	3.54-4.60	3.81-4.35	
LN	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1
	12.75	11.97	12.18	13.42	12.94	13.19	12.33
	10.34-14.16	10.63-13.70	11.02-13.26	11.75-15.07	11.48-15.38	11.95-14.16	
MAI	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1
	5.64	5.34	5.51	5.50	5.51	5.71	5.53
	5.09-6.01	5.09-5.49	5.22-6.05	5.16-5.88	5.07-6.13	5.37-6.16	

AC	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 17.19
	17.53	16.67	17.05	17.97	17.42	17.73	
	15.70-18.29	15.70-17.79	15.91-18.00	16.91-19.07	15.62-19.00	16.00-18.89	
ACC	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 14.25
	14.06	13.76	13.67	14.30	13.96	14.37	
	13.25-14.70	13.25-14.23	12.89-14.63	13.48-15.19	13.21-14.93	13.78-15.00	
LON	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 34.21
	34.26	32.19	33.40	34.89	34.11	34.08	
	30.41-36.60	30.41-33.99	31.00-35.43	32.84-36.94	30.71-36.60	32.67-35.13	
AI	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 9.49
	9.78	9.66	10.11	9.83	9.95	9.31	
	8.33-10.83	9.00-10.65	9.75-10.74	7.93-11.14	8.91-11.27	8.55-10.49	
LI	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 4.22
	4.42	3.99	3.91	4.03	3.99	4.00	
	3.42-5.55	3.42-4.53	3.31-4.26	3.24-4.87	2.86-4.90	3.42-4.91	
LFO	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 10.54
	11.02	10.39	10.72	11.55	11.17	11.64	
	9.56-12.04	9.56-10.97	10.07-11.35	10.75-12.27	10.02-12.14	10.84-12.16	
APC	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 3.57
	3.53	3.44	3.58	3.67	3.59	3.58	
	3.14-4.22	3.17-3.95	3.00-4.05	3.11-4.08	2.70-4.21	3.29-3.89	
LCI	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 30.64
	30.98	29.24	30.12	32.01	31.06	31.21	
	27.59-32.70	27.59-30.93	28.38-32.00	29.62-33.61	27.79-33.49	29.53-32.71	
LD	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 8.91
	9.07	8.23	8.77	9.37	9.06	9.05	
	7.97-9.76	7.97-8.77	8.00-9.32	8.00-10.00	7.95-9.91	8.00-9.51	
AEF	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 2.42
	2.39	2.28	2.28	2.50	2.32	2.38	
	2.00-2.86	2.13-2.39	2.00-2.46	2.00-2.83	2.00-2.79	2.00-2.69	

LFI	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 5.90
	5.26	5.24	5.32	5.53	5.44	5.36	
	4.55-5.91	4.82-5.45	4.94-5.71	4.76-6.05	4.78-6.03	4.96-5.93	
AFM	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 2.36
	2.41	2.20	2.29	2.30	2.39	2.24	
	2.00-2.71	2.04-2.35	2.00-2.60	2.00-2.66	1.97-2.81	2.00-2.44	
ACO	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 7.38
	7.16	7.00	7.14	7.49	7.25	7.30	
	6.63-7.63	6.81-7.24	6.71-7.46	6.89-8.07	6.56-7.75	6.99-7.62	
APP	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 3.77
	3.53	3.29	3.49	3.86	3.66	3.78	
	2.96-3.87	2.96-3.61	3.08-4.08	3.41-4.54	2.99-4.47	3.56-4.04	
LPP	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 6.60
	7.24	6.78	7.02	7.58	7.21	7.30	
	6.54-7.94	6.57-7.14	6.31-7.62	6.68-8.85	6.23-7.88	6.37-7.83	
LB	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 26.39
	26.35	24.86	25.75	27.18	26.35	26.43	
	23.59-28.10	23.59-26.32	23.84-27.30	25.02-28.57	23.28-28.73	25.16-27.66	
LP	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 14.50
	14.69	13.76	14.40	14.98	14.69	14.78	
	13.15-15.70	13.15-14.32	13.13-15.33	14.01-15.81	13.18-15.78	13.94-15.45	
MLM	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 17.83
	17.68	16.68	17.32	18.24	17.62	17.72	
	15.89-19.12	15.89-17.63	16.35-18.32	17.00-19.75	15.84-18.98	17.00-18.21	
PR	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 4.04
	3.91	3.67	3.78	3.93	3.89	3.85	
	3.37-4.43	3.37-3.87	3.48-4.00	3.46-4.25	3.53-4.51	3.56-4.06	
LDM	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	N = 1 3.98
	4.10	3.70	3.92	4.19	4.17	4.04	
	3.44-4.56	3.44-3.84	3.67-4.11	3.87-4.65	3.75-4.74	3.81-4.41	

	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	
LOM	5.49	5.48	5.39	5.60	5.49	5.60	N = 1
	5.13-5.89	5.26-5.71	5.20-5.52	5.20-5.92	5.12-5.99	5.41-5.73	5.73
	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	
AM1	1.57	1.61	1.52	1.46	1.46	1.34	N = 1
	1.43-1.71	1.57-1.63	1.45-1.55	1.22-1.67	1.00-1.80	1.20-1.51	1.32
	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	
ALI	5.28	5.08	5.28	5.62	5.41	5.51	N = 1
	4.67-6.06	4.74-5.30	4.93-5.71	4.83-6.54	4.70-6.04	5.19-5.83	5.03
	N = 24	N = 5	N = 7	N = 47	N = 46	N = 12	
PI	1.64	1.58	1.63	1.76	1.65	1.78	N = 1
	1.34-1.90	1.34-1.73	1.34-1.87	1.48-2.21	1.40-1.91	1.56-1.97	1.49

TABLA 7. Medidas externas y craneales de los machos de las siete UTOs. Incluye todas categorías de edad de los adultos. N = número de especímenes, seguido de promedio e intervalo.

	Especie						
	<i>N. childi</i>	<i>N. maculiventer</i>	<i>N. meridensis</i>	<i>N. pectoralis</i>	<i>N. sp. 1</i>	<i>N. sp. 2</i>	<i>N. sp. 3</i>
Longitud total	N = 19	N = 14	N = 12	N = 76	N = 62	N = 15	N = 1
	300.5	297	290	309.8	297.5	288.9	278.3
	260-338	236-381	244.4-384	231-345	235-355	120-333	
Longitud cola	N = 19	N = 14	N = 11	N = 78	N = 63	N = 15	N = 1
	152.7	155.8	157.6	164.9	158.7	165.5	144.8
	144-180	98-185	140-181	103-185	116-204	139-179	
Longitud pata	N = 19	N = 14	N = 12	N = 79	N = 66	N = 16	N = 1
	33.65	31.6	29	34.6	33.5	33.4	33.6
	28-43	18.5-35	21.6-33	20-40	21-37	13-37	
Longitud oreja	N = 19	N = 14	N = 10	N = 77	N = 62	N = 16	N = 1
	20.33	21.61	18.4	21.1	21.75	20.9	20.5
	11-28	17-31	13-24	15-25	11,1-37	19-23	
Peso	N = 12	N = 7	N = 10	N = 74	N = 60	N = 16	-
	65.67	56.96	53.1	78.5	69.6	71.3	
	40-100	37-70	36-75	44.7-118	35-115	44-91	
AN	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1
	4.22	4.08	4.00	4.18	4.08	4.30	4.25
	3.77-4.91	3.84-4.45	3.63-4.53	3.76-4.72	3.54-4.74	3.83-4.88	
LN	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1
	13.17	12.14	12.85	13.61	13.17	13.44	12.85
	11.79-14.82	11.14-13.40	11.79-13.90	12.31-14.84	11.31-14.89	11.33-14.75	
MAI	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1
	5.71	5.53	5.54	5.48	5.56	5.51	5.95
	5.30-6.21	5.22-5.89	5.19-5.79	5.08-5.91	4.78-6.42	5.22-5.85	

AC	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 17.49
	17.94	17.54	17.26	18.11	17.52	18.15	
	16.85-19.06	16.00-18.48	16.08-17.87	16.07-19.33	15.99-19.29	16.30-19.47	
ACC	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 14.39
	14.20	13.83	13.63	14.32	14.10	14.45	
	13.17-15.14	12.94-14.66	13.13-14.37	13.29-15.31	12.85-15.54	12.96-15.28	
LON	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 33.69
	34.92	34.24	33.74	35.45	34.57	35.28	
	32.00-37.23	33.00-36.25	31.35-35.56	32.56-37.50	31.49-37.33	31.97-37.18	
AI	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 8.90
	10.05	10.21	10.29	9.76	9.95	9.58	
	9.00-11.47	9.00-11.76	9.39-11.11	6.91-10.84	7.72-11.51	8.07-10.94	
LI	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 3.94
	4.35	3.97	3.95	4.00	4.13	3.88	
	3.45-5.32	3.29-4.47	3.42-4.40	3.32-4.84	3.24-5.05	3.18-4.55	
LFO	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 10.99
	11.21	10.91	10.94	11.78	11.28	11.66	
	10.59-11.82	10.62-11.38	10.06-11.57	10.67-12.75	10.39-12.44	10.28-12.37	
APC	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 4.01
	3.64	3.85	3.63	3.72	3.59	3.79	
	3.16-4.20	3.56-4.16	3.10-4.04	3.13-4.32	3.00-4.42	3.23-4.28	
LCI	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 31.04
	31.62	31.18	30.39	32.49	31.29	32.42	
	29.52-33.72	30.11-32.28	26.98-32.14	29.48-34.11	28.57-34.50	28.68-34.59	
LD	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 9.07
	9.26	8.99	8.83	9.52	9.18	9.64	
	8.43-9.79	8.00-9.61	7.97-9.76	8.41-10.30	8.00-10.49	8.84-10.46	
AEF	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 2.19
	2.52	2.38	2.41	2.47	2.35	2.45	
	2.15-2.99	2.00-2.74	2.21-2.77	2.00-2.93	2.00-2.99	2.10-2.80	

LFI	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 5.72
	5.31	5.63	5.22	5.59	5.37	5.50	
	4.79-5.82	5.25-6.19	4.61-5.70	4.65-6.85	4.00-6.49	4.00-6.32	
AFM	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 2.32
	2.40	2.34	2.49	2.32	2.35	2.27	
	2.00-2.73	2.00-2.92	2.31-2.94	2.00-2.68	1.94-2.92	2.00-2.71	
ACO	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 7.35
	7.27	7.20	7.19	7.43	7.23	7.32	
	6.98-7.80	6.95-7.68	6.79-7.60	6.76-7.99	6.74-7.94	7.00-7.71	
APP	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 3.56
	3.68	3.53	3.54	3.85	3.63	3.87	
	3.23-4.30	3.17-3.86	3.06-4.05	3.20-4.54	2.93-4.43	3.31-4.29	
LPP	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 6.59
	7.62	7.28	7.15	7.70	7.36	7.51	
	7.04-8.25	6.51-7.63	6.58-7.92	7.10-8.33	6.49-8.39	6.55-8.15	
LB	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 26.26
	26.99	26.76	26.06	27.66	26.71	27.61	
	25.14-28.59	25.28-27.97	24.36-27.59	24.77-29.25	24.10-29.46	24.06-29.72	
LP	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 15.07
	15.20	14.92	14.40	15.27	14.89	15.22	
	14.34-16.09	14.08-15.73	13.48-15.23	13.76-16.32	13.31-16.37	13.94-16.02	
MLM	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 18.05
	17.84	17.67	17.29	18.37	17.64	18.14	
	16.97-19.12	16.59-18.62	16.11-18.53	16.09-19.77	16.00-19.19	16.73-19.01	
PR	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 3.99
	3.93	3.88	3.85	3.96	3.86	3.98	
	3.45-4.62	3.56-4.17	3.73-4.20	3.54-4.45	3.48-4.33	3.63-4.40	
LDM	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 4.20
	4.20	3.91	3.89	4.33	4.19	4.19	
	3.77-4.59	3.46-4.17	3.51-4.33	3.81-4.89	3.55-4.96	4.00-4.48	

LOM	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 5.67
	5.60	5.52	5.38	5.63	5.57	5.65	
	5.07-6.03	5.22-5.90	5.07-5.60	5.27-5.94	5.10-5.92	5.35-5.96	
AM1	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 1.48
	1.58	1.63	1.52	1.43	1.51	1.39	
	1.45-1.70	1.59-1.71	1.32-1.66	1.18-1.69	1.24-1.73	1.31-1.56	
ALI	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 4.97
	5.46	5.27	5.33	5.68	5.45	5.68	
	4.70-6.09	4.03-5.80	4.82-5.97	4.81-6.50	4.59-6.61	5.12-6.24	
PI	N = 19	N = 11	N = 10	N = 70	N = 57	N = 15	N = 1 1.57
	1.65	1.71	1.67	1.74	1.65	1.83	
	1.44-1.86	1.54-1.92	1.41-1.87	1.43-2.02	1.35-1.89	1.57-1.98	

TABLA 8. Caracteres morfológicos externos y craneales revisados para cada UTO.

	Coloración dorsal	Presencia de mancha blanca ventral	Presencia del puente del alisfenoide	Forma del foramen incisivo	Forámenes postpalatales	Forma de la constricción postorbital
<i>N. childi</i>	Marrón oscuro, puntas marrón claro, sin coloración naranja. Dresden Brown, Cinnamon Brown, Raw Umber, Mummy Brown, Prout's Brown, Mars Brown, Argus Brown	No (90%) 46 de 51	No (96%) 49 de 51	Parte anterior y posterior angostos. Pocos casos con parte posterior ensanchada	Poco profundos, pequeños	Mantiene el mismo ancho en toda su extensión, cuadrangular
<i>N. maculiventer</i>	Marrón claro, puntas de color naranja. Cinnamon Brown, Towny.	Si (100%) 23 de 23	No (80%) 16 de 20	Parte posterior y anterior angostos	Profundos, grandes o pequeños. Variable	Mantiene el mismo ancho en toda su extensión, cuadrangular
<i>N. meridensis</i>	Coloración marrón claro, puntas de coloración naranja oscuro. Brussels Brown	Si (100%) 22 de 22	No (95.5%) 21 de 22	Parte posterior ensanchada. Algunos casos parte posterior y anterior angostas	Profundos, grandes o pequeños. Variable	Mantiene el mismo ancho en toda su extensión, cuadrangular

<i>N. pectoralis</i>	Coloración oscura, puntas de color naranja oscuro mezclado con marrón claro. Argus Brown	Si (97%) 125 de 129	No (80.9%) 114 de 141	Parte posterior ensanchada	Poco profundos, pequeños	Progresivamente se angosta hacia la parte posterior, en algunos especímenes se mantiene el mismo ancho. Variable
<i>N. sp. 1</i>	Marrón oscuro, puntas marrón oscuro y naranja oscuro. Buckthorn Brown, Argus Brown, Prout's Brown,	Si (55.7%) 63 de 113	No (71.9%) 87 de 121	Parte posterior ensanchada	Profundos, grandes o pequeños. Variable	Progresivamente se angosta hacia la parte posterior, en algunos especímenes se mantiene el mismo ancho. Variable
<i>N. sp. 2</i>	Puntas marrón claro, naranja oscuro, base gris claro, tonalidad naranja lateral	Si (100%) 11 de 11	No (93,3%) 28 de 30	Parte posterior ensanchada	Profundos, grandes	Progresivamente se angosta hacia la parte posterior
<i>N. sp. 3</i>	Marrón oscuro, pocos mechones amarillo oscuro, línea lateral amarillo oscuro, ocre	Si (100%), gular y pectoral	No (100%) 2 de 2	Alargado, parte posterior ensanchada	Pequeños, poco profundos	Mantiene el mismo ancho en toda su extensión, cuadrangular

**Capítulo 2. CARACTERIZACIÓN
MOLECULAR DE ESPECIES DEL GÉNERO
DE ROEDORES *Nephelomys* (Rodentia:
Cricetidae) EN COLOMBIA CON LOS
GENES MITOCONDRIALES CITOCROMO *b*
y 12S**

CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE ESPECIES DEL GÉNERO DE
ROEDORES *Nephelomys* (Rodentia: Cricetidae) EN COLOMBIA CON LOS
GENES MITOCONDRIALES CITOCROMO *b* y 12S

Catalina Cárdenas-González ^{1*}, Paul Bloor ²

¹ Grupo de Investigación en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 # 45-03 edificio 425, Código postal 111321, Bogotá, Colombia. [Correspondencia: Catalina Cárdenas-González <catalina.cardenasg@gmail.com>] ² Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia

RESUMEN

Se realizó un análisis molecular con dos genes mitocondriales, Citocromo *b* y 12S, para las especies del género *Nephelomys* presentes en Colombia. El análisis permitió revisar la similitud entre las secuencias a través de análisis de Máxima Verosimilitud. Se usaron 13 especímenes pertenecientes a las seis especies, mostrando que a pesar de emplear secuencias cortas en los análisis, 120 pb en el gen 12S y entre 115 y 301 pb en el gen Citocromo *b*, se obtienen secuencias con polimorfismos que permiten resolver la mayoría de las relaciones entre las especies, que en el caso del gen 12S hay mayores coincidencias con la propuesta morfológica que con el gen Citocromo *b*, y se encuentra que se requiere un mayor muestreo para resolver la taxonomía de *N. childi*.

ABSTRACT

A molecular analysis was performed with two mitochondrial genes: Cytochrome *b* and 12S for the *Nephelomys* species distributed in Colombia. We review the similarity between the sequences through analysis of Maximum Likelihood. Seventeen specimens from the six species were used. Our results showing that despite using short sequences of 120 bp in 12S gene and between 115 bp and 301 bp in the Cytochrome *b* gene we have sequences with polymorphisms that allow us to solve the majority of the relationships between the species. The 12S gene has more coincidences with the morphological proposal than the Cytochrome *b* gene. We need more samples to resolve the taxonomy of *N. childi*.

PALABRAS CLAVE: Maximum Likelihood, Sigmodontinae

KEY WORDS: Maximun Likelihood, Sigmodontinae

INTRODUCCIÓN

Los estudios moleculares han sido de gran importancia en grupos de mamíferos como los roedores sigodmodontinos, ya que han permitido dilucidar relaciones filogenéticas, soportar hipótesis biogeográficas, procesos de diversificación como vicarianza y especiación alopátrica, así como la delimitación de especies (Patton y Smith, 1992; Anderson y Yates, 2000; Moritz et al., 2000).

El gen mitocondrial citocromo *b* es el más usado en filogenias de mamíferos (D'Elía, 2003) y es un marcador útil en recuperar relaciones filogenéticas entre taxones cercanos pero puede perder resolución en nodos profundos (Patwardhan

et al. 2014). En los roedores sigmodontinos ha sido útil en examinar la variación geográfica dentro de las especies, en identificar límites de especies y en la definición de complejos de especies cercanamente relacionadas (Smith y Patton, 1999), así como también evaluar el tiempo de divergencia en la radiación de este grupo, del cual aún hay diferentes hipótesis sobre la biogeografía histórica y no hay un consenso en el tiempo de divergencia (D'Elía, 2003; Fabre et al. 2012; Leite et al., 2014).

Por otra parte, el gen mitocondrial 12S ha sido usado ampliamente en filogenia y taxonomía molecular (Yang et al. 2014). Ha sido empleado en para la determinación de especies y se ha postulado que las secuencias de este gen son útiles para la determinación de tiempos de divergencia moderados a largos (Patwardhan et al. 2014). En roedores ha permitido poner a prueba monofilias del grupo y proponer hipótesis filogenéticas (Hänni et al. 1995; Nebal et al. 1996; Sullivan et al. 1995; Neumann et al. 2006).

El género *Nephelomys* (familia Sigmodontinae) el cual no ha sido revisado taxonómicamente (Percequillo, 2015), tiene una distribución a lo largo de los Andes, las Cordilleras de América Central y montañas costeras al oriente de Venezuela, entre los 900 y 3500m. (Weksler et al., 2006). En Colombia se hasta el momento se reportan cuatro especies: *Nephelomys childi*, *Nephelomys maculiventer*, *Nephelomys meridensis* y *Nephelomys pectoralis*, que se encuentran en simpatría en las tres cordilleras, a excepción de *N. maculiventer* que se distribuye en la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía del Perijá (Percequillo, 2015). No obstante, un estudio morfológico realizado por Cárdenas-González y López-Arévalo (en prep.) en el cual se estudiaron caracteres morfológicos externos y craneales, y medidas morfométricas con especímenes de

colecciones biológicas, se concluyó que hay seis diferentes especies en Colombia distribuidas así: *N. childi* en la Cordillera Oriental, al sur del Cañon del Chicamocha; *N. maculiventer* en la Sierra Nevada de Santa Marta; *N. meridensis* en la Cordillera Oriental al norte del Cañon del Chicamocha; *N. pectoralis* en la Cordillera Occidental al norte del río Patía; *N. sp. 1* en la Cordillera Central; y *N. sp. 2* en la Cordillera Occidental al sur del río Patía, proponiendo que los procesos de vicarianza por las barreras geográficas como son los valles interandinos, zonas bajas de la región Caribe al occidente de la Cordillera Oriental, cuencas de los ríos Patía en la Cordillera Occidental y el cañon del Chicamocha en la Cordillera Oriental, produjeron una especiación alópatrica para este género en Colombia.

En este trabajo se usan secuencias de dos genes mitocondriales para caracterizar molecularmente las especies del género en Colombia, teniendo en cuenta la propuesta de especies hecha por Cárdenas-González y López-Arévalo (en prep.) donde las especies no se encuentran en simpatria y las zonas bajas actúan como barreras geográficas que permitieron la diversificación del grupo. El fin de caracterizar genéticamente las especies de *Nephelomys* distribuidas en Colombia permitirá otra herramienta al aporte del conocimiento taxonómico de este grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especímenes y muestras

]Se obtuvieron 13 muestras de las especies *N. childi*, *N. maculiventer*, *N. meridensis*, *N. pectoralis*, *N. sp. 1* - Cordillera Central y *N. sp. 2* Cordillera

Occidental Sur Patía (Tabla 1, Figura 1). Las secuencias fueron obtenidas de una muestra de hígado de dos especímenes y de dedo u oreja de 11 especímenes de las siguientes colecciones biológicas: Colección de Mamíferos “Alberto Cadena García”, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN), Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV), Colección Zoológica PSO-Z No. 041 de la Universidad de Nariño (PSO-CZ 041).

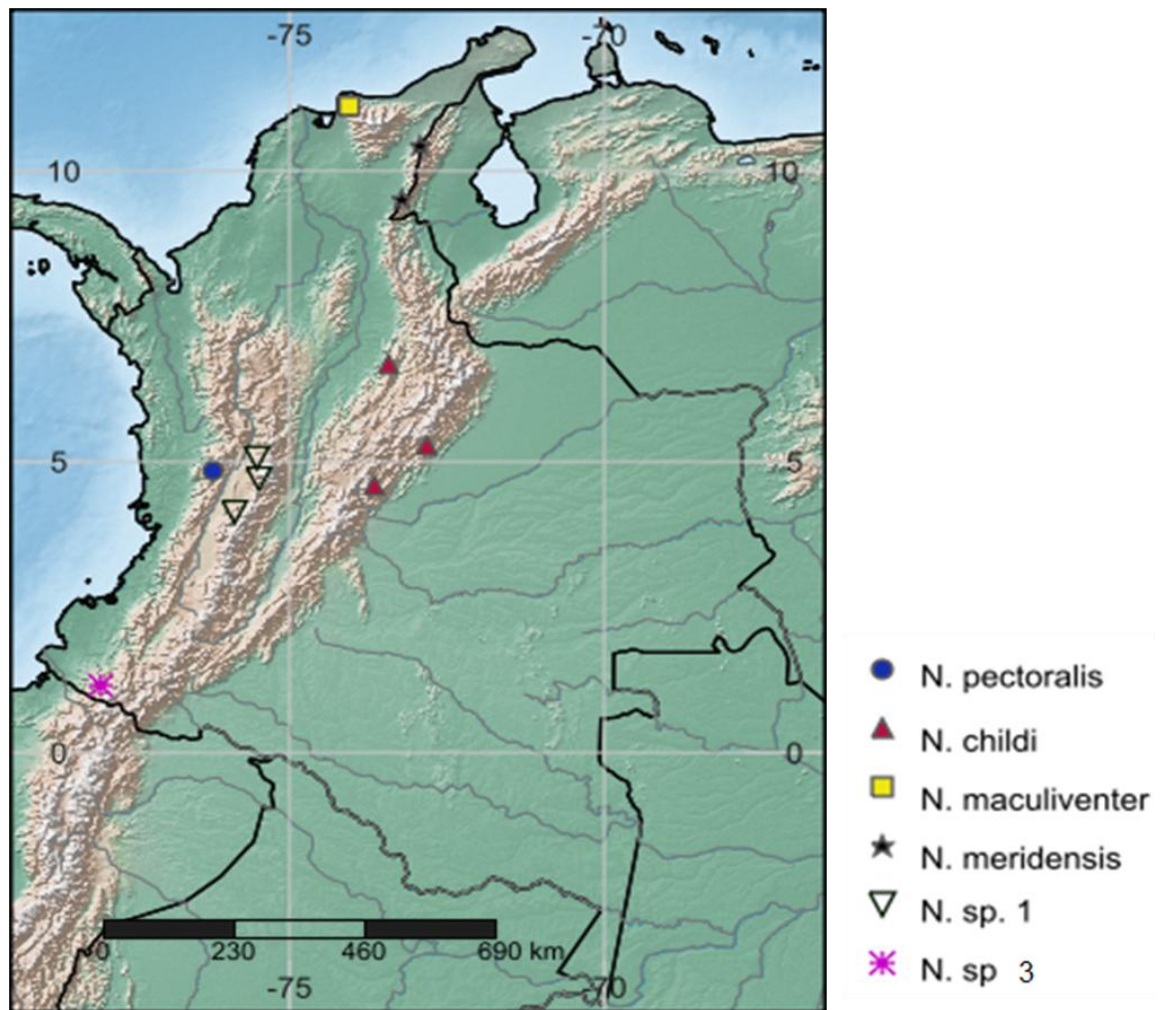
Tabla 1. Especímenes y longitud de las secuencias de los genes Citocromo *b* y 12S obtenidas para cada uno

Especie	Especimen	Localidad	Pares de bases secuenciadas	
			Cyt <i>b</i>	12S
<i>N. childi</i>	ICN-11045	Cundinamarca: municipio Junin, Reserva biológica Carpanta. Alt: 2500 m		120
<i>N. childi</i>	ICN-21598	Santander: municipio El Carmen de Chucurí, vereda La Bodega, sector Manchurrías, vía a Galán. Alt: 1800 m	115	120
<i>N. childi</i>	GEP-929 (ICN)	Casanare: municipio Chámeza, vereda Jordan, finca Don Elver		120
<i>N. maculiventer</i>	ICN-5404	Magdalena: municipio Santa Marta, Serranía San Lorenzo, hacienda La Victoria. Alt: 2000 m		120
<i>N. maculiventer</i>	MRP-928 (ICN)	Magdalena: municipio Santa Marta, corregimiento Minca, vereda San	301	

		Lorenzo, Estación experimental San Lorenzo. Alt: 2130 m		
<i>N. meridensis</i>	ICN-18590	Cesar: Serranía de Perijá, municipio La Jagua de Ibirico, corregimiento La Victoria de San Isidro, vereda Zumbador. Alt: 1000-1800 m	115	120
<i>N. meridensis</i>	ICN-21301	Santander: municipio Piedecuesta, vereda La Mata, bosques de la Corporación	301	
<i>N. meridensis</i>	IMVV-340 (ICN)	La Guajira: municipio Urumita, Serrania del Perijá, Cerro Pintado		120
<i>N. pectoralis</i>	UV-13487	Chocó: municipio San José del Palmar	301	
<i>N. sp. 1</i> - Cordillera Central	ICN-12153	Risaralda: municipio Pereira, corregimiento La Florida, vereda La Pastora, Cañon de la Cascada. Parque Regional Natural Ucumari. Alt: 2560 m		120
<i>N. sp. 1</i> Cordillera Central	UV-11982	Valle del Cauca: municipio Sevilla, vereda Cristales, cabaña CVC	301	
<i>N. sp. 1</i> Cordillera Central	ICN-16743	Caldas: municipio Manizales, Alto del Laurel, Sitio la Navarra. Alt: 2980 m	301	
<i>N. sp. 3</i>	PSO-CZ 041	Nariño: municipio Ricaurte, El		120

Cordillera Occidental Sur Patía	MUN Macho	Hondón, Reserva Natural La Planada. Alt: 1750 m		
---------------------------------	-----------	--	--	--

Figura 1..Especímenes y longitud de las secuencias de los genes Citocromo *b* y 12S obtenidas para cada uno.



Extracción, amplificación y secuenciación

El ADN se obtuvo por medio del método de extracción por Silice. El gen citocromo *b* fue secuenciado usando los primers MVZ_05L y MVZ_14H (Smith y Patton,

1999) para las muestras de hígado (ICN-21301, MRP-928 (ICN)). Por otra parte, debido a que las muestras de museo tenían el ADN degradado, el Citocromo *b* fue amplificado en fragmentos cortos de 150 pb, empleando la región con mayor cantidad de polimorfismos de este gen. De esta forma, empleado primers internos y sobrelapando los fragmentos se obtuvieron las secuencias más cortas de 115 pb. Los primers internos que fueron diseñados para este estudio fueron:

NephCytbL1

(CAGGAAACAGCTATGACCTTATTATTAACAACACTATAGCAACAGC),

NephCytbH1 (TGTA AACGACGGCCAGTAACTGAAAAGCCACCTCA),

NephCytbL2 (GACGAAACAGCTATGACCCATCGGCACAACCCTAGT),

NephCytbH2 (TGTA AACGACGGCCAGTGAGCCTGTTTCGTGTAGCA),

NephCytbL3 (CAGGAAACAGCTATGACCCATTATTATTACAGCCCTAGT),

NephCytbH3 (TGTA AACGACGGCCAGTGAAGTAAAATTCCAAACAGGTC).

Las reacciones de polimerasa (PCR) fueron realizadas en un volumen final de reacción de 30 μ L conteniendo 3 μ L de NH_4 , 2.0 mM de MgCl_2 , 0.2 mM de dNTP, 0.5 μ M de cada primer, 0.030 U Taq® DNA polymerase (Fermentas/Thermo Scientific) y 3 μ L de ADN. Las condiciones de la amplificación para el fragmento más largo son: desnaturalización inicial de 2 min a 94°C; 30 seg a 94°C; 34 ciclos de 30 seg a 94°C, 30 seg a 52°C, 1min 30 seg a 72°C, y una extensión final de 10 min a 72°C. Para los fragmentos más cortos las condiciones fueron las siguientes: desnaturalización inicial de 2 min a 94°C, 34 ciclos de 30 seg a 94°C, 30 seg a 50°C, 30 seg a 72°C y una extensión final de 10 min a 72°C. Se realizó la purificación con etanol y por banda usando Qiagen MinElute® Gel Extraction Kit. Los productos purificados del gen Citocromo *b* fueron secuenciados con los

mismos primers usados para los fragmentos largos en la amplificación, por otra parte los primers M13REV y M13(-21) se usaron para los fragmentos cortos. La secuenciación se realizó en el servicio de Secuenciación y Análisis Molecular, Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá en el analizador genético automatizado ABI 3500 (Applied Biosystems).

Las secuencias se ensamblaron y editaron usando el programa CodonCode Aligner ver. 4.2 (CodonCode Corporation; www.codoncode.com). Las secuencias fueron alineadas empleando Clustal W (Thompson et al., 1994) que se encuentra dentro del programa BioEdit ver. 7.0 (Hall, 1999).

No se emplearon secuencias de GenBank, ya que las secuencias disponibles no corresponden a especies distribuídas en Colombia.

Análisis

El análisis de Máxima Verosimilitud para los dos genes se realizó en MEGA version 4 (Tamura, Dudley, Nei, and Kumar 2007). Con 1000 réplicas de Bootstrap, modelo de sustitución parámetro 2-Kimura, distribución Gamma y delección completa.

RESULTADOS

El proceso de extracción de muestras de las colecciones biológicas mostró que la procedencia de la muestra cambia el resultado de la extracción. En consecuencia, las muestras de dedo brindaron mejores resultados que las muestras de oreja, teniendo ADN menos degradado.

En los análisis con el gen 12S (Fig 1) con ocho secuencias de cinco especies diferentes, muestran soportes de máximo 71% para *N. childi*

Figura 1. Análisis de Máxima Verosimilitud del gen 12S con 5 especies de *Nephelomys*

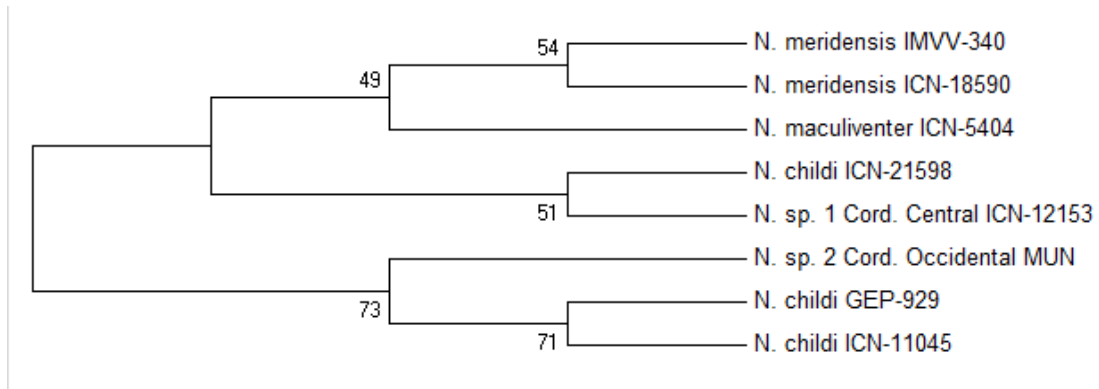
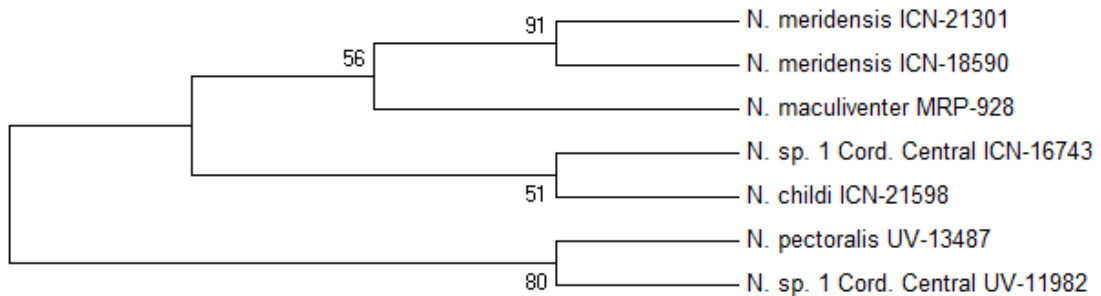


Figura 2. Análisis de Máxima Verosimilitud del gen Citocromo *b* con 5 especies de *Nephelomys*



Por otra parte, los análisis de Máxima Verosimilitud para el gen Citocromo *b*, (Fig 2) reflejan que hay soportes muy bajos que no permiten la diferenciación a nivel molecular de los diferentes taxones.

DISCUSIÓN

El ADN mitocondrial presenta cantidades altas variación en su secuencia que puede observarse en especies cercanamente relacionadas (Yang, et al. 2014). En los genes ribosomales, como es el gen 12S, se puede esperar que presenten una alta tasa de variación entre sitios (Sullivan et al. 1995), y algunas regiones conservadas y regiones de rápida evolución (Yang et al. 2014). En este caso se puede observar como el nivel de polimorfismo aumenta de manera considerable en Citocromo *b* comparado con 12S. El fragmento del gen 12S analizado es capaz de separar especies de manera más eficiente a pesar de su tamaño pequeño.

Para secuencias las especies de *Nephelomys* analizadas se aprecia que *N. maculiventer* y *N. meridensis* actúan como taxones similares estrechamente relacionados, que no pueden ser tomados como especies diferentes con las muestras obtenidas.

Las muestras de las especies restantes, *N. childi*, *N. pectoralis*, y *N. sp. 1* de la Cordillera Central muestran que no hay claridad en la taxonomía de *N. childi* para estos dos genes, ya que muestra similitudes con especies de las otras cordilleras. En los roedores sigmodontinos, se ha propuesto que los eventos de vicarianza en la Cordillera de Los Andes han traído como consecuencia eventos de especiación alopátrica.

Es importante resaltar que las secuencias obtenidas, especialmente la secuencia de *N. maculiventer* del Citocromo *b*, de la Sierra Nevada de Santa Marta (Anexo 1) de 1000 pb es la primera secuencia obtenida para esta especie.

El análisis de las secuencias de los genes 12S y Citocromo *b* refleja la necesidad de obtener más secuencias de más individuos de todas las especies propuestas, ya que se requiere aclarar la taxonomía de este género con un mayor muestreo.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, S. y T.L. YATES. 2000. A new genus and species of phyllotine rodent from Bolivia. *Journal of Mammalogy*, 81(1):18–36.
- D'ELÍA, G. 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics* 19: 307–323.
- FABRE, P.-H., L. HAUTIER, D. DIMITROV y E.J.P. DOUZERY. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology* 12: 88.
- HALL, T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser.* 41, 95–98.
- HÄNNI, C., V. LAUDET V. BARRIEL y F.M. CATZEFLIS. 1995. Evolutionary relationships of *Acomys* and other murids (Rodentia, Mammalia) based on complete 12s rRNA mitochondrial gene sequences. *Israel Journal of Zoology* 41(2): 131-146.
- LEITE, R.N., S.-O. KOLOKOTRONIS, F.C. ALMEIDA, F.P. WERNECK, D.S. ROGERS y 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. doi:10.1371/journal.pone.01006

- MORITZ, C., J.L. PATTON, C.J. SCHNEIDER y T.B. SMITH. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:533–63.
- NEDBAL, M.A., R.L. HONEYCUTT y D.A. SCHLITTER. 1996. Higher-level systematics of rodents (Mammalia, Rodentia): evidence from the mitochondrial 12S rRNA Gene. *Journal of Mammalian Evolution* 3(3): 201-237.
- NEUMANN, K., J. MICHAUX V. LEBEDEV N. YIGIT E. COLAK N. IVANOVA A. POLTORAUS A. SUROV G. MARKOV S. MAAK S. NEUMANN y R. GATTERMANN. 2006. Molecular phylogeny of the Cricetinae subfamily based on the mitochondrial Cytochrome *b* and 12S rRNA genes and the nuclear vWF gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 135–148.
- PATTON, J.L. y M.F. SMITH. 1992. mtDNA Phylogeny of Andean Mice: A Test of Diversification Across Ecological Gradients. *Evolution* 46(1): 174-183.
- PATWARDHAN, A., S. RAY y A. ROY. 2014. Molecular markers in phylogenetic studies- a review. *Phylogenetics & Evolutionary Biology* 2(2) 1000131.
- PERCEQUILLO, A.R. 2015. Genus *Nephelomys*. In: *Mammals of South America Volume 2 Rodents* (Patton J.L., U.F.J. Pardiñas y G. D'Elía eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- SMITH, M.F. y J.L. PATTON. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 149-177.
- SMITH, M.F. y J.L. PATTON. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontinae rodents in South America: evidence from Cytochrome *b*. *Journal of Mammalian Evolution* 6(2): 89-128.

SULLIVAN, J., K.E. HOLSINGER y C. SIMON. 1995. Among-site rate variation and phylogenetic analysis of 12S rRNA in sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution* 12(6): 988-1001.

TAMURA, K., J. DUDLEY, M. NEI y S. KUMAR. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24:1596-1599. (Publication PDF at <http://www.kumarlab.net/publications>)

THOMPSON, J.D. et al., 1994. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.*, 22, 4673–4680.

WEKSLER, M., A.R. PERCEQUILLO y R.S. VOSS. 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Am. Mus. Novit.* 3537: 1–29.

YANG, L., Z. TAN, D. WANG, L. XUE, M.-X. GUAN, T. HUANG, y R. LI. 2014. Species identification through mitochondrial rRNA genetic analysis. *Scientific Reports* 4: 4089.

ANEXO 1. Secuencia de Citocromo *b* de *Nephelomys maculiventer* especimen MRP 928 de la Sierra Nevada de Santa Marta.

AGAAAAATAATAATGACAATCATACGAAAAACTCACCCATACTTAAAAT
TATTAACCACTCATTGACCTACCCACCCCATCCAACATCTCATCAT
GATGAAACTTTGGCTCACTACTAGGAATCTGCCTAATAGTACAAATCATC
ACAGGGTTATTCTAGCAATACACTACACCTCAGACACCACAACAGCATT
CTCCTCAGTAACACACATTTGCCGTGATGTAAACTACGGCTGACTAATCC
GATATATTCACGCCAACGGGGCCTCCATATTCTTCATCTGCCTATTTATC
CACGTAGGGCGCGGAATCTACTACGGCTCCTACATACTAAACGAAACATG
AAACATCGGAATTATCTTATTATTAACAACACTATAGCAACAGCATTGTAG
GCTACGTAACCATGGGGACAAATATCATTCTGAGGCGCCACAGTAATC
ACCAATTTACTCTCAGCGATCCCATACATCGGCACAACCCTAGTAGAATG
AATCTGAGGTGGCTTTTCAGTTGATAAAGCCACACTAACCCGCTTCTTCG
CCTTCCACTTTATTCTTCCATTGATTATTACAGCCCTAGTACTAGTACAC
CTATTATTCCTACACGAAACAGGCTCCAACAACCCATCAGGACTAAATTC
AGATTCCGATAAAATTCCATTCCACCCGTAATAACAATTAAGACCTGT
TTGGAATTTTACTTCTATTGATAGTTCTCATAATTTTAGTATTATTTTC
CCAGATGTTCTCGGAGACCCTGATAATTATACACCTGCAAATCCACTCAA
CACACCAGCACATATTAACCAGAATGATACTTTCTCTTTGCTTACGCCA
TCCTACGATCCATTCCAACAACACTAGGCGGAGTACTAGCCCTTCTACTC
TCTATCCTAATCCTAGCTGCATTCCCACTCTTAAATTAATCCTCAAACAACA
TGGACTAATCTACCGCCCAATTACACAACCATATACTGAATCTTTATTG

Capítulo 3. MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICO DE ESPECIES DE ROEDORES DEL GÉNERO *NEPHELOMYS* (RODENTIA: CRICETIDAE) EN COLOMBIA

MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICOS DE ESPECIES DE ROEDORES DEL
GÉNERO *NEPHELOMYS* (RODENTIA: CRICETIDAE) EN COLOMBIA

Catalina Cárdenas-González^{1,2*}, Heidi Pérez-Moreno¹, Hugo López-Arévalo^{1,2}

¹ Grupo de Investigación en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 # 45-03 edificio 425, Código postal 111321, Bogotá, Colombia. [Correspondencia: Catalina Cárdenas-González <catalina.cardenasg@gmail.com>] ² Grupo de Mastozoología Universidad Nacional de Colombia, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 # 45-03 edificio 425, Código postal 111321, Bogotá, Colombia.

Título breve: MODELAMIENTO DE NICHOS DE *Nephelomys* EN COLOMBIA

RESUMEN

El modelamiento de nicho ecológico estudia cómo las variables ambientales se relacionan con la distribución de las especies, y permite explorar la similitud de nicho ecológico entre dos taxones estrechamente relacionados, evaluando si existe conservadurismo de nicho. En este trabajo se realizó el modelamiento de nicho ecológico de cuatro especies del género *Nephelomys* presentes en Colombia: *Nephelomys childi*, *Nephelomys meridensis*, *Nephelomys pectoralis* y *Nephelomys* sp. 1. La distribución propuesta de las especies modeladas proviene de un análisis morfológico previo que concluye que las especies tienen distribuciones disyuntas en las tres cordilleras colombianas. Se evaluó si las especies tienen similitudes en sus nichos ecológicos y si se presenta o no conservadurismo de nicho ecológico entre las especies. Se empleó el algoritmo MaxEnt para el modelamiento de nichos ecológicos y el programa R para analizar la similitud de nicho entre dos especies. Los resultados muestran que los nichos ecológicos presentan diferencias entre las especies de la Cordillera Oriental, mientras que las especies de las cordilleras Central y Occidental comparten áreas probables de distribución en estas dos cordilleras. Los modelos de nicho ecológico tienen valores entre el 20 y el 25% fuera de las áreas de distribución propuestas en las cuatro especies. Se encontró similitud de nicho ecológico entre las especies evaluadas, lo que permite hablar de conservadurismo de nicho en los taxones del género. Este conservadurismo muestra que las variables climáticas no juegan un papel decisivo en la diversificación del grupo, resultado que se ha encontrado en procesos de especiación alopátrica.

ABSTRACT

The ecological niche modelling studies how environmental variables are related to species distribution and allow exploring the ecological niche similarity between two closely related taxa and the niche conservatism. In this work we made the ecological niche modeling of four species of the genus: *Nephelomys childi*, *Nephelomys meridensis*, *Nephelomys pectoralis* and *Nephelomys* sp. 1. The proposed distribution of the species comes from a previous morphological analysis that concludes the species have disjoint distributions in the Colombian Andes. It was evaluated whether the species have similarities in their ecological niches and the ecological niche conservation among species. We used the MaxEnt algorithm for modeling ecological niches and the R program to analyze niche similarity between species. Our results show that the ecological niches present differences between the Eastern Cordillera species, while the Central and Western Cordillera species share the probable distribution areas in these two mountain ranges. The ecological niche models have values between 20% and 25% outside the proposed distribution areas in the four species. Ecological niche similarity was found among the evaluated species and thus niche conservatism in the genus. This conservatism shows that climatic variables do not play a decisive role in the diversification of the group and this result it is coincident with allopatric speciation process.

PALABRAS CLAVE: Andes de Colombia, conservadurismo de nicho, distribución potencial, Sigmodontinae, solapamiento de nicho.

KEYWORDS: Andes of Colombia, niche conservatism, niche overlap, potential distribution, Sigmodontinae.

INTRODUCCIÓN

El modelamiento de nicho ecológico permite conocer la distribución probable de una especie y sus requisitos ambientales que la diferencian de otras especies con respecto al área que ocupa y que potencialmente puede ocupar, los cuales son estimados y visualizados en espacios asociados geográfica y ambientalmente (Peterson et al., 2011, Anderson, 2014,). Según Grinnell (1917) el nicho de una especie es la reunión de condiciones ambientales y de hábitat dentro de las cuales las especies pueden sobrevivir y mantener sus poblaciones. Adicionalmente, y teniendo en cuenta que un mismo nicho no es ocupado simultáneamente por dos especies, las características específicas del nicho, permiten reconocer diferentes linajes mediante la diferenciación de patrones relacionados con el nicho ecológico (Martínez-Gordillo *et al.* 2009).

Para la elaboración de modelos de nicho se requiere conocer la distribución geográfica de una especie, lo que constituye una dimensión fundamental en el estudio de la biodiversidad y los datos de presencia de las especies contenidas en los museos y colecciones biológicas proveen información para tal fin (Anderson, 2012). Las distribuciones geográficas son el reflejo de cómo la historia, el clima y la geología han influido en los patrones de diversificación de las especies (Solari et. al. 2012).

Las investigaciones en modelamiento de nicho ecológico han permitido desarrollar análisis para cuantificar diferencias de nicho entre diferentes taxones. Estos análisis calculan como hay solapamiento de nicho y evalúan hipótesis sobre conservadurismo de nicho (Broennimann et al. 2012). El solapamiento de nicho permite cuantificar las diferencias entre las especies y sus requerimientos ambientales en un contexto geográfico y en una medida comparable de las distribuciones de las especies (Broennimann et al. 2012). Por otra parte, el conservadurismo de nicho puede mantenerse a través del proceso evolutivo (Peterson et al. 1999), y permite analizar la especiación alopátrica o biogeografía histórica, lo cual se ha realizado en aves y roedores (Peterson y Holt, 2003, Martínez-Gordillo et al. 2009).

La Cordillera de los Andes, la cual es la característica geográfica más importante de Suramérica, ha limitado la distribución de las especies de tierras bajas y altas (Patterson et al. 2012). Así, los procesos de diversificación se han producido en muchos casos por procesos de vicarianza que producen una especiación alopátrica. (Patton, 1986). La diversificación de la biota de Los Andes es una combinación de eventos vicariantes, radiación local y la dispersión de taxones (Kattan et al., 2004). Para el caso de los roedores de la subfamilia Sigmodontinae, la orogenia de la Cordillera de Los Andes entre el Mioceno y Plioceno, con diferencias de levantamiento de las tres cordilleras (López-Ramos, 2003), transformó las zonas andinas y circundantes, limitando la distribución de especies de zonas bajas y haciendo que las especies de zonas altas pudieran dispersarse de los Andes Centrales

o sufrir intercambios en el Darién de Panamá, Sierra Nevada de Santa Marta y la Cordillera de Mérida (Patterson et al. 2012).

El género de roedores sigmodontinos *Nephelomys* tiene una distribución en bosques ubicados a lo largo de los Andes, las Cordilleras de América Central y montañas costeras al oriente de Venezuela, entre los 900 y 3500m. (Weksler et al., 2006). La mayor parte de los patrones de distribución de los grupos más grandes de sigmodontinos son bien conocidos (D'Elía y Pardiñas, 2015), sin embargo, este género no ha sido revisado taxonómicamente (Percequillo, 2015). La publicación de Weksler et al. (2006) que describe el género *Nephelomys*, plantea 13 especies como válidas para este género, y de las cuales cuatro se encuentran en Colombia:

Nephelomys childi, *Nephelomys maculiventer*, *Nephelomys meridensis* y *Nephelomys pectoralis*. Estas especies se encuentran en simpatría en las tres cordilleras, a excepción de *N. maculiventer*, la cual se distribuye en la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía del Perijá (Percequillo, 2015). No obstante, un estudio morfológico realizado por Cárdenas-González y López-Arévalo (en prep.) en el cual se estudiaron caracteres morfológicos externos y craneales, y medidas morfométricas, con especímenes depositados en colecciones biológicas, se concluyó que hay cinco diferentes especies en Colombia distribuidas así: *N. childi* en la Cordillera Oriental, al sur del Cañon del Chicamocha; *N. meridensis* en la Cordillera Oriental al norte del Cañon del Chicamocha y en la Sierra Nevada de Santa Marta; *N. pectoralis* en la Cordillera Occidental al norte del río Patía; *N. sp. 1* en la Cordillera Central; y *N. sp. 3* en la Cordillera Occidental al sur del río Patía. Los procesos de vicarianza por las barreras geográficas como son los valles interandinos,

zonas bajas de la región Caribe al occidente de la Cordillera Oriental, cuencas de los ríos Patía en la Cordillera Occidental y el cañon del Chicamocha en la Cordillera Oriental, produjeron una especiación alópatrica para este género en Colombia. Como consecuencia, se propone que las especies en Colombia tienen distribuciones disyuntas y no simpátricas en las tres cordilleras y la Sierra Nevada de Santa Marta. El objetivo de este trabajo es evaluar si existen diferencias en los nichos ecológicos de cuatro especies del género *Nephelomys* en Colombia: *N. childi*, *N. maculiventer*, *N. meridensis* y *N. sp. 1* (Cordillera Central), pudiendo evaluar si se presenta o no un conservadurismo de nicho ecológico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para modelar la distribución de cuatro de las especies propuestas del género *Nephelomys* en Colombia, y aunque actualmente existen diversos algoritmos para la generación de los MNE (e.g. Elith et al. 2006), se usó el algoritmo de Maxima Entropía, MaxEnt (Phillips et al. 2006). Este algoritmo estima la probabilidad de ocurrencia de la especie buscando la distribución de máxima entropía, es decir lo más uniforme posible, bajo la condición que el valor esperado de cada variable ambiental según esta distribución coincide con su media empírica (Phillips et al. 2006).

Para realizar los MNE se utilizando variables climáticas y topográficas provenientes del proyecto WorldClim (Hijmans et al. 2005) e Hydro 1K (USGS 2001), a una resolución de 0.0083 grados ($\sim 1 \text{ km}^2$). Para definir las variables que se usaron para correr los modelos finales, se tuvieron en cuenta el porcentaje de contribución y de

permutación (MaxEnt) de las mismas en los modelos preliminares de cada especie, donde se usaron todas las variables. Este proceso mostró que las variables con mayor importancia estadística son la altitud (Hdem), la pendiente del terreno (Hslope), la isothermalidad (Bio3), la estacionalidad de la temperatura (Bio4), la temperatura mínima del mes más frío (Bio6) y la precipitación media anual (Bio19).

Se usaron 102 registros de presencia de las cuatro especies de *Nephelomys* a modelar (*N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis* y *N.sp. 1*), provenientes de especímenes depositados en cuatro colecciones biológicas: 67 de la Colección de Mamíferos “Alberto Cadena García” del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; 8 de la Colección Teriológica Universidad de Antioquia; 21 de la Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle y seis del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca. Para *N. childi* se usaron 22 registros, para *N. meridensis* 13 registros, para *N. pectoralis* se usaron 35 registros y para *N. sp. 1* 32 registros (Fig 1).

Previamente a ser usados como insumo para los modelos, estos registros fueron depurados taxonómica y geográficamente. La depuración taxonómica se hizo mediante la revisión de caracteres morfológicos y craneales, y medidas craneales de los especímenes (Cárdenas-González y López-Arévalo en prep.). Por su parte, la depuración geográfica se hizo en concordancia con la propuesta taxonómica de Cárdenas-González y López-Arévalo (en prep.) donde se proponen cinco especies del género *Nephelomys* para Colombia, y cuyas distribuciones actuales para cuatro de las seis especies propuestas serían: *N. childi* en la Cordillera Oriental limitando al norte con el Cañón del Chicamocha en el departamento de Santander; *N. meridensis*

en Venezuela en la Cordillera de Mérida continuando hacia la Cordillera Oriental en Colombia limitando al sur con el Cañon del Chicamocha; *N. sp. 1* en la Cordillera Central; y *N. pectoralis* en la Cordillera Occidental (Fig 1). Las especies *N. maculiventer* y *N. sp 3* (Cordillera Occidental al sur del río Patía), no se modelaron debido a que presentaban menos de 3 datos de presencia espacialmente únicos (separados por más de 1 km). Los modelos fueron calibrados en las zonas altas (por encima de los 800 m) de Colombia, Venezuela y Ecuador, asumiendo sitios de contacto entre las Cordilleras, lo que haría, o habría hecho accesible toda el área de estudio para cualquiera de las especies. Finalmente, se evaluó la similitud geográfica (superposición geográfica) y ecología (Broennimann et al., 2012) de los MNE de las cuatro especies.

Aproximación geográfica

En esta aproximación se buscó identificar el grado de superposición de las distribuciones geográficas de las especies, sin tener en cuenta el solapamiento ecológico de las mismas. Para esto se usaron los modelos binarios de las cuatro especies recortados con un umbral del 10 percentil. Posteriormente y teniendo en cuenta las propuestas de áreas de distribución actual definidas para cada especie (Fig 1), se identificó el porcentaje de predicción que tenía cada especie en su propia área de distribución (autopredicción) y en las áreas de distribución de las especies restantes (allopredicción).

Así mismo, y con el fin de identificar las zonas comunes de distribución de las especies, se realizó la superposición de los Modelos de Nicho Ecológico de las 4 especies.

Aproximación ecológica

En esta aproximación se busca identificar el grado de solapamiento ecológico de *N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis* y *N. sp. 1*. Los valores de similitud ecológica (Broennimann et al., 2012) se obtuvieron usando el paquete estadístico R, usando puntos obtenidos de los Modelos de Nicho Ecológico de cada especie y un área de calibración de las zonas altas (por encima de los 800 m) de Colombia, Venezuela y Ecuador.

RESULTADOS

Los registros únicos de presencia para cada especie fueron de la siguiente manera: *N. childi* 22 registros, *N. meridensis* 13 registros, *N. pectoralis* 35 registros, *N. sp. 1* 32 registros.

Aproximación geográfica

En la figura 2 se muestran los Modelos de Nicho Ecológico obtenidos para las 4 especies, los cuales muestran que *N. childi* presenta probabilidad de distribución en las tres cordilleras de Colombia y en la cordillera de Mérida de Venezuela. Por su parte, *N. meridensis* se distribuye principalmente en la parte norte de la Cordillera Oriental, la Serranía del Perijá y la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia, así como en la Cordillera de Mérida en Venezuela. En el caso de *N. pectoralis* y *N. sp. 1*, presentan altos valores de probabilidad en su distribución en las cordilleras Central y Occidental de Colombia.

Los resultados del porcentaje de autopredicción o allopredicción de cada una de las especies, respecto a ellas mismas o a las demás (respectivamente), se muestran en la

Tabla 1. Se observa que para *N. meridensis* y *N. sp. 1*, la mayor parte del área predicha por sus modelos de nicho (arriba del 40%), se encuentra en el área de distribución propuesta para las mismas (valor en negrilla). Por su parte, *N. childi* y *N. pectoralis* muestran bajos valor de autopredicción (por debajo del 30%), y valores relativamente altos de allopredicción en las áreas de distribución propuesta para *N. sp. 1*. Todas las especies presentan entre el 20% y el 25% de su Modelo de Nicho Ecológico, fuera de las áreas de distribución propuestas para las 4 especies (otra área).

Finalmente, la sumatoria de los MNE de las 4 especies (Fig 3), muestra zonas donde se distribuyen al menos una, dos y tres especies, aunque no existen zonas donde se distribuyan las 4 especies simultáneamente. Las áreas de mayor superposición se presentan en las cordilleras central y occidental, correspondiendo a superposiciones geográficas en la distribución de *N. childi*, *N. pectoralis* y *N. sp. 1*.

Aproximación ecológica

Teniendo en cuenta los resultados presentados en la figura 4, se puede indicar que los valores de similaridad entre las cuatro especies analizadas no supera, en ninguno de los casos, un valor de 0.4. Existen bajos valores de similaridad entre *N. meridensis* vs. *N. pectoralis*, y entre *N. meridensis* vs. *N. sp. 1* y *N. childi* vs. *N. pectoralis*.. Finalmente, las especies con mayores valores de similaridad (por debajo del 0.4) son *N. meridensis* vs. *N. childi*, *N. childi* vs. *N. sp. 1* y *N. pectoralis* vs. *N. sp. 1*. El valor p de las diferentes comparaciones donde se examina el solapamiento entre los nichos observados en dos distribuciones de especies, muestra que no se

rechaza la hipótesis nula, es decir que los nichos son similares que lo esperado al azar entre las especies estudiadas.

DISCUSIÓN

La aproximación geográfica para las especies muestra que los modelos de nicho ecológico predicen áreas donde las especies *N. childi* y *N. pectoralis* están ausentes, lo cual puede deberse a limitaciones en su dispersión o interacciones bióticas (Munguía et al., 2008, Graham et al., 2010, Gutiérrez et al. 2014). Las especies con la mayor parte del área predicha que coincide con el área propuesta, como es el caso de *N. meridensis* y *N.sp. 1*, reflejan que el área probable presenta condiciones igualmente ideales para la especie, y que las condiciones ambientales evaluadas se pueden encontrar en áreas menores que las propuestas para la especie. La probabilidad de presencia refleja una diferenciación entre *N. meridensis* y *N. childi*, las cuales tienen distribuciones propuestas en la Cordillera Oriental, así que a pesar de estar cercanas geográficamente, no son coincidentes en sus distribuciones probables. La mayor probabilidad de *N. meridensis* coincide en gran parte con la distribución conocida y abarca la distribución de otra especie: *N. maculiventer*, que se ubica en la Sierra Nevada de Santa Marta, lo que reflejaría una similitud ecológica entre estas dos especies y podría representar una relación filogenética cercana (Anderson y Raza, 2010). La probabilidad de presencia de *N. pectoralis* y *N. sp. 1* en las cordilleras Central y Occidental, indicaría que hay algunas condiciones ambientales coincidentes a través de las cordilleras (Graham et al. 2010).

La aproximación de similaridad de nicho ecológico de las especies, en el cual se presentaron nichos ecológicos similares, y por consiguiente un conservadurismo de nicho ecológico para las especies evaluadas, mostraría que no hay diferenciación de nicho en el proceso de diversificación. El conservadurismo de nicho a través de periodos de tiempo evolutivo refleja los modos de especiación implicados, donde una especiación estrictamente vicariante depende simplemente de un aislamiento geográfico y hay diferencias ecológicas constituidas posteriormente, después del proceso de especiación (Peterson et al. 1999). Este conservadurismo puede describir especies hermanas con divergencias recientes (Martínez-Gordillo et al. 2009), y que los nichos ecológicos evolucionan poco alrededor del evento de especiación (Peterson et al. 1999). Adicionalmente el conservadurismo de nicho mostraría que estas especies no tolerarían condiciones climáticas en zonas bajas, promoviendo así una especiación alopatrica con las diferencias climáticas entre las cordilleras y las zonas bajas, como se presenta en otros vertebrados como salamandras (Kozak y Wiens, 2006). Las zonas bajas de la región del Caribe, el Cañon del Chicamocha, los valles del río Magdalena y Cauca y la cuenca del río Patía, que en sus áreas albergan bosques secos (Pizano y García, 2014) actuaron como barrera geográfica para este grupo debido a sus condiciones climáticas extremas. Las diferencias morfológicas y morfométricas craneales encontradas en las especies del género no se reflejan en una diferenciación de nicho entre las cuatro especies estudiadas, mostrando que una diferenciación morfológica no implica una diferenciación ecológica la cual permita el origen de procesos de diversificación.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la Universidad Nacional de Colombia, al Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, a los curadores y personas de cada una de las colecciones biológicas visitadas que colaboraron y permitieron examinar los especímenes depositados en cada una de estas: Santiago Burneo y Angela Camacho de la Sección de Mastozoología del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M), Jhon Jairo Calderón Leyton de la Colección Zoológica PSO-Z No. 041 de la Universidad de Nariño, Pilar Rivas Pava del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), Oscar Murillo de la Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV) y Sergio Solari de la Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia (CTUA). Agradecemos al programa de estímulos a la investigación *Thomas van der Hammen* del Jardín Botánico José Celestino Mutis de Bogotá que otorgó financiación a esta investigación. También agradecemos a Maria Claudia Franco Roza quien muy amablemente colaboró con el recorte de las capas de las especies.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, R.P. 2014. El modelado de nichos y distribuciones: no es simplemente “clic, clic, clic”. *Biogeografía* 8: 4-27.
- ANDERSON, R.P. y A. RAZA. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 37: 1378-1393.

- BROENNIMANN O., FITZPATRICK M.C., PEARMAN P.B., PETITPIERRE B., PELLISSIER L., YOCCOZ N.G., THUILLER W., FORTIN M.J., RANDIN C., ZIMMERMANN N.E., GRAHAM C.H. AND GUISAN A. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*: 21: 481–497.
- D'ELÍA G. y U.F.J. PARDIÑAS. 2015. Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843, p. 63-70. In: L. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía (eds.) *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. xv +1336 pp.
- GRAHAM, C.H., N. SILVA y J. VELÁSQUEZ-TIBATÁ. 2010. Evaluating the potential causes of range limits of birds of the Colombian Andes. *Journal of Biogeography* 37: 1863-1875.
- GRINNELL, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427–433.
- GUTIÉRREZ, E.E., R.A. BORJA y R.P. ANDERSON. 2014. Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography* 37: 741–753.
- HIJMANS, R.J., S. CAMERON & J. PARRA. 2005. WorldClim, version 1.3. University of California, Berkeley. URL: <http://biogeo.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>
- KATTAN, G.H., P. FRANCO, V. ROJAS y G. MORALES. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia.
- KOZAK, K.H. y J. WIENS. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in north American salamanders. *Evolution* 60(12): 2604-2621.

LÓPEZ-RAMOS, E. 2003. Evolución tectónica de América Central, del Sur y el Caribe, desde el Jurásico hasta el reciente. En: Llorente Bousquets Jorge & Morrone Juan J. (eds.) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. México D.F. 277pp.

MARTÍNEZ-GORDILLO D., O. ROJAS-SOTO y A. ESPINOSA de los MONTEROS. 2009. Ecological niche modelling as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican muroid rodents. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 259 – 270. doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01897.x

MUNGUÍA, M., A.T. PETERSON y V. SÁNCHEZ-CORDERO. 2008. Dispersal limitation and geographical distributions of mammal species. *Journal of Biogeography* 35: 1879-1887.

PATTERSON, B.D., S. SOLARI y P.M. VELAZCO. 2012. The role of the Andes in the diversification and biogeography of Neotropical mammals. In: Patterson B. D. y L. P. Costa, (eds.) *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals*. The University Chicago Press, Chicago.

PATTON J.L. 1986. Patrones de distribución y especiación de fauna de mamíferos de los bosques nublados andinos del Perú. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 17:87-94.

PERCEQUILLO, A.R. 2015. Genus *Nephelomys*. In: *Mammals of South America Volume 2 Rodents* (Patton J.L., U.F.J. Pardiñas y G. D'Elía eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London.

PETERSON, A.T. y R.D. HOLT. 2003. Niche differentiation in Mexican birds: using point

occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters* 6: 774-782. doi:

10.1046/j.1461-0248.2003.00502.x

PETERSON, A.T., J. SOBERÓN, R.G. PEARSON, R.P. ANDERSON, E. MARTÍNEZ-MEYER, M. NAKAMURA y M. BASTOS ARAUJO. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, Princeton and Oxford. 314 pp.

PETERSON, A.T., J. SOBERÓN y V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* 285: 1265-1267.

PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON & R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.

PIZANO, C y H. GARCÍA (Eds). 2014. *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.

SOLARI, S. P.M. VELAZCO y B.D. PATTERSON. 2012. Hierarchical organization of neotropical mammal diversity and its historical basis. In: Patterson B. D. y L. P. Costa, (eds.) *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals*. The University Chicago Press, Chicago.

USGS. 2001. HYDRO1k elevation derivative database. US Geological Survey.

<http://www.usgs.gov/> Última fecha de consulta 12 de febrero de 2016.

WEKSLER, M., A.R. PERCEQUILLO y R.S. VOSS. 2006. Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Am. Mus. Novit.* 3537: 1–29.

FIGURA 1. Propuesta de áreas de distribución actuales y puntos de presencia de *N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis* y *N.sp. 1* en Colombia.

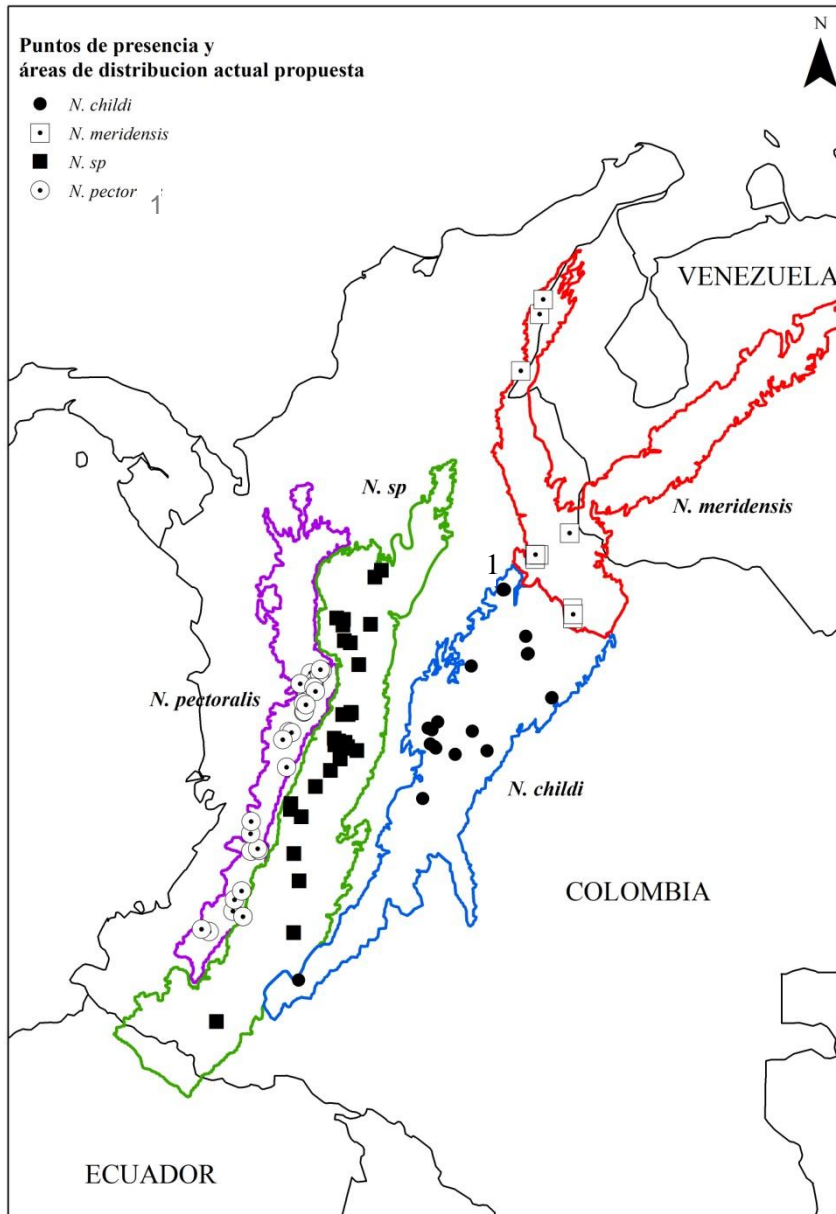


FIGURA 2. Modelos de Nicho de *N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis* y *N.sp. 1* recortados con un umbral de corte del 10 percentil y su ubicación respecto a las áreas de distribución propuestas para cada especie.

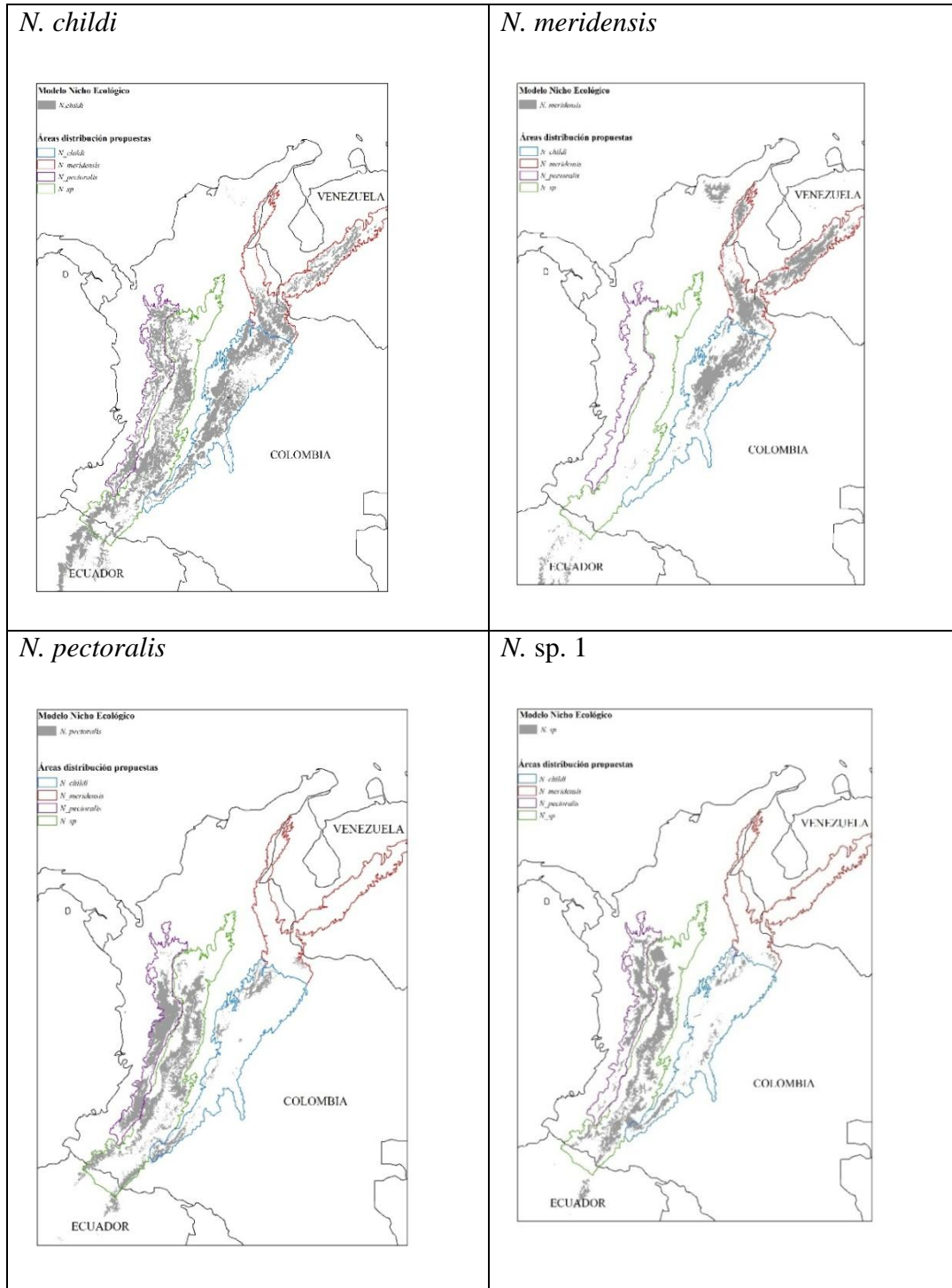


FIGURA 3. Superposición geográfica de los Modelos de Nicho de *N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis* y *N. sp. 1* recortados con un umbral de corte del 10 percentil.

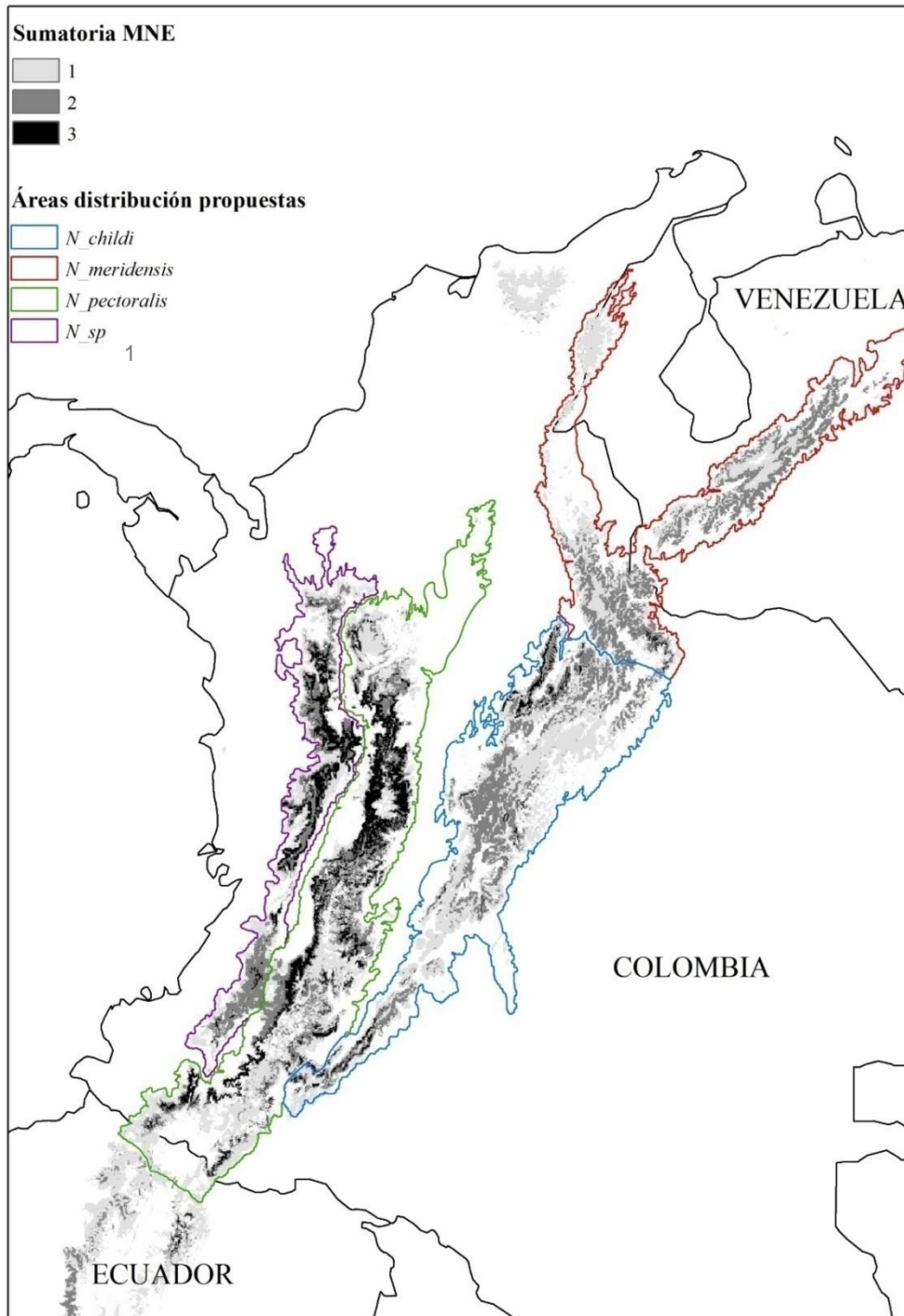


FIGURA 4. Similaridad de nicho entre *N. childi*, *N. meridensis*, *N. pectoralis* y *N.sp. 1*.

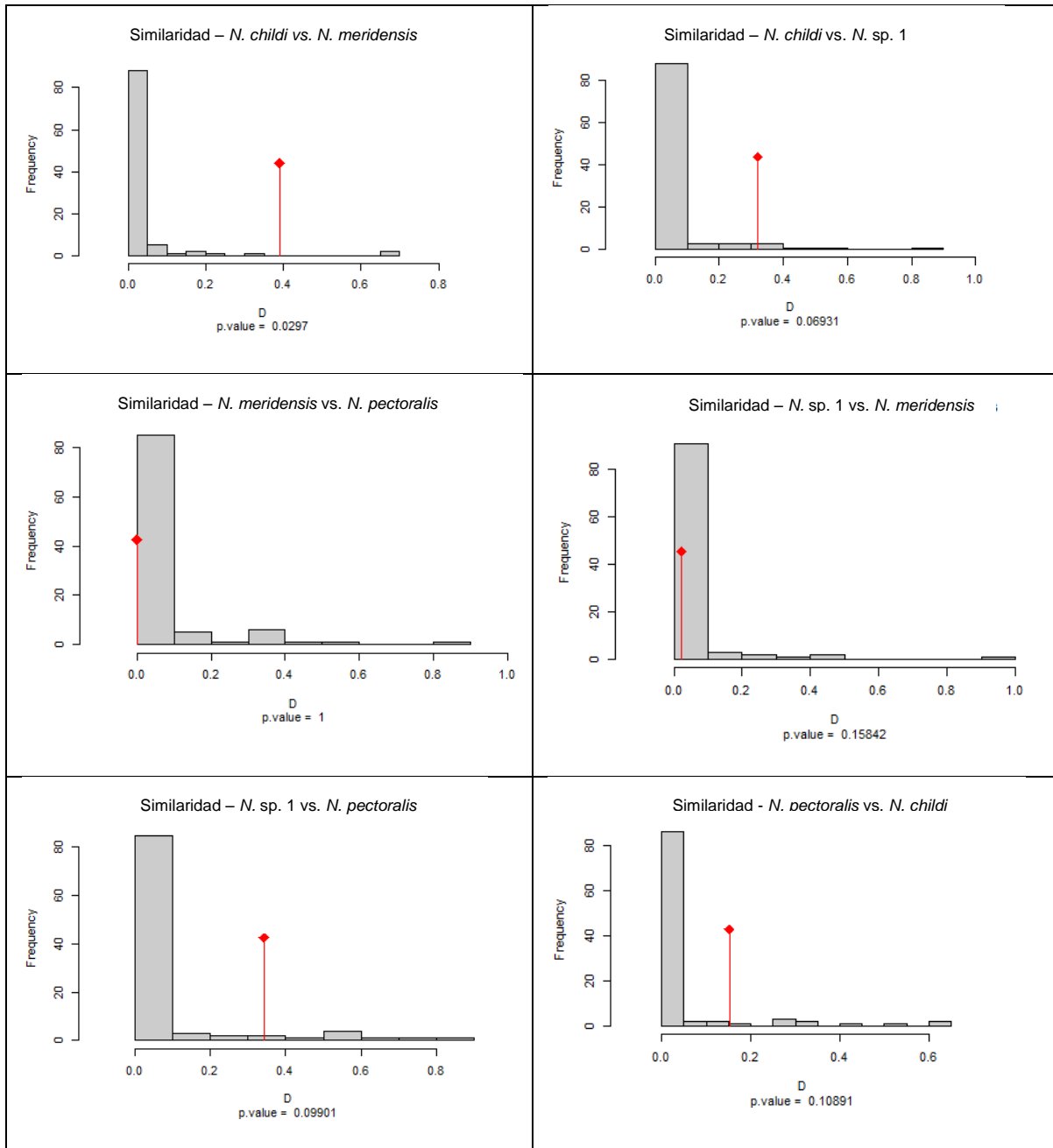


TABLA 1. Porcentaje de superposición entre el área de distribución predicha por los Modelos de Nicho y el área de distribución propuesta para cada especie.

Especie	Porcentaje de superposición geográfica				
	<i>N. childi</i>	<i>N. meridensis</i>	<i>N. pectoralis</i>	<i>N. sp. 1</i>	
	(80.953 km ²)*	(81.963 km ²)*	(37,402 km ²)*	(100.563 km ²)*	
(126.328 km ² **	(60.131 km ² **	(66.655 km ² **	(53.355 km ² **	<i>Otra área</i>	
<i>N. childi</i>	24.61	12.82	11.72	26.89	23.96
<i>N. meridensis</i>	31.89	43.05	0.008	0.57	24.48
<i>N. pectoralis</i>	10.28	0.72	26.30	41.58	21.12
<i>N. sp. 1</i>	11.67	0.92	11.27	54.37	21.77

* Área de distribución propuesta

** Área de distribución predicha por los MNE

Síntesis Final

El estudio morfológico y morfométrico de las especies del género *Nephelomys* en Colombia concluye que se encuentran cinco especies diferentes, las cuales presentan diferencias en la combinación de caracteres morfológicos externos y craneales, y en el tamaño y forma del cráneo. Es un grupo complejo taxonómicamente, ya que son pocos los caracteres que permiten la diferenciación de las diferentes entidades, y en otros casos se encuentran caracteres altamente variables y que dificultan la diferenciación. Las especies propuestas tienen distribuciones disyuntas en las tres cordilleras, reflejando que las zonas bajas de la región Caribe, enclaves secos como el de la cuenca del río Patía y el Cañón del Chicamocha, y los valles interandinos pudieron actuar como barreras geográficas que provocaron el aislamiento de las poblaciones y su posterior diferenciación. Los datos moleculares no soportan la diferenciación de las especies, aunque se requiere un mayor muestreo para concluir que las poblaciones de las Cordilleras occidental y central y del sur del Cañón del Chicamocha en la Cordillera Oriental correspondan o no a entidades diferentes.

Adicionalmente los modelos de nicho ecológico muestran que la probabilidad de presencia de cuatro especies del género presentan algunas diferencias a lo largo de las cordilleras, y que muestran áreas probables de presencia en las cuales la especie no se encuentra distribuida, debido a factores bióticos como dispersión o competencia. Sin embargo, las especies tienen similitudes a nivel de nicho ecológico, lo que refleja un conservadurismo de nicho, que aunque las especies tengan diferencias a nivel morfológico, no la hay a nivel ecológico, evidencia que se ha encontrado en otros grupos de vertebrados con procesos de vicarianza y especiaciones alopátricas.

Finalmente, nuestra evidencia no es congruente con la propuesta de Percequillo (2015) explicada en los diferentes capítulos, y en la cual se expone que las especies tienen distribuciones simpátricas en las tres cordilleras, y existe una especie distribuida en la

Sierra Nevada de Santa Marta y al norte de la Cordillera Oriental en la Serranía del Perijá. Nuestra evidencia muestra que las poblaciones en las tres cordilleras se diferencian a nivel morfológico, no a a nivel molecular, y que tienen similitudes a nivel de nicho ecológico. Este estudio muestra que para este género la Cordillera de Los Andes pudo jugar un papel de diversificación a través de procesos de dispersión y vicarianza con barreras geográficas como las zonas bajas y provocando así procesos de especiación alopátrica.