



**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA
INDOAMÉRICA**

**FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE
CARRERA DE INGENIERÍA EN BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS**

TEMA:

**ANÁLISIS ESPACIAL DE LA DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *CAENOLESTES* Y
SUS INTERACCIONES CON PAISAJES ANDINO-TROPICALES**

Trabajo de titulación previo a la obtención del título de Ingeniera en Biodiversidad y Recursos Genéticos

Autor (a)

Cuji Guerra Karen Alejandra

Tutor (a)

Dr. Bonilla Bedoya Santiago Patricio

QUITO -ECUADOR

2022

**AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA,
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL
TRABAJO DE TÍTULACIÓN**

Yo, Karen Alejandra Cuji Guerra declaro ser autor del Trabajo de Titulación con el nombre “Análisis espacial de la distribución del género *Caenolestes* y sus interacciones con paisajes andino-tropicales”, como requisito para optar al grado de Ingeniera en Biodiversidad y Recursos Genéticos y autorizo al Sistema de Bibliotecas de la Universidad Tecnológica Indoamérica, para que con fines netamente académicos divulgue esta obra a través del Repositorio Digital Institucional (RDI-UTI).

Los usuarios del RDI-UTI podrán consultar el contenido de este trabajo en las redes de información del país y del exterior, con las cuales la Universidad tenga convenios. La Universidad Tecnológica Indoamérica no se hace responsable por el plagio o copia del contenido parcial o total de este trabajo.

Del mismo modo, acepto que los Derechos de Autor, Morales y Patrimoniales, sobre esta obra, serán compartidos entre mi persona y la Universidad Tecnológica Indoamérica, y que no tramitaré la publicación de esta obra en ningún otro medio, sin autorización expresa de la misma. En caso de que exista el potencial de generación de beneficios económicos o patentes, producto de este trabajo, acepto que se deberán firmar convenios específicos adicionales, donde se acuerden los términos de adjudicación de dichos beneficios.

Para constancia de esta autorización, en la ciudad de Quito a los 29 días del mes de marzo de 2022, firmo conforme:

Autor: Karen Alejandra Cuji Guerra

Firma: 

Número de Cédula: 1719704254

Dirección: Pichincha, Quito, Puengasí, Urbanización Jardín del Valle

Correo electrónico: kaaren9703@outlook.com

Teléfono: 0989084743

APROBACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutor del Trabajo de Titulación “ANÁLISIS ESPACIAL DE LA DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *CAENOLESTES* Y SUS INTERACCIONES CON PAISAJES ANDINO-TROPICALES” presentado por Karen Alejandra Cuji Guerra, para optar por el Título Ingeniera en Biodiversidad y Recursos Genéticos,

CERTIFICO

Que dicho trabajo de investigación ha sido revisado en todas sus partes y considero que reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del Tribunal Examinador que se designe.

Quito, 8 de marzo de 2022

Dr. Santiago Patricio Bonilla Bedoya

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

Quien suscribe, declaro que los contenidos y los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, como requerimiento previo para la obtención del Título de Ingeniera en Biodiversidad y Recursos Genéticos, son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor

Quito, 29 de marzo de 2022



Karen Alejandra Cuji Guerra

1719704254

APROBACIÓN TRIBUNAL

El trabajo de Titulación ha sido revisado, aprobado y autorizada su impresión y empastado, sobre el Tema: ANÁLISIS ESPACIAL DE LA DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *CAENOLESTES* Y SUS INTERACCIONES CON PAISAJES ANDINO-TROPICALES previo a la obtención del Título de Ingeniera en Biodiversidad y Recursos Genéticos, reúne los requisitos de fondo y forma para que la estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

Quito, 29 de marzo de 2022

Ph.D. Sofía Carvajal Endara

Lector 1

Ph.D. Ernesto Santos García

Lector 2

DEDICATORIA

Para Paola, Victor, Nacha y Bruna

AGRADECIMIENTO

A mí por demostrarme una vez más lo que puedo lograr y lo que puedo llegar a ser.

A mis padres Paola y Victor por su inmenso esfuerzo y sacrificio para darme la educación y permitirme cumplir esta meta. Gracias por su comprensión, dedicación, amor y a esas charlas de horas sentados en el patio de la casa repitiéndome una y otra vez que nunca olvide mi esencia y humanidad para lograr y conseguir las metas que me proponga. Ahora estoy orgullosa de decir que siempre lo tengo presente y que la mujer que educaron es como es gracias a las jaladas de orejas que le dieron y valores que le inculcaron.

A mis hermanas de no sangre Nacha y Bruna muchas gracias por brindarme desmedidamente su amor y compañía, en especial en las noches de desvelo que se quedaban a mi lado sin pegar el ojo hasta que yo terminase. Realmente reafirman que “el perro es el amigo incondicional del hombre”.

A mis abuelitos, tíos y primos por sus palabras de aliento y buenas energías luego de preguntarme “¿cómo te va?”, “¿cómo te sientes?”, “¿ya acabas?”, cuando me veían mal anochada o muy concentrada escribiendo este trabajo.

A Jorge Brito por adentrarme en el mundo de la mastozoología y permitirme conocer el valiosísimo trabajo que hace, ayudarme en idear un posible tema de tesis, estar pendiente de mí y a sus consejos y valiosas correcciones para que el trabajo de titulación que lo mejor posible, como él siempre dice.

A Santiago Bonilla por acompañarme y guiarme en el desarrollo de mi tesis, retarme a aprender cosas nuevas y a escribir mejor. Sin duda, la tesis quedó mejor de lo que pensaba.

A Orzay por ser el compañero de vida que encontré sin buscar. Gracias por tu amor, paciencia y, sobre todo, el apoyo moral que supiste darme en algunos altibajos que se presentaron en el proceso. Logrando esto, demostramos que sí podemos y siempre vamos a poder, cueste lo que cueste.

A Zaskya y Michael porque en los tiempos de cuarentena afianzamos los lazos de amistad que ya nos unían. Cada risa compartida, el típico “de que nos graduamos, nos graduamos”, los memes de motivación y las videollamadas desestresantes, hicieron este proceso más llevadero. ¡Lo hicimos, chicos!

ÍNDICE DE CONTENIDO

PORTADA.....	i
AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR	ii
APROBACIÓN DEL TUTOR	iii
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD	iv
APROBACIÓN TRIBUNAL	v
DEDICATORIA	vi
AGRADECIMIENTO.....	vii
RESUMEN	xii
ABSTRACT.....	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. MÉTODOS	7
2.1. Área de estudio.....	7
2.2. Mapa del área de estudio.....	8
2.3. Datos biológicos y abióticos (capas bioclimáticas y topográficas)	10
2.4. Modelo predictivo	12
2.5. Evaluación del modelo.....	13
2.6. Interpretación de predicciones e identificación de posibles áreas de hábitat adecuado.....	13
3. RESULTADOS.....	15
4. DISCUSIÓN	29
4.1. Geodatabase de las observaciones del género <i>Caenolestes</i> en los Andes Tropicales	29
4.2. Distribución cenoléstida en los Andes Tropicales a partir de variables biofísicas y topográficas.....	30
4.3. Potencial distribución del género <i>Caenolestes</i> con respecto a los esfuerzos de conservación in situ en el área de estudio.....	34
5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	36
6. LITERATURA CITADA	38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio y observaciones de <i>Caenolestes</i> spp.....	9
Figura 2. Número de registros de <i>Caenolestes</i> spp.....	15
Figura 3. Distribución potencial de <i>C. fuliginosus</i>	17
Figura 4. Distribución potencial de <i>C. convelatus</i>	19
Figura 5. Distribución potencial de <i>C. sangay</i>	21
Figura 6. Distribución potencial de <i>C. caniventer</i>	23
Figura 7. Prueba de Jackknife.....	26

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Artículos con información georreferenciada de <i>Caenolestes</i> spp.	10
Tabla 2. Predictores seleccionados para el modelamiento en Maxent	11
Tabla 3. Clasificación de la probabilidad de distribución potencial utilizando el método Jenks	14
Tabla 4. Registros por territorio político y especie	15
Tabla 5. Contribución de las variables en los modelos Maxent.....	24
Tabla 6. Porcentaje de la distribución potencial en los países y esfuerzos de conservación in situ del área de estudio del modelo predictivo para las especies de <i>Caenolestes</i>	27

ÍNDICE DE IMÁGENES

Imagen 1. <i>Caenolestes fuliginosus</i>	3
Imagen 2. <i>Caenolestes caniventer</i>	3
Imagen 3. <i>Caenolestes convelatus</i>	3
Imagen 4. <i>Caenolestes condorensis</i>	3
Imagen 5. <i>Caenolestes sangay</i>	3

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMERICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

**TEMA: ANÁLISIS ESPACIAL DE LA DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO
CAENOLESTES Y SUS INTERACCIONES CON PAISAJES ANDINO TROPICALES**

AUTOR: KAREN ALEJANDRA CUJI GUERRA

TUTOR: Dr. SANTIAGO BONILLA BEDOYA

RESUMEN

Los Andes del norte son un hotspot de biodiversidad. Aquí habitan los ratones marsupiales del género *Caenolestes* que reúne cinco especies. Un grupo poco conocido en cuanto a su distribución, función ecológica y requerimientos ambientales. Aquí modelamos la distribución potencial de las especies del género *Caenolestes* para discutir sus interacciones con paisajes andino-tropicales. Para esto usamos registros de observación de distintas publicaciones y bases de datos. Además, generamos un conjunto de 21 co-variables abióticas continuas. A partir de esta información aplicamos un modelo de máxima entropía a través del software Maxent. Modelamos los rangos predictivos con los siguientes parámetros: jackknife, división aleatoria de datos entre 75% y 25%, 500 interacciones y salida cloglog. Los resultados muestran valores AUC robustos ($> 0,80\%$); por otro lado, la contribución de variables fue única en cada predicción. Para *C. fuliginosus*, *C. convelatus*, *C. sangay* y *C. caniventer*, las cordilleras oriental, central y occidental de los Andes colombianos y la cordillera Real del Ecuador presentan las condiciones ambientales propicias para ser ocupadas por las especies. Con respecto a la conservación del hábitat, Colombia concentra la mayor superficie de hábitat idóneo para las especies (*C. fuliginosus* = 61,73%, *C. convelatus* = 0,19%, *C. sangay* = 61,93% y *C. caniventer* = 61,91%), pero estos hábitats al no estar bajo protección presentan una notable exposición al avance de la minería y otras actividades antrópicas. Los esfuerzos de conservación de los Andes del norte son los entornos más prometedores que pueden proliferar la vida de las especies a mediano y largo plazo, especialmente los de Ecuador porque representan el mayor porcentaje de protección para las especies (*C. fuliginosus* = 50,89%, *C. convelatus* = 93,8%, *C. sangay* = 72% y *C. caniventer* = 38,29%).

DESCRIPTORES: Andes Tropicales, *Caenolestes*, distribución potencial, Maxent

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMERICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA DE INGENIERÍA EN BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

THEME: SPATIAL ANALYSIS OF THE POTENTIAL DISTRIBUTION OF THE GENUS CAENOLESTES AND ITS INTERACTIONS WITH TROPICAL ANDEAN LANDSCAPES

AUTHOR: KAREN ALEJANDRA CUJI GUERRA

TUTOR: Dr. SANTIAGO BONILLA BEDOYA

ABSTRACT

The northern Andes are a biodiversity hotspot. Here inhabit the marsupial mice of the genus *Caenolestes* which brings together five species. A little known group in terms of its distribution, ecological function, and environmental requirements. Here we model the potential distribution of species of the genus *Caenolestes* to discuss their interactions with andean-tropical landscapes. For this we use observation records from different publications and databases. In addition, we generate a set of 21 continuous abiotic co-variables. From this information we apply a maximum entropy model through the Maxent software. We modeled the predictive ranges with the following parameters: jackknife, random data split between 75% and 25%, 500 interactions and cloglog output. The results show robust AUC values ($> 0.80\%$); on the other hand, the contribution of variables was unique in each prediction. For *C. fuliginosus*, *C. convelatus*, *C. sangay* and *C. caniventer*, the eastern, central and western mountain ranges of the Colombian Andes and the Cordillera Real of Ecuador present favorable environmental conditions to be occupied by the species. Regarding habitat conservation, Colombia concentrates the largest area of suitable habitat for species (*C. fuliginosus* = 61.73%, *C. convelatus* = 0.19%, *C. sangay* = 61.93% and *C. caniventer* = 61.91%), but these habitats, as they are not under protection, present a highly exposure to the advance of mining and other anthropic activities. The conservation efforts of the

KEYWORDS: Tropical Andes, *Caenolestes*, potential distribution, Maxent

1. INTRODUCCIÓN

Los Andes Tropicales, en el 1% de superficie terrestre que representan es el hotspot más reconocido y diverso del mundo por poseer una extraordinaria riqueza de especies y riqueza de especies endémicas superior a cualquier lugar del mundo (Myers et al., 2000; Mittermeier et al., 2011). Presenta distintos climas (Young et al., 2015) y zonas precursoras de vida (e.g., montañas, valles, picos, quebradas) (Josse et al., 2017) que en gran parte son los responsables de la elevada diversidad andina y favorecen a que numerosos taxa atesoren especies solo vistas en rangos geográficos restringidos de esta biorregión, como la mastofauna que, a más de guardar a la mayoría de sus especies en este hotspot, exhibe géneros con altos niveles de endemismo (Young et al., 2015).

El género *Caenolestes* (Thomas, 1895) (Paucituberculata: Caenolestidae) con *Rhyncholestes* (Osgood, 1924) y *Lestoros* (Oehser, 1934) conforman un grupo endémico de marsupiales poco conocido y estudiado debido al dificultoso y poco explorado acceso a sus hábitats, comprendidos como ambientes húmedos y fríos de elevadas alturas y latitudes andinas (Albuja y Patterson, 1996; Gardner, 2005; Patterson, 2008). Hasta el momento *Caenolestes* está conformado por 5 especies (Ojala-Barbour et al., 2013) presentes en la zona norte de los Andes de América del Sur.

Caenolestes fuliginosus (Imagen 1; Tomes, 1863) es la primera especie descrita y más estudiada de este género. Con presencia en el extremo occidental de Venezuela, en la Cordillera Central colombiana y en bosques de elevaciones altas, páramos y subpáramos del Ecuador central (Gardner, 2005; Timm y Patterson, 2008; Patterson, 2015). *Caenolestes convelatus*

(Imagen 2; Anthony, 1924) y *C. caniventer* (Imagen 3; Anthony, 1921) han sido documentadas en la Cordillera Occidental de los Andes, la primera en Colombia y Norte de Ecuador, y la segunda al sur de Ecuador y extremo norte de Perú (Timm y Patterson, 2008). Las dos últimas, *Caenolestes condorensis* (Imagen 4; Albuja y Patterson, 1996) y *C. sangay* (Imagen 5; Ojala-Barbour et al., 2013) únicamente han sido registradas en los sitios (Cordillera del Cóndor y Parque Nacional Sangay, respectivamente) de la zona suroriental ecuatoriana (Timm y Patterson, 2008; Ojala-Barbour et al., 2013). En 1996, los descubridores de *C. condorensis* mencionaron que probablemente la especie también puede ser hallada en Perú, recorriendo la misma cordillera donde fue descubierta.



Imagen 1. *Caenolestes fuliginosus* en Parque Nacional Sangay, Cubillines, Chimborazo, Ecuador. Autor: Jorge Brito



Imagen 2. *Caenolestes caniventer* en la Cordillera de Chilla, El Oro, Ecuador. Autor: Jorge Brito



Imagen 3. *Caenolestes convelatus*. Autor: Jorge Brito



Imagen 4. *Caenolestes condorensis*. Autor: Luis Albuja



Imagen 5. *Caenolestes sangay* en Parque Nacional Sangay, Morona Santiago, Ecuador. Autor: Jorge Brito

Existen estudios abordados desde distintas líneas investigativas que disponen de información del género, como: el tratado de genitalia y próstata (Osgood, 1921) el análisis y descripción del cariotipo (Hayman et al., 1971; Hayman y Martin, 1974), la descripción de testículos y conductos excurrentes de *Caenolestes* (Rodger, 1982), las anomalías en la dentición de *C. fuliginosus* junto con otra especie del orden Paucituberculata y Microbiotheria (Martin, 2007), las observaciones del comportamiento en cautiverio de *C. fuliginosus* (Martin y González Chávez, 2015) y la descripción y comportamiento del embrión de *C. fuliginosus* (González et al., 2020). La mayoría de estas publicaciones llevó consigo una fase de campo planificada y culminada, esto demuestra que el limitado acceso a los hábitats cada vez es un fundamento menos justificable del desconocimiento de *Caenolestes*.

Sin embargo, el interés en aportar nuevos descubrimientos del género continúa siendo escaso (Albuja y Patterson, 1996; Timm y Patterson, 2008) y la información disponible como registros de avistamientos de las especies en sitios andinos es incluso menos aprovechada; resulta sencillo recabar estos datos (e.g., coordenadas geográficas, localidad, nombre de la especie) porque capturar estos organismos también lo es, Patterson et al. (1989) afirmaron que se necesita de los mismos atrayentes comestibles y técnicas de captura (e.g., trampa Sherman, de caída) aplicables en otros pequeños mamíferos.

Los registros georreferenciados de los cenoléstidos son piezas clave para numerosos análisis, un ejemplo es la construcción de la distribución geográfica del género, una ventaja que podría desvanecer la ignorancia de *Caenolestes* a diferentes niveles. Como punto de partida para próximos estudios a ser abordados desde nuevas líneas investigativas, herramienta que aliente a llenar brechas de información de la fauna andina que ha recibido poca atención de

regiones tropicales (i.e. páramos) (Llambí y Cuesta, 2014) y una solución frente a un clásico problema presente al estudiar especies, el inadecuado conocimiento de su distribución (i.e., déficit wallaceano) (Lomolino, 2004).

Desde la década de los 90, los modelos de distribución de especies (MDE) son herramientas altamente competentes para revelar distribuciones de distintas especies del mundo (Guisan y Thuiller, 2005). Para inferir entornos afines a las necesidades de organismos, los MDE requieren de observaciones georreferenciadas de la especie en cuestión, predictores (e.g. ambientales, topográficos, edáficos) asociados la idoneidad del área de ocurrencia de la especie y técnicas de modelado (Guisan y Zimmermann, 2000; Elith et al., 2010; Kamino et al., 2011). El programa Maxent (Phillips et al., 2004; 2006) se puede utilizar para predecir distribuciones con base a localidades de presencia y variables ambientales preestablecidas por el investigador (Phillips et al., 2006), es decir, utiliza los requerimientos básicos para un MDE. A pesar de ser un software práctico y de fácil manejo (Phillips y Dudík, 2008), existen varios enfoques de ajuste e interpretación de predicciones en Maxent. Por ejemplo, los registros de presencia-ausencia ayudan a conocer el método de muestreo y no existe un margen de incertidumbre para definir a la variable respuesta. Adicionalmente, se puede configurar la combinación de predictores de acuerdo con el número de muestras, entre más ajustes para que el modelo resultante sea lo más similar a la realidad (Elith et al., 2010).

Actualmente, los MDE se establecen como un instrumento de soporte en investigaciones centradas en ecología, biología de la conservación, evolución, biogeografía y cambio climático (e.g., Guisan y Thuiller, 2005; Kamino et al., 2011) por los alcances que ofrece como: apoyo en la toma de decisiones de conservación y selección de áreas (e.g.,

Bulluck et al., 2006; Buse et al., 2007), mapeo de lugares con potenciales sitios de ocurrencia para especies (e.g., Boshoff et al., 2001; Brotons et al., 2007; Williams et al., 2009), evaluación del impacto del clima y otros cambios ambientales en la distribución de especies (e.g., Berry et al., 2002; Bonaccorso et al., 2006; Giordani e Incerti, 2007) y como bioindicadores del estado de una zona frente a ciertos estresores (e.g., Kazanci y Girgin, 1998; Jose y Nameer, 2020).

Al ser varios los aportes de los MDE, el estudio en cuestión pretende analizar la distribución espacial del género *Caenolestes* discutiendo sus interacciones con paisajes andino-tropicales. Para esto, se propone los siguientes objetivos: i) consolidar una geodatabase de los registros del género *Caenolestes* en los Andes Tropicales, ii) modelar con un enfoque de máxima entropía la distribución cenoléstida en los Andes Tropicales a partir de variables biofísicas y topográficas y iii) discutir la potencial distribución del género *Caenolestes* con respecto a los esfuerzos de conservación in situ en el área de estudio.

2. MÉTODOS

2.1. Área de estudio

Los Andes Tropicales representan la región más extensa de áreas templadas de los Trópicos comprendida desde el Oeste de Venezuela hasta la frontera entre Bolivia, Chile y Argentina, mostrando en 1.542.644 km² profundas quebradas, empinadas pendientes, extensos valles y demás relieves geográficos (Josse et al., 2009). Durante el Paleogeno (65-35 m.a.), el margen del Pacífico fue escenario presto a la subducción de placas provocando el levantamiento de los Andes centrales (Poulsen et al., 2010; Hoorn y Wesselingh, 2011) y a finales del Oligoceno e inicios del Mioceno (~23 m.a.), la colisión entre placas contiguas (i.e., de la rotura de la placa posterior del Pacífico, de América del Sur y el Caribe) activó el nacimiento de los Andes septentrionales (Hoorn y Wesselingh, 2011).

Estos últimos trazan su camino desde el norte, comienzan con pequeñas cordilleras costeras venezolanas que junto con los ramales: Sierra de Culata y Sierra de Nevada forman la cordillera de Mérida para llegar a la Cordillera de Perijá (zona fronteriza entre Venezuela y Colombia) (Young et al., 2015). En Colombia, los Andes se bifurcan en tres ramales: occidental, central y oriental, separados entre sí por el valle del Cauca y el valle del Magdalena, hasta llegar al macizo colombiano (Josse et al., 2009). Desde el Nudo de los Pastos (sur de Colombia) atravesando Ecuador hasta la latitud 3°S, los Andes septentrionales se dividen en las cordilleras montañosas Occidental y Oriental (Clapperton, 1993), y finalizan su destino en forma de nudos montañosos al llegar a la confluencia de los afluentes Chichipe, Marañon y Huancabamba en la depresión de Huancabamba (norte de Perú) (Josse et al., 2009).

El 31,76% de área andina corresponde a los Andes del Norte, territorio que cobija de vida a distintos ecosistemas. Los páramos andinos gozan de la mayor especiación de flora y fauna tropical gracias a su historia evolutiva envuelta con dos eventos fortuitos: el levantamiento de los Andes y los ciclos glaciares del Plioceno y Pleistoceno (Van der Hammen y Cleef, 1986; Smith y Cleef, 1988; Hooghiemstra y Cleef, 1995). Una distintiva diversidad de arbustos, plantas epífitas y hierbas, y diferentes hábitats consecuentes de la influencia directa de fuertes gradientes ambientales se acomodan en los bosques montanos, incluso marcados patrones de recambio de especies y comunidades se manifiestan en estos ecosistemas (Churchill et al., 1993; Kessler et al., 2001; Kessler et al., 2002). Por otro lado, los valles actúan como separaciones naturales entre bifurcaciones que los Andes del Norte muestran a su paso, diferenciándose en interandinos y de transición. En Venezuela y Ecuador existe mayor presencia de valles interandinos que se caracterizan por mantenerse en una altura promedio de 1.800 m.s.n.m y con flora propia, mientras que, los relieves más bajos de los valles del Magdalena y del Cauca son sitios de transición entre especies propias y de regiones fitogeográficas próximas (Josse et al., 2009).

2.2. Mapa del área de estudio

Se elaboró el mapa del área de estudio en ArcMap 10.8 (www.esri.com) a partir de un modelo digital de elevación (DEM) de Sudamérica de 30 x 30 (NASA JPL, 2020) y del polígono altitudinal comprendido por los países (i.e. Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú) de los Andes septentrionales. Tras obtener el DEM del área de estudio, se llenó vacíos de información (i.e. magnitudes geográficas) presentes en este con la herramienta raster calculator

y la función FocalStatistics("dem", NbrCircle(número, "CELL"), "MEAN") (este paso fue reiterado 4 veces con tamaño de celda = 10 y 1 vez con tamaño de celda =15) (Figura 1).

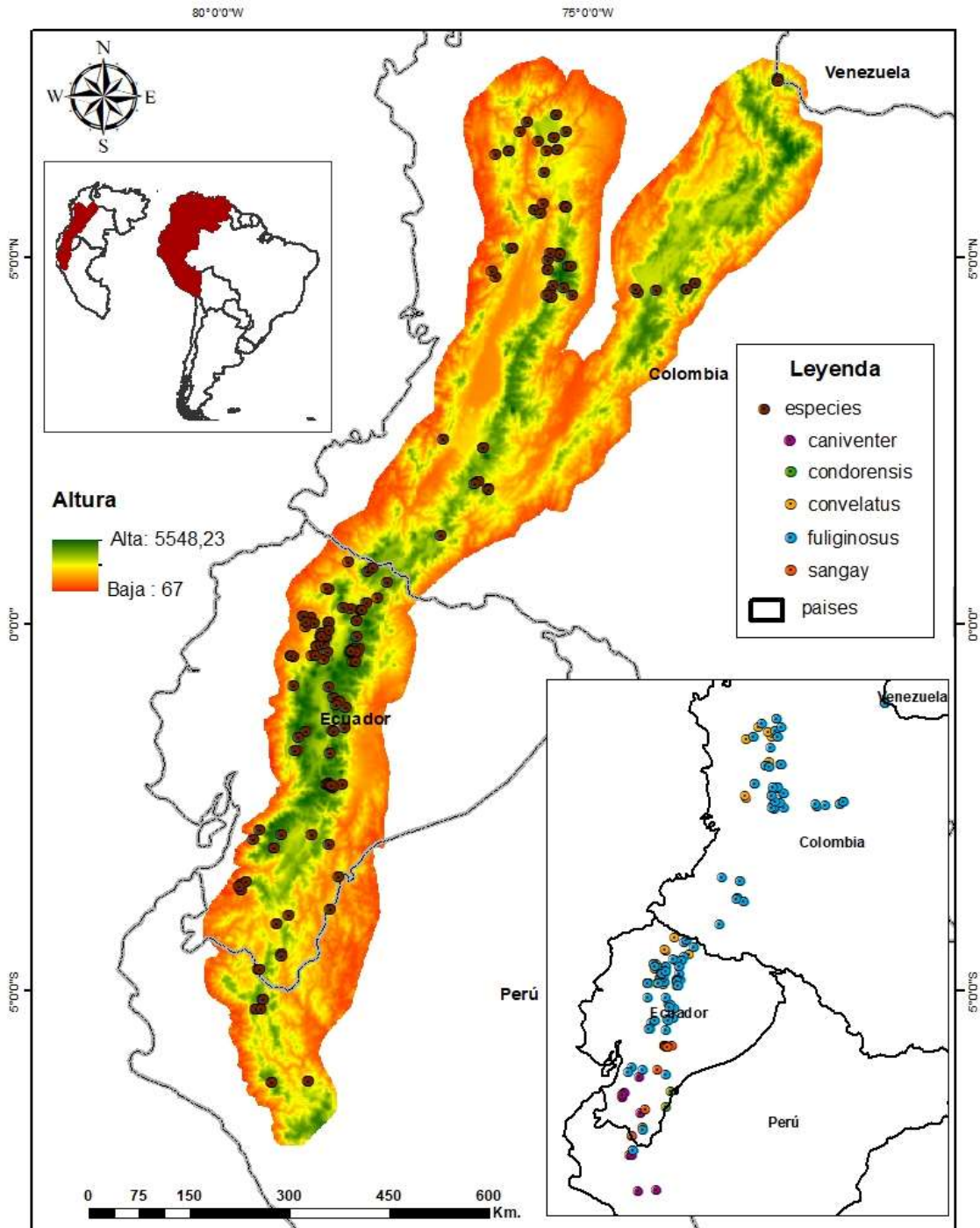


Figura 1. Área de estudio y observaciones de *Caenolestes* spp. Los registros de las diferentes especies están representados por puntos de colores.

2.3. Datos biológicos y abióticos (capas bioclimáticas y topográficas)

La información en la que esta investigación se basó consiste en datos de presencia de *Caenolestes* spp. en la cadena montañosa de estudio (Figura 1). Estos datos fueron extraídos de dos fuentes: literatura disponible (Tabla 1) en publicaciones disponibles en Google Académico y en la base de datos Scopus utilizando palabras clave en español (“caenolestes”+“observaciones” y “caenolestes”+“distribución”+“geográfica”) y en inglés (“caenolestes”+“occurrence”, “caenolestes”+“points”+“observations” y “caenolestes”+“distribution”), y en los siguientes repositorios electrónicos de biodiversidad: Bioweb Ecuador de la Universidad Católica del Ecuador (bioweb.bio), Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO; www.biodiversidad.gob.ec) y el Servicio de Información sobre Biodiversidad Global (GBIF; www.gbif.org).

Tabla 1. Artículos con información georreferenciada de *Caenolestes* spp.

Referencia	Título del artículo
González-Chávez et al., 2019	Demographic Parameters of the Silky Shrew-Opossum <i>Caenolestes fuliginosus</i> (Paucituberculata, Caenolestidae) along an Altitudinal Gradient in the Cordillera Central of the Colombian Andes
Martin y Gonzalez-Chávez, 2016	Observations on the behavior of <i>Caenolestes fuliginosus</i> (Tomes, 1863) (Marsupialia, Paucituberculata, Caenolestidae) in captivity
Brito y Ojala-Barbour, 2016	Mamíferos no voladores del Parque Nacional Sangay, Ecuador
Ojala-Barbour et al., 2013	A new species of shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) with a phylogeny of extant caenolestids
Lee et al., 2011	Small Mammals of Sangay National Park, Chimborazo Province and Morona Santiago Province, Ecuador
Prado y Bonilla, 2009	Pequeños mamíferos no voladores de la reserva natural Ibanasca (Tolima, Colombia)
Martin, 2007	Dental anomalies in <i>Dromiciops gliroides</i> (Microbiotheria, Microbiotheriidae), <i>Caenolestes fuliginosus</i> and <i>Rhyncholestes raphanurus</i> (Paucituberculata, Caenolestidae)

Adicional a los registros, 21 variables continuas fueron seleccionadas para modelar la distribución de las especies de *Caenolestes*. Las topográficas fueron el DEM (i.e., elevación) del área de estudio (Sección 2.2) y la pendiente derivada del mismo. Las bioclimáticas fueron 19 variables derivadas de la temperatura (bio1-bio11) y precipitación (bio12-bio19) con ~1 km² de resolución espacial (Tabla 2; Fick y Hijmans, 2017) que se descargaron de WorldClim 2.1 (<https://www.worldclim.org/>) para ser recortadas de acuerdo con la resolución y límite espacial del área de estudio en AcrMap 10.8.

Tabla 2. Predictores seleccionados para el modelamiento en Maxent

Variable	Código	Descripción	Área de estudio (valores)
Temperatura media anual	bio1	Valor resultante del promedio de temperaturas medias registradas en cada mes de un año. *	-4,35 – 28,03°C
Rango medio diario o rango de temperaturas diurnas	bio2	Valor promedio de la diferencia entre temperatura máxima y mínima mensual (Evans y Lyons 2013).	5,71 – 28,03°C
Isotermalidad	bio3	$\frac{BIO2}{BIO7} \times 100$ *	65,01 – 96,24°C
Estacionalidad en la temperatura	bio4	Desviación estándar de temperaturas medias semanales expresada como porcentaje de la media de las temperaturas mencionadas. *	7,53 – 214,96°C
Temperatura máxima del período más cálido	bio5	Valor más alto de temperatura máxima de la semana. *	1,6 – 35,8°C
Temperatura mínima del período más frío	bio6	Valor más bajo de temperatura mínima de la semana. *	-10,6 – 22,7°C
Rango anual de temperatura	bio7	BIO5-BIO6 *	7,6 – 17,7°C
Temperatura media del cuatrimestre más lluvioso	bio8	La temperatura media del trimestre más lluvioso del año. *	-4,23 – 28,07°C

Temperatura media del cuatrimestre más seco	bio9	La temperatura media del trimestre más seco del año. *	-4,3 – 29,13°C
Temperatura media del cuatrimestre más cálido	bio10	La temperatura media del trimestre más caluroso del año. *	-4 – 29,13°C
Temperatura media del cuatrimestre más frío	bio11	La temperatura media del trimestre más frío del año. *	-4,83 – 27,37°C
Precipitación anual	bio12	Sumatoria de las 12 precipitaciones mensuales. *	101 – 7.050 mm
Precipitación del mes más lluvioso	bio13	**	30 – 797 mm
Precipitación del mes más seco	bio14	**	0 – 473 mm
Estacionalidad de la precipitación	bio15	Desviación estándar de precipitaciones medias semanales expresada como porcentaje de la media de estas precipitaciones. *	6,15 – 188,99 mm
Precipitación del cuatrimestre más lluvioso	bio16	Valor de la precipitación total para ese trimestre. *	67 – 2.106 mm
Precipitación del cuatrimestre más seco	bio17	Valor de la precipitación total para ese trimestre. *	0 – 1.524 mm
Precipitación del cuatrimestre más cálido	bio18	Valor de la precipitación total para ese trimestre. *	11 – 1.760 mm
Precipitación del cuatrimestre más frío	bio19	Valor de la precipitación total para ese trimestre. *	0 – 2.089 mm
Elevación	dem02	elevación del área de estudio	67 – 5.548,23 mtrs
Pendiente	slope	pendiente del área de estudio	0,00026 – 883,083%

* Definiciones según el Instituto de Tecnologías Educativas, s.f.

** El nombre de la variable *per se*.

2.4. Modelo predictivo

Maxent 3.4.4 (https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/) combinó los registros de presencia con los predictores continuos para construir la distribución de *Caenolestes* spp. desde el enfoque de máxima entropía (Cunningham et al., 2009; Edrén et al., 2010). Los datos de entrada fueron: presencias de cada especie en formato csv y capas de

información ambiental y topográfica en archivos asc. Se mantuvo la mayoría de los parámetros de configuración establecidos por defecto en la interfaz del software, se activó la opción jackknife, cada fichero de presencias fue dividido aleatoriamente en dos sets: el 75% para ajustar el modelo y el 25% para evaluar las predicciones (Merow et al., 2013), con 500 interacciones, y el formato de salida que se escogió fue cloglog porque la probabilidad de presencia cabe en una escala sencilla (entre 0 y 1) y predice con más fuerza los valores más altos de esta probabilidad (Phillips et al., 2017). Con lo mencionado, Maxent predijo un modelo por especie (excepto para *C. condorensis* porque el bajo número de observaciones reunidas imposibilitaron la predicción correspondiente).

2.5. Evaluación del modelo

La métrica AUC (i.e. área bajo la curva de característica operativa de receptor) evaluó la precisión de los modelos al predecir las distribuciones de los 4 organismos (Bonilla-Bedoya et al., 2018). El valor AUC puede caer en el rango de 0 a 1 (Edrén et al., 2010), siendo 1 la estimación de éxito absoluto (i.e. predicción ideal). Luego, la prueba jackknife estimó la contribución de cada una de las variables continuas (topográficas y bioclimáticas) en el modelamiento de cada distribución (Cunningham et al., 2009; Wang et al., 2010).

2.6. Interpretación de predicciones e identificación de posibles áreas de hábitat adecuado

Cada archivo ASCII (tipo de salida de Maxent) se convirtió a formato Raster usando ArcMap 10.8. La clasificación cuantitativa de la probabilidad de distribución potencial de cada marsupial pudo diferenciar o señalar las áreas que denotan una posibilidad de que la especie esté ahí. Este gradiente cuantitativo (resultado de Maxent) fue segmentado en 5 categorías

(Tabla 3) utilizando el método Jenks que divide naturalmente a todos los datos siguiendo la tendencia que estos presenten (Esri, 2022).

Los valores de predicción más altos señalaron las áreas con las condiciones ambientales y topográficas más satisfactorias para cada especie. Luego, este intervalo de probabilidad (categoría Muy Alta) fue superpuesto con polígonos de los esfuerzos de conservación del área de estudio y con polígonos de los países andinos, para calcular el porcentaje de superposición.

Tabla 3. Clasificación de la probabilidad de distribución potencial utilizando el método Jenks

Especie	Categorías de probabilidad de la distribución potencial				
	Muy baja	Baja	Media	Alta	Muy alta
<i>C. fuliginosus</i>	0 – 0,10	0,10 – 0,27	0,27 – 0,47	0,47 – 0,71	0,71 – 1
<i>C. convelatus</i>	0 – 0,13	0,13 – 0,28	0,28 – 0,48	0,48 – 0,74	0,74 – 1
<i>C. sangay</i>	0 – 0,09	0,09 – 0,26	0,26 – 0,47	0,47 – 0,72	0,72 – 1
<i>C. caniventer</i>	0 – 0,11	0,10 – 0,29	0,29 – 0,50	0,50 – 0,74	0,74 – 1

3. RESULTADOS

Se encontraron 176 registros, la mayoría de estas almacenadas en GBIF (Figura 2). Por otra parte, Ecuador registró más de la mitad (59,66%) del total de observaciones del género en cuestión (Tabla 4). *Caniventer fuliginosus* fue la especie con mayor número de observaciones y la única documentada en los cuatro países andinos, le siguió *C. convelatus*, luego *C. sangay* y *C. caniventer* y, por último, la menos registrada fue *C. condorensis* (Tabla 4).

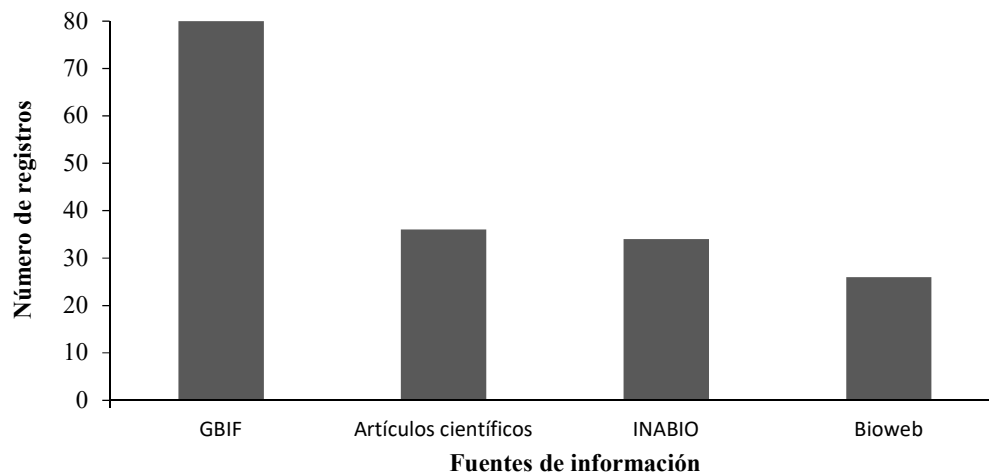


Figura 2. Número de registros de *Caenolestes* spp.

Tabla 4. Registros por territorio político y especie

País/ Especie	<i>C. fuliginosus</i>	<i>C. convelatus</i>	<i>C. sangay</i>	<i>C. caniventer</i>	<i>C. condorensis</i>	Total/territorio político (%)
Ecuador	67	15	13	7	3	105 (59,66%)
Colombia	52	11	-	-	-	63 (35,76%)
Perú	1	-	1	5	-	7 (3,98%)
Venezuela	1	-	-	-	-	1 (0,6%)
Total/ especie	121	26	14	12	3	176 (100%)

Maxent modeló predicciones robustas (AUC >0,80) con los datos de los cuatro cenoléstidos. En la visualización de los resultados, la categoría Muy alta agrupó los valores más altos (Tabla 3) en los que la probabilidad de distribución potencial puede caer, indicando certidumbre en la detección de rangos espaciales con presencia de las especies. En el caso de *C. caniventer* también se tomó en cuenta a la categoría Alta para la identificación de entornos con condiciones acordes a las necesidades de la especie, porque es la única categoría de este tipo que incluye la probabilidad media (0,50) como valor inicial del intervalo que representa y desde aquí el apego en identificar esos entornos aumenta.

El modelo de *C. fuliginosus* presentó los valores 0,90 (predicciones de entrenamiento) y 0,82 (predicciones de prueba) como resultados AUC, en base a estos, la curva de operación del receptor (ROC) identifica o no las áreas idóneas para la especie. A partir de elevaciones de 1.900 m la probabilidad de distribución exhibe un crecimiento hasta llegar a 5.168, 27 m, en donde la probabilidad es máxima (éxito = 1). A la vez, condiciones como: cuando la estacionalidad de la precipitación cabe entre 0 – 18 mm, la estacionalidad de la temperatura oscila entre 0 – 50°C y es >85°C, y el rango anual de la temperatura está entre 7 – 12°C, son ideales para avistar a *C. fuliginosus*. Por otra parte, es importante destacar el aporte de las siguientes variables en la predicción de Maxent: la elevación (dem02; PC = 63,5%), la estacionalidad de la precipitación (bio15; PC = 7,9%), estacionalidad en la temperatura (bio4; PC = 5,1%) y el rango anual de temperatura (bio7; PC = 4,2%) (Figura 7; Tabla 5). Finalmente, el método Jenks en la categoría Muy Alta facilitó la interpretación de la probabilidad más cercana al éxito (0,71 – 1) de distribución que calcula Maxent, denotando que zonas altoandinas de: el límite fronterizo entre Colombia y Venezuela, la Cordillera Oriental en Colombia y en Ecuador, los valles del Cauca e interandino ecuatoriano y un tramo norte de la Cordillera

Occidental de Perú resultaron ser los lugares que la especie muy seguramente pudiera habitar (Figura 3).

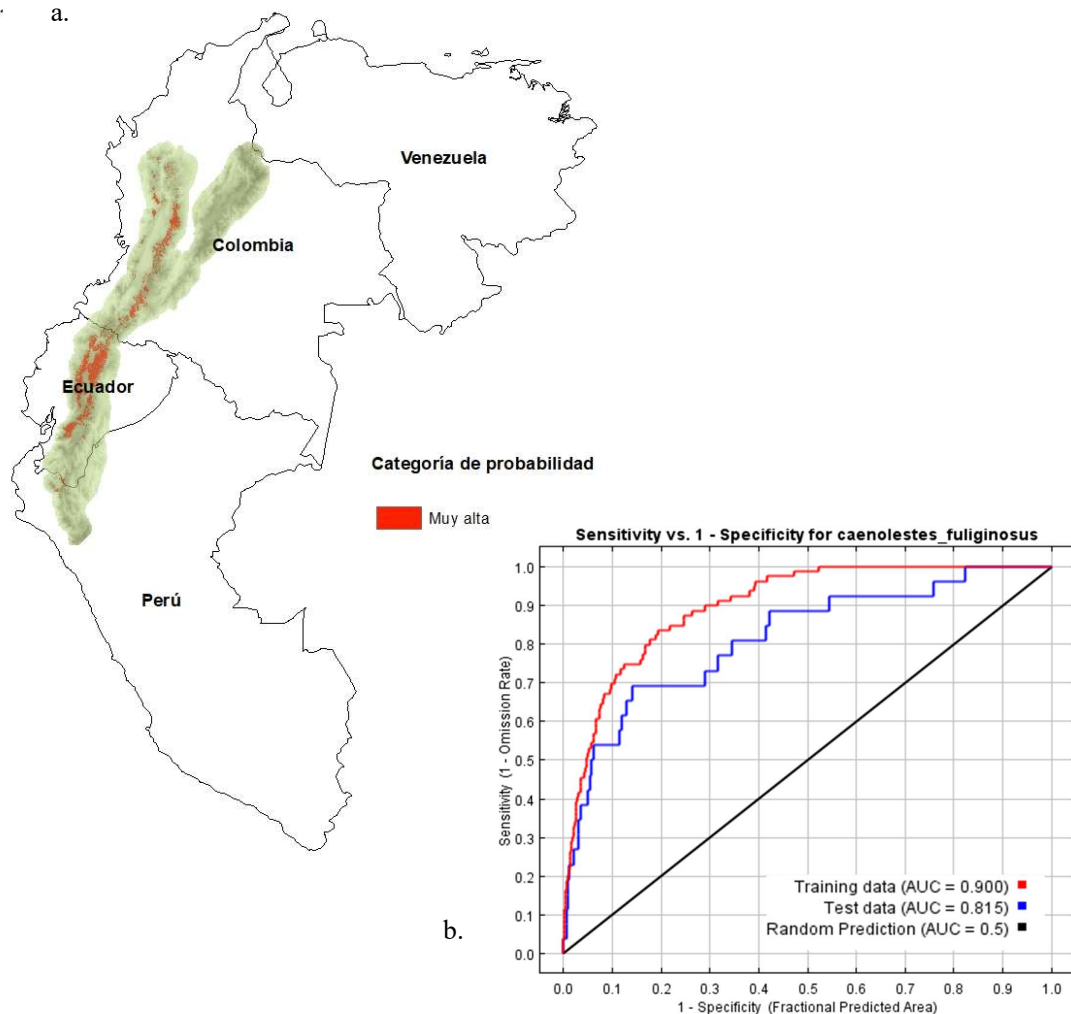


Figura 3. (a) **Distribución potencial de *C. fuliginosus*** en la que se usa el color rojo para indicar el rango geográfico con muy alta probabilidad (0,71 – 1) de condiciones adecuadas para la especie. (b) La curva de operación del receptor para los mismos datos. Si los datos de prueba se extraen de la propia distribución de Maxent, entonces el AUC de prueba máximo posible sería 0,861 en lugar de 1; en la práctica, el AUC de prueba puede exceder este límite.

Los valores AUC (entrenamiento = 0,90 y prueba = 0,93) (Figura 4) aseguran que la predicción construida para *C. convelatus* es confiable. Las variables continuas más relevantes en este modelamiento (Figura 7; Tabla 5) fueron: la estacionalidad de la precipitación (bio15; PC = 19,5), la temperatura media del cuatrimestre más lluvioso (bio8; PC = 16,4%), la

isotermalidad (bio3; PC = 14,8%), la precipitación del cuatrimestre más cálido (bio18; PC = 13,5%) y la precipitación del cuatrimestre más frío (bio19; PC = 9,6%). Para cada una el modelo responde de las siguientes maneras: mientras la estacionalidad de la precipitación aumente de 16 mm hasta 50 mm la probabilidad asciende hasta alcanzar su punto máximo (0,80) y decrece conforme aumenta el valor de esta variable, cuando la temperatura media del cuatrimestre más lluvioso del año oscile entre 17,5 – 28,07°C la probabilidad de encontrar a la especie es menor al 50% y disminuye hasta llegar al valor mínimo (8,5%), la respuesta del modelo es directamente proporcional a la isotermalidad, marca una tendencia positiva y la probabilidad más alta es del 95%, misma que no varía desde los 95,1°C hasta los 96,24°C, y en cuanto a la afectación de las variables bio18 y bio19 el modelo responde con el 80% de probabilidad máxima, para la primera a partir de 850 mm en adelante y para la segunda en el rango de 255 – 500 mm. Con las condiciones descritas y replicando la interpretación a la probabilidad de Maxent, con más del 74% de seguridad se piensa que *C. convelatus* puede colonizar o estar en zonas bajas del límite fronterizo (Cordillera de Mérida) entre Colombia y Venezuela, en la Cordillera Occidental de Ecuador (al norte) y en los tres tramos colombianos (Figura 4).

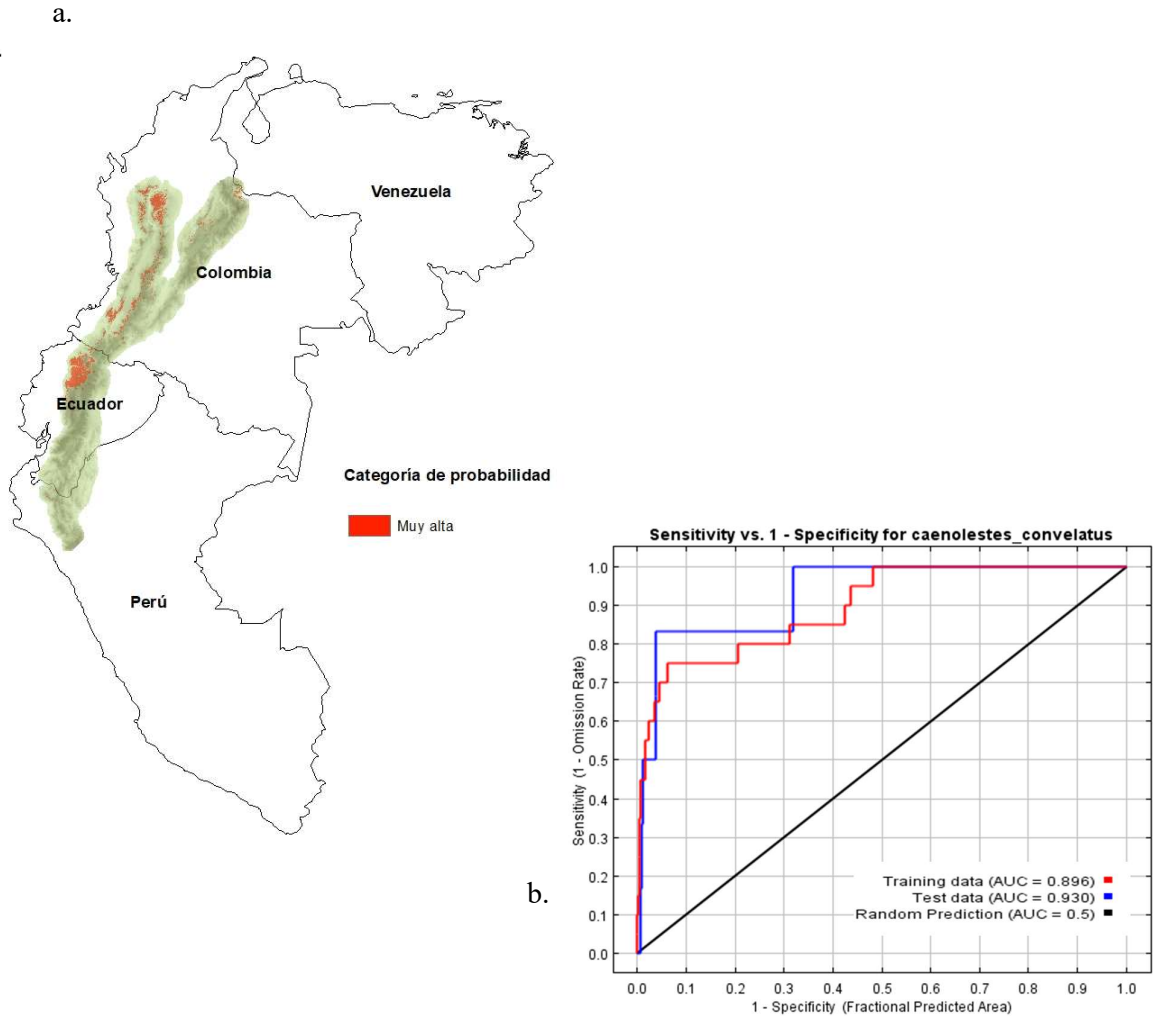


Figura 4. (a) Distribución potencial de *C. convelatus* en la que se usa el color rojo para indicar el rango geográfico con muy alta probabilidad (0,74 – 1) de condiciones adecuadas para la especie. (b) La curva de operación del receptor para los mismos datos. Si los datos de prueba se extraen de la propia distribución de Maxent, entonces el AUC de prueba máximo posible sería 0,826 en lugar de 1; en la práctica, el AUC de prueba puede exceder este límite.

La predicción para la especie endémica ecuatoriana *C. sangay* calculó los siguientes valores AUC: 0,96 para las predicciones de entrenamiento y 0,89 para las predicciones de prueba. De acuerdo con los resultados, Maxent responde con un gradiente cuantitativo de probabilidad a los 21 predictores, por ejemplo: existe un 90% de probabilidad de encontrar a la especie cuando la temperatura mínima del período más frío es 0°C, cuando la precipitación del mes más lluvioso es ≤ 150 mm la probabilidad oscila entre 70 – 97%, la estacionalidad de

la precipitación no debe sobrepasar los 27 mm porque el modelo responde con un decrecimiento de la probabilidad; principalmente estas son algunas respuestas a las cinco variables que más contribuyeron en la construcción espacial: la temperatura mínima del período más frío (bio6; PC = 56,6%), la precipitación del mes más lluvioso (bio13; PC = 16%), la estacionalidad de la precipitación (bio15; PC = 4,9%), la precipitación anual (bio12; PC = 4,6%) y la temperatura media del cuatrimestre más cálido (bio10; PC = 4,5) (Figura 7; Tabla 6). Con esto, la categoría Muy Alta (0,72 – 1) entendida como la probabilidad más alta de Maxent, señaló que zonas altas del tramo central y oriental colombiano, de casi toda la Cordillera Oriental en Ecuador y de la Cordillera Occidental peruana son áreas habitables para *C. sangay* (Figura 5).

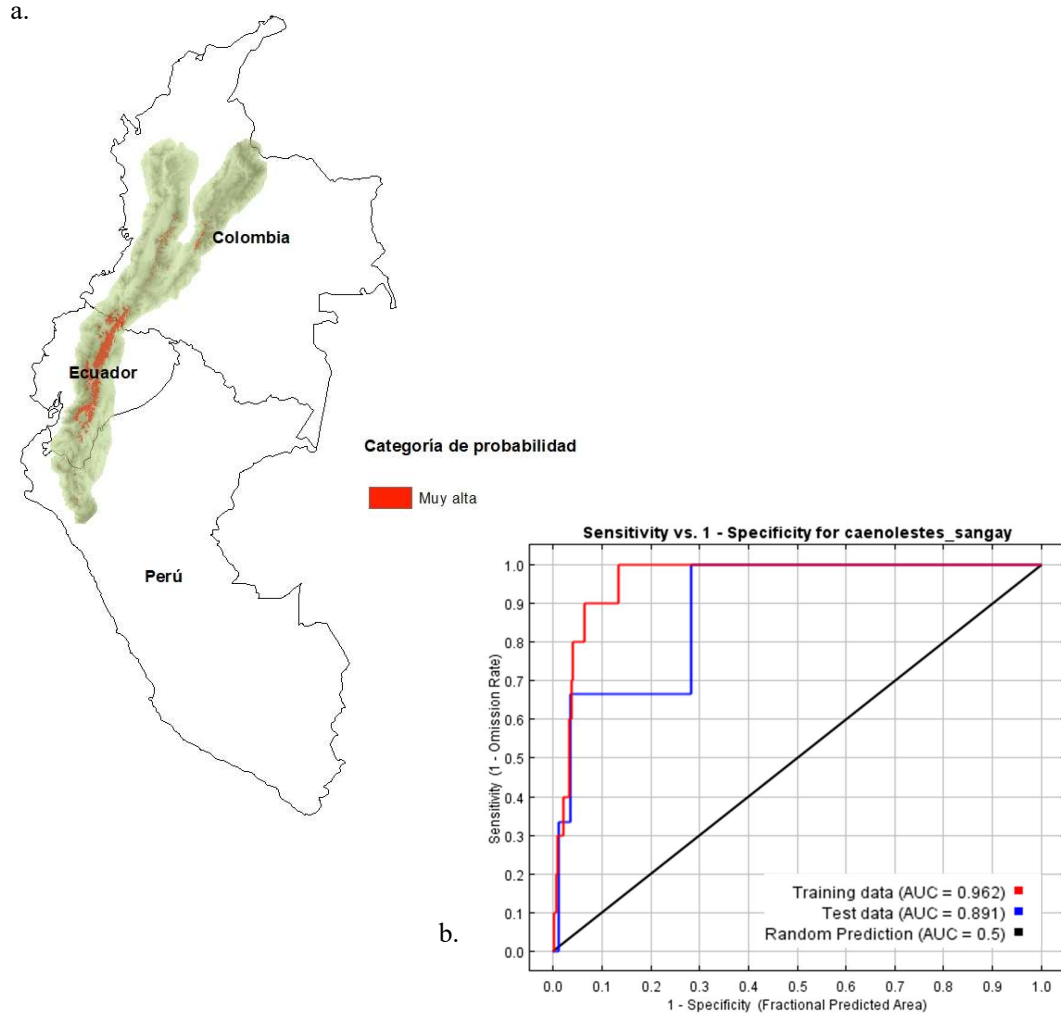


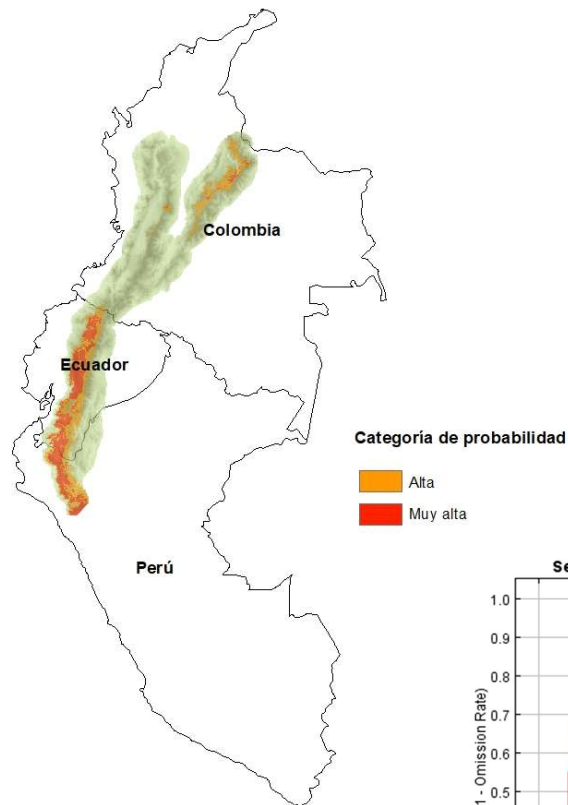
Figura 5. (a) Distribución potencial de *C. sangay* en la que se usa el color rojo para indicar el rango geográfico con muy alta probabilidad (0,72 – 1) de condiciones adecuadas para la especie. (b) La curva de operación del receptor para los mismos datos. Si los datos de prueba se extraen de la propia distribución de Maxent, entonces el AUC de prueba máximo posible sería 0,896 en lugar de 1; en la práctica, el AUC de prueba puede exceder este límite.

Por último, Maxent estimó AUCs >0,90 (Figura 6) para el modelo de *C. caniventer*.

Entre las respuestas de Maxent ante los predictores están: la precipitación del cuatrimestre más frío debe ser igual a 0 mm para que la probabilidad alcance su máximo valor (0,91), la misma condición pasa con la precipitación del cuatrimestre más cálido y mientras las elevaciones sean ≥ 3.000 m la probabilidad de encontrar la especie aumenta de 80% a 95%. Además, entre los principales predictores que apoyaron en la elaboración del modelo para *C. caniventer* (Figura 7; Tabla 5) están: la precipitación del cuatrimestre más frío (bio19; PC = 46,2%), la

precipitación del cuatrimestre más cálido (bio18; PC = 23,7%), la elevación (dem02; PC = 10,6%), el rango anual de temperatura (bio7; PC = 5,5%) y la estacionalidad en la temperatura (bio4; PC = 5,3%). En función de lo calculado por el método Jenks, la representación geográfica de las categorías Alta y Muy Alta son: el norte de la Cordillera Oriental de Colombia, toda la Cordillera Occidental ecuatoriana y la cabecera de la misma cordillera en Perú (Figura 6).

a.



b.

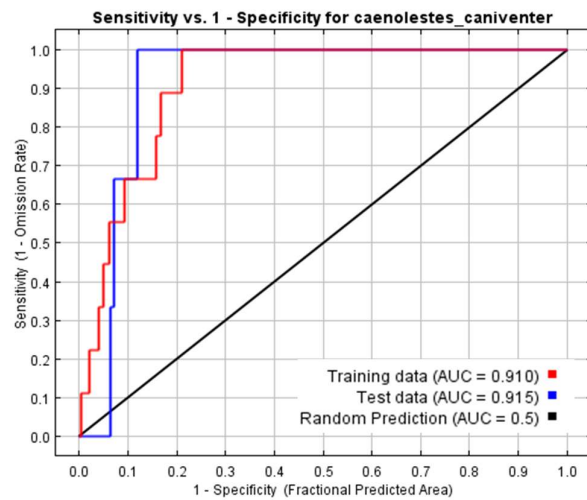


Figura 6. (a) Distribución potencial de *C. caniventer* en la que se usa colores cálidos, el naranja para indicar el rango geográfico con alta probabilidad (0,50 – 0,74) de condiciones adecuadas para la especie y el color rojo para indicar el rango geográfico con muy alta probabilidad (0,74 – 1) de condiciones adecuadas para la especie. (b) La curva de operación del receptor para los mismos datos. Si los datos de prueba se extraen de la propia distribución de Maxent, entonces el AUC de prueba máximo posible sería 0,834 en lugar de 1; en la práctica, el AUC de prueba puede exceder este límite.

Tabla 5. Contribución de las variables en los modelos Maxent

Variable	Porcentaje de contribución (PC) (%)			
	<i>C. fuliginosus</i>	<i>C. convelatus</i>	<i>C. sangay</i>	<i>C. caniventer</i>
Temperatura media anual	1	0	0,6	0
Rango medio diurno	0,6	0	0	3,6
Isotermalidad	3,2	14,8	0	0
Estacionalidad en la temperatura	5,1	7,4	0	5,3
Temperatura máxima del período más cálido	0,1	5,9	0	0
Temperatura mínima del período más frío	2,3	0	56,6	0
Rango anual de temperatura	4,2	0,5	0	5,5
Temperatura media del cuatrimestre más lluvioso	2,8	16,4	0	0
Temperatura media del cuatrimestre más seco	0	0	0	2,1
Temperatura media del cuatrimestre más cálido	0	0	4,5	0
Temperatura media del cuatrimestre más frío	0,1	0	4	0
Precipitación anual	0,2	0	4,6	2,4
Precipitación del mes más lluvioso	0,6	1,7	16	0,4

Precipitación del mes más seco	3,9	1,4	4,2	0
Estacionalidad de la precipitación	7,9	19,5	4,9	0
Precipitación del cuatrimestre más lluvioso	0,4	3,2	0,2	0
Precipitación del cuatrimestre más seco	0,6	0	0	0
Precipitación del cuatrimestre más cálido	1,6	13,5	1,9	23,7
Precipitación del cuatrimestre más frío	0,2	9,6	2,4	46,2
Elevación	63,5	4,3	0	10,6
Pendiente	2,5	1,9	0	0

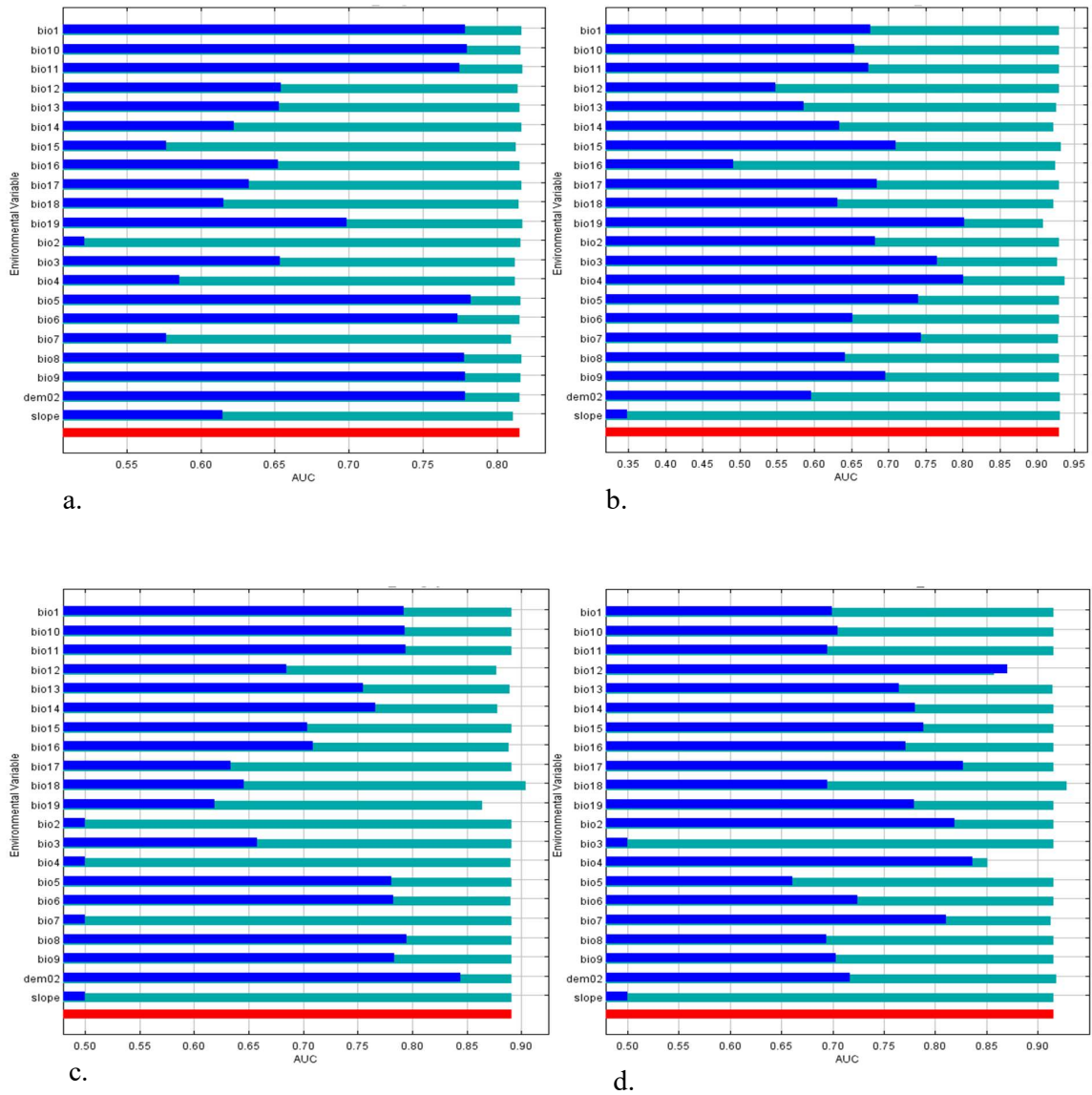


Figura 7. (a) Prueba de Jackknife utilizando AUC en los datos de prueba de *Caenolestes fuliginosus*, (b) *C. convelatus*, (c) *C. sangay* y (d) *C. caniventer*.

El área de hábitat idóneo predicho por el modelo para los cenoléstidos supera los 10 millones de hectáreas a nivel regional (Tabla 6). Colombia cuenta con más del 60% del rango distributivo predicho de cada cenoléstido, a excepción de *C. convelatus* (0,19%), mientras que, Ecuador cubre casi por completo el rango distributivo de *C. convelatus* (98,18%) pero para las otras distribuciones no supera el 27% de cobertura. Por otro lado, el territorio venezolano pese a formar parte de la distribución potencial de *C. fuliginosus* y *C. convelatus* no es representativo para dichas distribuciones y la cobertura peruana varía muy poco entre las áreas de hábitat idóneo para *C. fuliginosus*, *C. sangay* y *C. caniventer* (Tabla 6).

La distribución potencial predicha en las áreas protegidas es mayor a 170 mil hectáreas (Tabla 6). Los esfuerzos ecuatorianos brindan más del 50% de protección a *C. fuliginosus*, *C. convelatus* y *C. sangay*. Esta última que es endémica de Ecuador tiene un rango distributivo de 852.656,54 ha en esfuerzos de conservación, en los que están contemplados no solo ecuatorianos (72%) sino también colombianos (26,68%) y peruanos (1,32%). En el caso de *C. caniventer*, los esfuerzos colombianos protegen a la especie en un 59,71% en la categoría Muy Alta y en un 48,6% en la categoría Alta.

Tabla 6. Porcentaje de la distribución potencial en los países y esfuerzos de conservación in situ del área de estudio del modelo predictivo para las especies de *Caenolestes*.

Especie	País	Distribución potencial ha (%)	Distribución potencial dentro de áreas protegidas ha (%)	
			Alta	Muy alta
<i>C. fuliginosus</i>	Venezuela	126.144,22 (0,3)	-	893,55 (0,11)
	Colombia	25.938.801,23 (61,73)	-	379.263,65 (47,63)
	Ecuador	11.137.685,36 (26,51)	-	405.241,58 (50,89)
	Perú	4.816.935,88 (11,46)	-	10.869,44 (1,37)
	Total	42.019.566,69 (100)	-	796.268,22 (100)
<i>C. convelatus</i>	Venezuela	125.438,05 (1,11)	-	10.528,41 (6,11)
	Colombia	21.567,11 (0,19)	-	86,59 (0,05)

	Ecuador	11.130.047,62 (98,18)	-	161.514,15 (93,8)
	Perú	59.114,86 (0,52)	-	58,30 (0,03)
	Total	11.336.167,64 (100)	-	172.187,45 (100)
<i>C. sangay</i>	Colombia	25.952.088,93 (61,93)	-	227.481 (26,68)
	Ecuador	11.134.112,72 (26,57)	-	613.915,47 (72)
	Perú	4.821.407,55 (11,5)	-	11.260,07 (1,32)
	Total	41.907.609,2 (100)	-	852.656,54 (100)
<i>C. caniventer</i>	Colombia	25.928.863,39 (61,91)	462.943,32 (48,6)	368.311,83 (59,71)
	Ecuador	11.133.670,97 (26,58)	458.801,61 (48,17)	236.186,95 (38,29)
	Perú	4.818.454,78 (11,51)	30.742,43 (3,23)	12.357,19 (2)
	Total	41.880.989,14 (100)	952.487,36 (100)	616.855,97 (100)

4. DISCUSIÓN

4.1. Geodatabase de las observaciones del género *Caenolestes* en los Andes Tropicales

La ocurrencia histórica de *Caenolestes* muestra localidades desde 1911 hasta 2019, colectadas mayormente a partir de los años 80, coincidiendo con el inicio de registros del pequeño marsupial *Rhyncholestes riparius* (Paucituberculata: Caenolestidae) (Martin, 2011) y con el aumento de esfuerzos de Ecuador en documentar observaciones de *Caenolestes* spp., que ahora están principalmente disponibles en plataformas virtuales de acceso público.

El número de localidades de *C. fuliginosus* ($n = 121$) indica que es la especie más abundante del género *Caenolestes* (Tabla 5), incluso de la familia Caenolestidae. Martin (2011) afirmó lo mismo luego de reunir tan solo 21 registros de *Rhyncholestes riparius* en un amplio intervalo de tiempo (1924 – 2011) para predecir su distribución geográfica. Brown (2004) señaló a *C. caniventer* y *C. convelatus* como especies conocidas en menos de 10 localidades, pero lo encontrado contradice a esta idea. Para esas especies los registros ($n = 12$ y $n = 26$, respectivamente) que se obtuvieron de Ojala-Barbour et al. (2013) y de los tres repositorios de biodiversidad demuestran un aumento en el nivel de conocimiento de estos cenoléstidos; también aplica para *C. sangay* ($n = 12$). A pesar de que la búsqueda de datos biológicos fue cuidadosa para cada especie, *C. condorensis* no es una especie que reciba mucha atención investigativa (Brown, 2004), han pasado más de 20 años desde su descubrimiento y apenas cuenta con 3 localidades registradas, 1 registro fotográfico (perteneciente a su descubridor Luis Albuja en la localidad tipo) y con pocos artículos (e.g., Patterson, 2008; 2015; Ojala-Barbour et al., 2013) que mencionan únicamente características generales de la especie.

4.2. Distribución cenoléstida en los Andes Tropicales a partir de variables biofísicas y topográficas

El rango distributivo de *C. fuliginosus* se conoció en base a registros de la especie en Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú (Figura 1). Maxent estima la expansión de este rango geográfico involucrando nuevas áreas (Figura 3) de la cordillera central y oriental colombiana, del suroeste ecuatoriano, del norte de la cordillera occidental peruana próximas a la única localidad registrada en el país (-5.117, -79.383) y del sur de la cordillera de Mérida cercanas al único registro venezolano (7.45, -72.43), en un rango altitudinal de 3.000 – 5.548,23 m. De acuerdo con Tirira (2007), la especie habita en un gradiente altitudinal de 1.400 – 4.000 m y con el escenario predicho este se extendería en más de 1.000 metros. La distribución de *C. fuliginosus* predicha por el modelo arrojó un AUC alto y los predictores que aportan significativamente al mismo modelo — elevación (dem02), estacionalidad de la precipitación (bio15) y estacionalidad en la temperatura (bio4)— están asociados a los ambientes andinos (bosques altos y húmedos, matorrales, pastizales y bosques con un grado de intervención) que se han reportado para la especie (Prado y Bonilla, 2009; Patterson, 2015; González Chávez y Martin, 2019).

Si bien para *C. convelatus* se han reportaron registros en Colombia y Ecuador (Figura 1), el modelo predictivo además de estimar nuevas áreas en estos países (noroccidente ecuatoriano y zonas bajas en los tramos occidental, central y oriental de Colombia), también lo hace en Perú (algunas de ellas se solapan con las que Maxent predijo para *C. fuliginosus* en esta región) y en Venezuela (zona oeste de Venezuela que limita con Colombia) (Figura 4), logrando ampliar el rango geográfico de la especie y delimitando un gradiente altitudinal (1.098,19 – 3.193,32 m) completamente distinto al establecido (1.100 – 2.960 m) por Patterson

(2007). Maxent con la predicción para *C. convelatus* arrojó un AUC alto y las variables más importantes dentro del modelo — estacionalidad de la precipitación (bio15), temperatura media del cuatrimestre más lluvioso (bio8) e isoterma (bio3) — están presentes en los ambientes donde la especie ha sido observada (estribaciones norteamericanas y pendientes del occidente de los Andes) (Bublitz, 1987; Patterson, 2007).

Los registros de *C. sangay* provinieron mayormente del suroeste ecuatoriano y solo uno (-2.8667, -78.71885) del noroccidente peruano (Figura 1). En este sentido, Maxent predijo áreas en Ecuador (zona central de la cordillera occidental y gran parte de la cordillera oriental), en Perú (norte de la zona costera y cordillera occidental), y también en Colombia (cordillera occidental y central y macizo colombiano), que conforman el rango distributivo potencial de *C. sangay* (Figura 5). Estos hallazgos contradicen lo informado en la última actualización de La Lista Roja de Mamíferos del Ecuador, cuando la especie fue catalogada como endémica del país (Tirira, 2021). Por otra parte, este escenario sugiere un rango altitudinal (3.046 – 5.548,63 m) contradictorio al registrado (2.050 – 3.500 m) por Ojala-Barbour et al. (2013) para la especie en Ecuador; además de estimar uno aparte (3.046 – 3.635,26 m) para Colombia y Perú. Las variables principalmente envueltas en el modelamiento – temperatura mínima del período más frío (bio6), precipitación del mes más lluvioso (bio13) y estacionalidad de la precipitación (bio15) – se manifiestan a través de condiciones idóneas en hábitats conocidos (bosques nublados montanos superior primario y secundario) de Ecuador (Vallejo y Carrión-B, 2021).

Los 12 registros de *C. caniventer* (Figura 1) ayudaron a predecir el rango distributivo de la especie en áreas de Colombia (norte del tramo occidental y central), Ecuador (la mayor parte de las cordilleras occidental y central) y Perú (cabecera de la cordillera occidental) (Figura

6). Cada región cuenta con un singular gradiente altitudinal, el alto (3.046 – 5.548,23 m) para Colombia, el medio (2.440,38 – 5.548,23 m) para el norte y centro de Ecuador, y el bajo (1.851,13 – 3.635,26 m) para el sur de Ecuador y norte de Perú. A pesar de contar con pocas localidades, el modelo tuvo un AUC alto, resultado que va de la mano del aporte de las variables: precipitación del cuatrimestre más frío (bio19), precipitación del cuatrimestre más cálido (bio18), elevación (dem02) y rango anual de temperatura (bio7), siendo estas las que están muy relacionadas a los hábitats de preferencia (bosques primarios y secundarios subtropicales y templados montanos que están entre 1.630 – 3.340 m) conocidos para la especie (Patterson, 2015; Vallejo y Boada 2021).

Sin embargo, los mapas predictivos están expuestos a variar espacio-temporalmente por posibles nuevas tendencias que los predictores abióticos sigan, por lo que son resultados cuestionables. Los Andes Tropicales están cambiando climáticamente, exhibiendo notorios y heterogéneos cambios en el comportamiento de la temperatura y precipitación (Pabón- Caicedo et al., 2020), considerando los Andes del área de estudio, Quintana-Gómez (1999) señala que Venezuela experimentará un aumento de la temperatura mínima y una disminución del rango de temperatura diurna, los Andes colombianos muestran un aumento de la temperatura media entre 0,1 – 0,2°C/década (de los Skansi et al., 2013), Ecuador, como el resto de la región, manifiesta un incremento de temperaturas máximas y mínimas (Martínez et al., 2011) en un promedio de 0,25°C/década (Morán- Tejeda et al., 2016) y una disminución de días y noches frías, misma que también se presenta en el norte de los Andes peruanos (de los Skansi et al., 2013; Pabón- Caicedo et al., 2020). Cabe mencionar que, Barkhordarian et al. (2017) indican que los Andes perciben el aumento de temperaturas máximas y mínimas diarias en ciertos meses – diciembre, enero y febrero – por la intensificación de actividades antrópicas.

De este modo, es visto que la temperatura en cada una de sus variables exhibe la misma tendencia en los Andes del Norte, un factor claramente influyente en los hábitats adecuados que Maxent predijo para los cenoléstidos. Suponiendo que *Caenolestes* spp. ocupara el rango distributivo predicho, el aumento de temperaturas incitaría a los organismos a desplazarse a otros paisajes lo cual podría ser más fácil para las especies que tienen rangos distributivos continuos (*C. fuliginosus* y *C. caniventer*) que para las que no lo tienen (*C. convelatus* y *C. sangay*), desarrollar adaptaciones (i.e., respuesta evolutiva) a estos cambios, pese a que estas se dan de forma lenta o inexistente (Jump y Peñuelas, 2005) o, a no percibir variaciones del clima porque podrían presentar plasticidad fenotípica (Graham et al., 2012). La influencia de estas dos últimas no ha sido muy evaluada como respuesta de las especies ante el cambio climático (Gienapp et al., 2008). Por otro lado, Vuille et al. (2015) señalaron que los Andes Tropicales han sufrido un calentamiento entre 0,15 – 0,2°C/ década sobre los 4.000 m en los últimos 40 años, lo que estaría comprometiendo la presencia de *C. fuliginosus*, *C. sangay* y *C. caniventer* en los hábitats que sobrepasan esta elevación. Aparte, *C. convelatus* y *C. caniventer* necesitaría un nuevo indicio de adaptación por las condiciones idóneas de precipitación resueltas en los hábitats predichos (ver Resultados, sección 3.2). Aunque cuenten con sitios potenciales en la Cordillera Oriental de Colombia, el resto de las áreas predichas son parte de los Andes en donde la precipitación muestra una tendencia creciente, como: en la Cordillera Occidental de los Andes colombianos (Martínez, 2011), en la mayoría de los Andes ecuatorianos (Morán- Tejada et al., 2016) y en el norte de los Andes peruanos (de los Skansi et al., 2013).

4.3. Potencial distribución del género *Caenolestes* con respecto a los esfuerzos de conservación *in situ* en el área de estudio

Si bien Colombia es el país que tiene la mayor parte de los rangos potenciales, no logra proteger a las especies que mayormente existen en estos sitios, situación que se repite en el territorio ecuatoriano y peruano. Al solapar el hábitat potencial de cada especie con la expansión minera en los Andes (ver Finer y Jenkins, 2012), todos concurren en algún o algunos sitios (suroeste colombiano, sur de los Andes ecuatorianos y cabecera de Perú) de este tramo del hotspot. Además, la exposición a esta amenaza coincide con el avance de la frontera agrícola, hábitats fragmentados en la región y altos niveles de densidad poblacional (Lozano et al., 2006; Young et al., 2015).

Por su parte, los esfuerzos de conservación si garantizan la permanencia de las especies; aun así, las áreas de conservación al sur de Colombia para *C. fuliginosus* y *C. convelatus* están rodeadas de zonas dedicadas a la minería, al igual que los esfuerzos de Perú que protegen a las cuatro especies. Esta amenaza no es la única en los Andes, muchas áreas protegidas también perciben simultáneamente presiones sobre los recursos naturales, cambio climático, conflictos de límites y de tenencia de tierras, construcción de carreteras y las concesiones petroleras y madereras (Young et al., 2015). Sin embargo, en los Andes septentrionales se ha establecido el Sistema de Parques Nacionales y Monumentos Naturales (Venezuela), el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia (SINAP) y Ecuador (SNAP) y el Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SINANPE-Perú) como órganos de gestión de las áreas protegidas de cada nación para lograr establecer y conectar los conjuntos de estas áreas entre sí, porque la unión de esfuerzos promueve la resiliencia de los sistemas naturales ante las variaciones climáticas (Dudley et al. 2010),

amortigua los efectos de los eventos climáticos extremos, previene la pérdida de biodiversidad, entre otros.

Estos beneficios reafirman que las áreas protegidas son la iniciativa más rentable de salvar a la mayor cantidad de cenoléstidos a mediano y largo plazo, en especial, a *C. convelatus* y *C. sangay* por estar catalogadas como especies vulnerables en la Lista Roja de la UICN (Martin, 2016; Ojala-Barbour et al., 2020). A más de esto, luego de revisar los mapas de Young et al. (2015), algunos parches protegidos dentro de la cabecera occidental, la frontera venezolana, los Andes ecuatorianos y la cabecera peruana son áreas clave de biodiversidad, considerados como entornos colmados de agua dulce para uso doméstico y agrícola y bancos retenedores de más de 50.001 toneladas métricas de CO₂.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El principal logro fueron los modelos con alta confianza estadística. Maxent fue eficiente para predecir los modelos que son el primer intento de aproximar la distribución potencial de los cenoléstidos (sin contar a *C. condorensis*) gracias al buen rendimiento y a la distintiva capacidad para modelar en comparación con otros MDE y algoritmos (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2006; Narvaez-Romero et al., 2018). Además, el programa en la nueva versión aplicada en este estudio proporciona la salida cloglog que resuelve la interpretación cuantitativa de la probabilidad de cada escenario en un intervalo sencillo.

Se esperaba estimar la distribución potencial de las cinco especies, sin embargo, en la consolidación de registros no fue posible conseguir un número representativo de observaciones de *C. condorensis* para los siguientes análisis planificados. Por lo que es de suma importancia realizar nuevos levantamientos de campo en la Cordillera del Cóndor (única área conocida de la especie), para suministrar más información general (sexo, peso, edad) de individuos en bases de datos nacionales e internacionales que sirva de referencia sólida a próximos trabajos que busquen dar respuestas a incógnitas enfocadas o relacionadas a la especie.

En el caso de *C. caniventer*, *C. convelatus* y *C. sangay* presentaron una baja cantidad de observaciones, pero eso no comprometió el modelamiento geográfico de estas especies porque los rangos predictivos son igual de confiables estadísticamente (AUCs altos) que el de *C. fuliginosus*. En este sentido estudios (e.g., Hernandez et al., 2006; Pearson et al., 2007) han comprobado que se requiere entre 10 y 20 localidades para modelar distribuciones de especies raras evitando posibles sesgos. Aun así, los mapas predictivos de *Caenolestes* spp. no muestran la distribución geográfica real de las especies, ya que la existencia de hábitats adecuados no

garantiza que las especies realmente habiten en estos. La ausencia de *Caenolestes* spp. en una o varias áreas del hábitat adecuado puede deberse a que, en estas, la presencia de ciertas interacciones bióticas (e. g., depredadores y competencia con otras especies) o de barreras geográficas (e. g., ríos, montañas, quebradas) o la falta de corredores ecológicos estén limitando la colonización de las especies (Narváez-Romero et al., 2018; Carnicer et al., 2020). Entonces, es necesario validar la veracidad de estos escenarios a través de la documentación de las especies en cuestión, en las áreas norteamericanas predichas.

Por último, la conservación de la especie a escala regional está expuesta en un alto grado a distintas amenazas determinísticas. Sin embargo, se constata que las áreas protegidas son los medios que prometen salvaguardar a los cenoléstidos, porque a más de ser custodios de vida silvestre, son sistemas productores de distintos bienes y servicios vitales para los seres que dependen de estos. Por tanto, urge establecer nuevas áreas de conservación en los Andes septentrionales, también dar cumplimiento, reforzar y articular nuevas instancias legales que velen por la seguridad de las áreas y continuar promoviendo el financiamiento económico por parte de los estados y organizaciones no gubernamentales para el mantenimiento de estas.

6. LITERATURA CITADA

- Albuja V. L., & Patterson, B. D. (1996). A New Species of Northern Shrew-Opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) from the Cordillera Del Condor, Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 77(1), 41–53. doi:10.2307/1382707
- Anthony, H. E. (1921). Preliminary report on Ecuadorean mammals. No. 1. *American Museum Novitates*, 20, 1–6.
- Anthony, H. (1924). Preliminary report on Ecuadorian mammals. No. 5. *American Museum Novitates*, 120, 1–3.
- Barkhordarian, A., von Storch, H., Zorita, E., Loikith, P. C., & Mechoso, C. R. (2017). Observed warming over northern South America has an anthropogenic origin. *Climate Dynamics*, 51(5-6), 1901–1914. doi:10.1007/s00382-017-3988-z
- Berry, P. M., Dawson, T. P., Harrison, P. A., & Pearson, R. G. (2002). Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, 11(6), 453–462. doi:10.1111/j.1466-8238.2002.00304.x
- Bonaccorso, E., Koch, I., & Peterson, A. T. (2006). Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity Distributions*, 12(2), 157–164. doi:10.1111/j.1366-9516.2005.00212.x
- Bonilla-Bedoya, S., Estrella-Bastidas, A., Molina, J. R., & Herrera, M. Á. (2018). Socioecological system and potential deforestation in Western Amazon forest landscapes. *Science of The Total Environment*, 644, 1044–1055. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.07.028
- Boshoff, A. F., Kerley, G. I. H., & Cowling, R. M. (2001). A pragmatic approach to estimating the distributions and spatial requirements of the medium- to large-sized

- mammals in the Cape Floristic Region, South Africa. *Diversity Distributions*, 7(1–2), 29–43. doi:10.1046/j.1472-4642.2001.00095.x
- Brito, J., & Ojala-Barbour, R. (2016). Mamíferos no voladores del Parque Nacional Sangay, Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 56, 45–61. doi:10.1590/0031-1049.2016.56.05
- Brotons, L., Herrando, S., & Pla, M. (2007). Updating bird species distribution at large spatial scales: applications of habitat modelling to data from long-term monitoring programs. *Diversity and Distributions*, 13(3), 276–288. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00339.x
- Brown, B. E. (2004). Atlas of New World marsupials. *Fieldiana Zoology, n.s.* 102, 1–308.
- Bublitz, J. (1987). Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae, *Trouessart, 1898*. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig.
- Bulluck, L., Fleishman, E., Betrus, C., & Blair, R. (2006). Spatial and temporal variations in species occurrence rate affect the accuracy of occurrence models. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1), 27–38. doi:10.1111/j.1466-822x.2006.00170.x
- Buse, J., Schröder, B., & Assmann, T. (2007). Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle – A case study for saproxylic insect conservation. *Biological Conservation*, 137(3), 372–381. doi:10.1016/j.biocon.2007.02.025
- Carnicer, C., Eisenlohr, P. V., Jácomo, A. T. de A., Silveira, L., Alves, G. B., Tôrres, N. M., & de Melo, F. R. (2020). Running to the mountains: mammal species will find potentially suitable areas on the Andes. *Biodiversity and Conservation*, 29, 1855–1869. doi:10.1007/s10531-020-01951-5
- Churchill S.P., Balslev, H., Forero, E., & Luteyn, J. (1993). Biodiversity and conservation of neotropical montane forests. In *Proceedings of Neotropical Montane Ecosystem Symposium, New York*.

- Clapperton, C. (1993). *Quaternary geology and geomorphology of South America* (pág 795). Elsevier Press.
- Cunningham, H. R., Rissler, L. J., & Apodaca, J. J. (2009). Competition at the range boundary in the slimy salamander: using reciprocal transplants for studies on the role of biotic interactions in spatial distributions. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 52–62. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01468.x
- Dudley, N., Stolton, S., Belokurov, A., Krueger, L., Lopoukhine, N., MacKinnon, K., Sandwith, T., & Sekhran, N. (2010). Natural solutions: Protected areas helping people cope with climate change. *Natural solutions: protected areas helping people cope with climate change*.
- de los Skansi, M., Brunet, M., Sigró, J., Aguilar, E., Arevalo Groening, J. A., Bentancur, O. J., et al. (2013). Warming and wetting signals emerging from analysis of changes in climate extreme indices over South America. *Glob. Planet. Change* 100, 295–307. doi: 10.1016/j.gloplacha.2012.11.004
- Edrén, S. M. C., Wisz, M. S., Teilmann, J., Dietz, R., & Söderkvist, J. (2010). Modelling spatial patterns in harbour porpoise satellite telemetry data using maximum entropy. *Ecography*, 33(4), 698–708. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05901.x
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.F., Huettman, F., Leathwick J. R., Leahmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, G., Nakamura, M., Nakasawa, Y., Overton, J. E., Townsend Peterson, A., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S., & Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2010). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, *17*(1), 43–57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Evans, B., & Lyons, T. (2013). Bioclimatic Extremes Drive Forest Mortality in Southwest Western Australia. *Climate*, *1*(2), 28–52. doi:10.3390/cli1020028
- Finer, M. y Jenkins, C. N. (2012) Proliferation of hydroelectric dams in the Andean Amazon and implications for Andes-Amazon connectivity. *PlosOne*7(4): e35126. DOI: 10.1371/journal.pone.0035126
- Fick, S. E., & Hijmans R, J. (2017). WorldClim 2: nuevas superficies climáticas de resolución espacial de 1 km para áreas terrestres globales. *Revista Internacional de Climatología*, *37*(12), 4302–4315.
- Gardner, A. L. (2005). Order Paucituberculata. Family Caenolestidae (Shrew-opossums). En D. Wilson y D. Reeder (Eds.), *Mammals species of the World: a taxonomic and geographic reference* (pág 19). Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press.
- Giordani, P., & Incerti, G. (2007). The influence of climate on the distribution of lichens: a case study in a borderline area (Liguria, NW Italy). *Plant Ecology*, *195*(2), 257–272. doi:10.1007/s11258-007-9324-7
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A., & Merilä, J. (2008). Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, *17*(1), 167–178. doi:10.1111/j.1365-294x.2007.03413.x
- González-Chávez, B., Rojas-Díaz, V., & Cruz-Bernate, L. (2019). Demographic parameters of the silky shrew-opossum *Caenolestes fuliginosus* (Paucituberculata, Caenolestidae) along an altitudinal gradient in the cordillera central of the Colombian Andes. *Journal of Mammalian Evolution*, *26*(1), 39–50. doi.org/10.1007/s10914-017-9417-6

- González Chávez, B., & Martin, G. M. (2019). Los Paucituberculata del norte: Modelos de distribución para *Caenolestes fuliginosus* y *Caenolestes convelatus* (Caenolestidae, Paucituberculata).
- González, B., Soria-Escobar, A. M., Rojas-Díaz, V., Pustovrh, M. C., Salazar Monsalve, L., & Rougier, G. W. (2020). The embryo of the silky shrew opossum, *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863): First description of the embryo of Paucituberculata. *Journal of Morphology*, 281(3), 326–337. doi:10.1002/jmor.21101
- Graham, C. H., Loiselle, B. A., Velásquez-Tibatá, J., & Cuesta, F. (2012). Modelos de distribución de especies y el desafío de pronosticar distribuciones futuras. Synthesis of the climate of the tropical andes. En S. Herzog, R. Martinez, P.M. Jorgensen, H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (pág 357). São José dos Campos, Paris: Inter American Institute for Global Change Research (IAI) – Scientific Committee on Problems of the Environment
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2–3), 147–186. doi:10.1016/s0304-3800(00)00354-9
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
- Hayman, D. L., Kirsch, J. A. W., Martin, P. G., & Waller, P. F. (1971). Chromosomal and serological studies of the Caenolestidae and their implications for marsupial evolution. *Nature*, 231(5299), 194–195.
- Hayman, D. L., & Martin P. G. (1974). Chromosomal and Serological Studies of the Caenolestidae and their Implications for Marsupial Evolution. *Nature*, 231(5299), 194–195. doi:10.1038/231194a0

- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., & Albert, D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29(5), 773–785. doi:10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x
- Hooghiemstra, H., & Cleef, A. M. (1995). Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the North Andean montane forest and páramo. En S. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (Eds.), *Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the north Andean montane forest and páramo* (págs 32–49). The New York Botanical Garden, New York.
- Hoorn, C., & Wesselingh, F. (2011). *Amazonia: landscape and species evolution: a look into the past*. John Wiley & Sons.
- Instituto de Tecnologías Educativas (s.f.) Elaboración de Cartografía Bioclimática. Recuperado de https://fjferreer.webs.ull.es/Apuntes05/Tema_4.pdf
- Jose V, S., & Nameer, P. O. (2020). The expanding distribution of the Indian Peafowl (*Pavo cristatus*) as an indicator of changing climate in Kerala, southern India: A modelling study using MaxEnt. *Ecological Indicators*, 110, 105930. doi:10.1016/j.ecolind.2019.105930
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J., & Tovar, A. (2009). *Ecosistemas de Los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima.
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Becerra, M. T., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J., Tovar, A., & Naranjo, L. G. (2017). En S. Herzog, R. Martinez, P. Jørgensen y H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (pág 152).

- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010–1020. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x
- Kamino, L. H. Y., Stehmann, J. R., Amaral, S., De Marco, P., Rangel, T. F., de Siqueira, M. F., De Giovanni R., & Hortal, J. (2011). Challenges and perspectives for species distribution modelling in the neotropics. *Biology Letters*, 8(3), 324–326. doi:10.1098/rsbl.2011.0942
- Kazanci, N., & Girgin, S. (1998). Distribution of Oligochaeta species as bioindicators of organic pollution in Ankara Stream and their use in biomonitoring. *Turkish Journal of Zoology*, 22(1), 83–88. <https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/abstract.htm?id=1886>
- Kessler, M., Herzog, S. K., Fjeldsa, J., & Bach, K. (2001). Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity Distributions*, 7(1–2), 61–77. doi:10.1046/j.1472-4642.2001.00097.x
- Kessler, M. (2002). The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*, 29(9), 1159–1165. doi:10.1046/j.1365-2699.2002.00773.x
- Llambí, L. D. & Cuesta, F. (2014). La diversidad de los páramos andinos en el espacio y el tiempo. En F. Cuesta, J. Sevink, L. D. Llambí, B. De Bièvre & J. Posner (Eds.), *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos* (págs. 14-16). CONDESAN
- Lee JR, T. E, Boada-Terán, C., Scott, A. M., Burneo, S. F., & Hanson, J. D. (2011). Small mammals of Sangay National Park, Chimborazo Province and Morona Santiago Province, Ecuador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 305, 1–14. <http://investigaciones.puce.edu.ec/handle/23000/139>

- Lomolino, M. V. (2004). Conservation biogeography. En M. V. Lomolino y L. R. Heaney (Eds.), *Frontiers of Biogeography: new directions in the geography of nature* (págs. 293–296). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Lozano, P., Bussmann, R. W., & Küppers, M. (2005). Landslides as ecosystem disturbance—their implications and importance in South Ecuador. *Lyonia*, 8(1), 67-72.
- Martin, G. M. (2007). Dental anomalies in *Dromiciops gliroides* (Microbiotheriidae, Microbiotheria), *Caenolestes fuliginosus* and *Rhyncholestes raphanurus* (Caenolestidae, Paucituberculata). *Revista Chilena de Historia Natural*, 80, 393–406. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/102947>
- Martin, G. M. (2011). Geographic distribution of *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924 (Paucituberculata: Caenolestidae), an endemic marsupial of the Valdivian Temperate Rainforest. *Australian Journal of Zoology*, 59(2), 118. doi:10.1071/zo11038
- Martin, G. M., & González-Chávez, B. (2016). Observations on the behavior of *Caenolestes fuliginosus* (Tomes, 1863) (Marsupialia, Paucituberculata, Caenolestidae) in captivity. *Journal of Mammalogy*, 97(2), 568–575. doi:10.1093/jmammal/gyv203
- Martin, G.M. 2016. *Caenolestes convelatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T40522A22179860. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T40522A22179860.en>. Consultado el 14 de febrero de 2022.
- Martínez, R., Ruiz, D., Andrade, M., Blacutt, L., Pabón, D., Jaimes, León, G., Villacís, M., Quitana, J., Montealegre E., & Euscátegui, C. (2011). Synthesis of the climate of the tropical andes. En S. Herzog, R. Martinez, P.M. Jorgensen, H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (págs 97–109). São José dos Campos, Paris: Inter American Institute for Global Change Research (IAI) – Scientific Committee on Problems of the Environment

- Melville, R. V. (1983). Opinion 1241. Caenolestidae Trouessart, 1898 and Paleothentidae Sinclair, 1906 (Mammalia): conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 40, 29–32.
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x
- Mittermeier R. A., Turner W. R., Larsen F. W., Brooks T. M., Gascon C. (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. En F. Zachos y J. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots*. Springer, Berlin, Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1
- Morán-Tejeda, E., Bazo, J., López-Moreno, J. I., Aguilar, E., Azorín-Molina, C., Sanchez-Lorenzo, A., Martínez, R., Nieto, J. J., Mejía, R., Martínez-Hernández N., & Vicente-Serrano, S. M. (2016). Climate trends and variability in Ecuador (1966-2011). *International Journal of Climatology*, 36(11), 3839–3855. doi:10.1002/joc.4597
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. doi:10.1038/35002501
- Narváez-Romero, C., Reyes-Puig, C., Valle, D., & Brito, J. (2018). New records and estimation of the potential distribution of the stump-tailed Porcupine *Coendou rufescens*. *Therya*, 9(2), 137–146. <https://doi.org/10.12933/therya-18-581>
- NASA JPL (2020). NASADEM Merged DEM Global 1 arc second V001 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC.
https://doi.org/10.5067/MEaSURES/NASADEM/NASADEM_HGT.001
- Oehser, P. H. (1934). Another new generic name for a South American marsupial. *J. Mammalogy*, 15, 240.

- Ojala-Barbour, R., Pinto, C. M., Brito M., J., Albuja V., L., Lee, T. E., & Patterson, B. D. (2013). A new species of shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) with a phylogeny of extant caenolestids. *Journal of Mammalogy*, *94*(5), 967 – 982. doi:10.1644/13-mamm-a-018.1
- Ojala-Barbour, R., Brito, D. & Pinto, C. (2020). *Caenolestes sangay* (versión modificada de la evaluación de 2016). La Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN 2020: e.T51222063A166524217. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T51222063A166524217.en> . Consultado el 14 de febrero de 2022
- Osgood, W. H. (1921). A monographic study of the American marsupial *Caenolestes*. *Field Museum of Natural History, Zoological Series 14*, 1–162.
- Osgood, W. H. (1924). Review of living caenolestids with description of a new genus from Chile. *Field Museum of Natural History Zoological Series 14*, 165–173.
- Pabón-Caicedo, J. D., Arias, P. A., Carril, A. F., Espinoza, J. C., Borrel, L. F., Goubanova, K., Lavado-Casimiro W., Masiokas, M., Solman, M., & Villalba, R. (2020). Observed and Projected Hydroclimate Changes in the Andes. *Frontiers in Earth Science*, *8*. doi:10.3389/feart.2020.00061
- Patterson, B. D., Meserve, P. L., & Lang, B. K. (1989). Distribution and Abundance of Small Mammals along an Elevational Transect in Temperate Rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy*, *70*(1), 67–78. doi:10.2307/1381670
- Patterson, B. D. (2008). Order Paucituberculata Ameghino, 1894. En A. Gardner (Ed.), *Mammals of South America. Vol. 1. Marsupials, Xenarthans, Shrews, and Bats* (págs 119–120). Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Patterson, B. D. (2015). Order Paucituberculata. Family Caenolestidae (Shrew-opossums). En D. Wilson y R. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the mammals of the world. Vol. 5. Monotremes and marsupials* (págs 188–197). Barcelona, España: Lynx Editions.

- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Townsend Peterson, A. (2006). ORIGINAL ARTICLE: Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102–117. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Twenty-First International Conference on Machine Learning - ICML '04*. doi:10.1145/1015330.1015412
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161–175. doi:10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893. doi:10.1111/ecog.03049
- Prado, J. C., & Bonilla, D. A. B. (2009). Pequeños mamíferos no voladores de la reserva natural Ibanasca (Tolima, Colombia). *Revista Tumbaga*, 1(4), 121–134. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=3631868>
- Poulsen, C. J., Ehlers, T. A., & Insel, N. (2010). Onset of Convective Rainfall During Gradual Late Miocene Rise of the Central Andes. *Science*, 328(5977), 490–493. doi:10.1126/science.1185078
- Quintana-Gómez, R. A. (1999). Trends of Maximum and minimum Temperatures in Northern South America. *J. Clim.* 12, 2104–2112. doi: 10.1175/1520-0442(1999)0122.0.co;2

- Rodger, J. C. (1982). The testis and its excurrent ducts in American caenolestid and didelphid marsupials. *American Journal of Anatomy*, 163(3), 269–282. doi:10.1002/aja.1001630307
- Smith, J. M. B., & Cleef, A. M. (1988). Composition and Origins of the World's Tropicalpine Floras. *Journal of Biogeography*, 15(4), 631–645. doi:10.2307/2845441
- Thomas, O. (1895). On *Caenolestes*, a still existing survivor of the Epanorthidae of Ameghino, and the representative of a new family of recent marsupials.
- Timm, R. M., & Patterson, B. D. (2008). Genus *Caenolestes* O. Thomas 1895. En A. Gardner (Ed.), *Mammals of South America. Vol. 1. Marsupials, Xenarthans, Shrews, and Bats* (págs 119–120). Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Tirira, D. G. (2007). Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. *Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador*, 6, 576.
- Tirira, D. G. (2021). Lista Roja de los mamíferos del Ecuador. En D. Tirira (Ed.), *Libro Rojo de los mamíferos del Ecuador (3a edición)*. Quito: Asociación Ecuatoriana de Mastozoología, Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica del Ecuador.
- Tomes, R. F. (1863). Notice of a new American form of marsupial. En *Proceedings of the Zoological Society of London Vol. 1863* (págs. 50–51). London: The Society.
- Vallejo, A. F., & Boada, C. (2021). *Caenolestes caniventer* En: J. Brito, M. A. Camacho, V. Romero, A. F. Vallejo (Eds.), *Mamíferos del Ecuador. Version 2018.0*. Quito, Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- <https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/FichaEspecie/Caenolestes%20caniventer>, acceso Martes, 8 de Febrero de 2022.

- Vallejo, A. F., & Carrión-B, C. (2021). *Caenolestes sangay* En: J. Brito, M. A. Camacho, V. Romero, A. F. Vallejo (Eds.), *Mamíferos del Ecuador. Version 2018.0*. Quito, Ecuador: Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
<https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/FichaEspecie/Caenolestes%20sangay>, acceso Martes, 8 de Febrero de 2022.
- Van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1(1), 3-26. doi:10.2307/3038066
- Van der Hammen, T., y Cleef, A.M. (1986). Development of the High Andean Paramo Flora and Vegetation. En F. Vuilleumier y M. Monasterio (Eds.), *High altitude tropical biogeography* (págs 153–201). Oxford: Oxford University Press.
- Vuille, M., Franquist, E., Garreaud, R., Lavado Casimiro, W. S., & Cáceres, B. (2015). Impact of the global warming hiatus on Andean temperature. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 120(9), 3745–3757. doi:10.1002/2015jd023126
- Wang, X. Y., Huang, X. L., Jiang, L. Y., & Qiao, G. X. (2010). Predicting potential distribution of chestnut phylloxerid (Hemiptera: Phylloxeridae) based on GARP and Maxent ecological niche models. *Journal of Applied Entomology*, 134(1), 45–54. doi:10.1111/j.1439-0418.2009.01447.x
- Williams, J. N., Seo, C., Thorne, J., Nelson, J. K., Erwin, S., O'Brien, J. M., & Schwartz, M. W. (2009). Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions*, 15(4), 565–576. doi:10.1111/j.1472-4642.2009.00567.x
- Young, B. E., Josse, C., Stern, M., Vasconez, S., Olander J., Sanchez de Lozada, A., Zador, M., Smyth R., Comer, P., Moull, K., Echevarría M., & Hak, J. (2015). *Hotspot de Biodiversidad de los Andes Tropicales*.