



UNIVERSIDAD DEL AZUAY
INSTITUTO DE ESTUDIOS DE RÉGIMEN SECCIONAL DEL ECUADOR (IERSE)
MAESTRÍA EN GEOMÁTICA CON MENCIÓN EN ORDENAMIENTO TERRITORIAL

"APLICACIÓN DE SISTEMAS DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA (SIG)
PARA LA ELABORACIÓN DE MODELOS ZOOGEOGRÁFICOS: UN
ESTUDIO DE CASO."

Diseño del Trabajo de Graduación previo a la obtención del título de Posgrado de
Magister en Geomática con Mención en Ordenamiento Territorial

Autor:

Vinicio Santillán Rodríguez

Director:

Dr. Gustavo Chacón

Cuenca, Ecuador 2013



DEDICATORIA

A mi esposa, la razón de todo este esfuerzo.....



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres que aún siguen siendo mi soporte.

A mi director de tesis Dr. Gustavo Chacón por su guía y dirección.

Al Dr. Robert Voss por su introducción de este tema en mi formación profesional.

Al director del posgrado Ing. Omar delgado por su apoyo.

A la escuela de Biología, Ecología y Gestión, en nombre de su director Blgo. Edwin Zárate por su colaboración en esta investigación.

Al Blgo. Pedro Astudillo por su ayuda en la interpretación de los resultados. Al Blgo. David Siddons por la corrección del Abstract.

A todos mis profesores nacionales y extranjeros de la maestría que también son parte de este trabajo.

Al personal del IERSE por su ayuda, amabilidad y amistad.

Al Blgo. Danilo Mejía por su acompañamiento, cooperación y apoyo en estos dos años de maestría.

A todos mis compañeros de la primera promoción de la maestría en Geomática con Mención en Ordenamiento Territorial, de los cuales aprendí tanto y que son parte de esta meta.

Al IESE por su financiamiento, por creer en mí y mis capacidades.

A todas las personas que de una u otra forma ayudaron en la consecución de este objetivo de vida tan importante para mí y mi esposa.

Finalmente, a todos los autores e investigadores que generaron la información básica para la construcción de los modelos de esta tesis. Ellos son los garantes de esta síntesis y análisis de la dispersión histórica y distribución potencial actual de la tribu Ichthyomyine. Y el principal aporte a la conservación de esta importante e interesante taxón supra específico, tan desconocido y que aún tiene mucho por enseñarnos.



RESUMEN

Uno de los estímulos en el progreso de la biogeografía ha sido el desarrollo y aplicación de nuevas tecnologías computacionales como los SIG y una variedad de métodos estadísticos espaciales. Se propone la implementación de tres métodos de análisis espacial para establecer las zonas de dispersión histórica y distribución actual de las ratas y ratones pescadores en el neotrópico, describiendo sus bondades y limitaciones, correlacionando sus resultados y comparandolos con el análisis zoogeográfico cladístico de esta tribu de roedores ictiominos desarrollado por Voss (1988). Como alternativa técnico-científica para establecer prioridades de conservación y de diseño de sistemas de áreas protegidas.

PALABRAS CLAVE: biogeografía, SIG, dispersión histórica, distribución actual, ratas y ratones pescadores, análisis zoogeográfico cladístico, tribu, ictiominos.



ABSTRACT

APPLICATION OF GEOGRAPHIC INFORMATION SYSTEMS (GIS) FOR THE DEVELOPMENT OF ZOOGEOGRAPHICAL MODELS: A CASE STUDY.

One of the incentives in the progress of biogeography has been the development and application of new technologies such as GIS and a variety of spatial statistical methods. We propose the implementation of three spatial analysis methods in order to establish the areas of historic dispersion and the current distribution of fish and crab-eating rats and mice in the neotropical zone. We described their benefits and limitations, correlated the results, and compared them with the zoogeographical cladistics analysis developed by Voss (1988) for this tribe of Ichthyomyini rodents as a scientific alternative to establish conservation priorities and design systems of protected areas.

KEY WORDS: Biogeography, GIS, Historic dispersion, current distribution, Fish-eating rats and mice, zoogeographical cladistics analysis, tribe, Ichthyomyini.


UNIVERSIDAD DEL
AZUAY
DPTO. IDIOMAS


Translated by,
Diana Lee Rodas



CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	11
2. OBJETIVOS.....	12
2.1. Objetivo general	12
2.2. Objetivos Específicos.....	12
3. METODOLOGÍA	13
3.1. Área de Estudio	13
3.2. Métodos.....	14
3.3. Diseño del muestreo o experimentos y análisis estadísticos	14
3.3.1. Distribución de datos de Ichthyomyine.....	14
3.3.2. Dispersión Histórica (ArcMap, ArcView, Paint Shop Pro) / Análisis Panbiogeográfico	15
3.3.3. Distribución Potencial Actual (DIVA-GIS, Maxent) / Modelación y análisis de distribución de especies.....	16
3.3.4. Distribución Potencial Actual (IDRISI) / Distribución potencial mediante la Adecuación del Hábitat y Distribución de las Especies	17
4. RESULTADOS Y DISCUSIONES	18
4.1. Distribución de datos de Ichthyomyine.....	18
4.2. Dispersión Histórica / Análisis Panbiogeográfico	18
4.2.1. Método Manual	19
4.2.2. Método Panbiogeográfico mediante la utilización de Modelos Digitales de Elevación (MDE)	22
4.3. Distribución Potencial Actual / Modelación y análisis de distribución de especies	23
4.3.1 Análisis del nicho realizado de una especie	23
4.3.2. Modelación de la distribución potencial de una especie	31
4.4. Distribución Potencial Actual / Distribución potencial mediante la Adecuación del Hábitat y Distribución de las Especies.....	39
4.4.1. Datos de Presencia: Tipicidad de Mahalanobis.....	39
4.4.2. MCE - Sin Datos de Entrenamiento	44
4.5. Correlación y comparación de resultados de los modelos de dispersión histórica y distribución potencial	46
5. CONCLUSIONES	49
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS:.....	51
7. ANEXOS.....	58



7.1. Anexo 1 : Localidades de registro de las especies de Ichthyomyine con sus respectivas coordenadas geográficas.....	58
7.2. Anexo 2: Histogramas de subramas de frecuencia, mostrando la distribución de los ictiomios a través de rangos diseñados para la variable climática Media Anual de Temperatura.	59
7.3. Anexo 3: Nicho climático bidimensional visualizado con base a Annual Mean Temperature y Annual Precipitation. Junto con el nicho bidimensional se muestra todos los puntos (en amarillo) correspondientes a los puntos verdes en el análisis Envelope.	61
7.4. Anexo 4: Tabla de contribuciones de las 19 variables bioclimáticas (%) sobre los valores propios. Además, se incluye el significado de cada variable.	70
7.5. Anexo 5: análisis Maxent de los modelos de distribución potencial actuales de la tribu Ichthyomyine.....	71
Maxent model for <i>Anotomys leander</i>	71
Analysis of omission/commission.....	71
Maxent model for <i>Chibchanomys orcesi</i>	72
Analysis of omission/commission.....	72
Maxent model for <i>Chibchanomys trichotis</i>	73
Analysis of omission/commission.....	73
Maxent model for <i>Ichthyomys hydrobates</i>	73
Analysis of omission/commission.....	74
Maxent model for <i>Ichthyomys pittieri</i>	74
Analysis of omission/commission.....	75
Maxent model for <i>Ichthyomys stolzmanni</i>	75
Analysis of omission/commission.....	75
Maxent model for <i>Ichthyomys tweedii</i>	76
Analysis of omission/commission.....	76
Maxent model for <i>Neusticomys ferreirai</i>	77
Analysis of omission/commission.....	77
Maxent model for <i>Neusticomys monticolus</i>	78
Analysis of omission/commission.....	78
Maxent model for <i>Neusticomys mussoi</i>	79
Analysis of omission/commission.....	79
Maxent model for <i>Neusticomys oyapocki</i>	80
Analysis of omission/commission.....	80
Maxent model for <i>Neusticomys peruviansis</i>	81



Analysis of omission/commission.....	81
Maxent model for <i>Neusticomys venezuelae</i>	82
Analysis of omission/commission.....	82
Maxent model for <i>Rheomys mexicanus</i>	83
Analysis of omission/commission.....	83
Maxent model for <i>Rheomys raptor</i>	84
Analysis of omission/commission.....	84
Maxent model for <i>Rheomys thomasi</i>	85
Analysis of omission/commission.....	85
Maxent model for <i>Rheomys underwoodi</i>	86
Analysis of omission/commission.....	86
7.6. Anexo 6: Modelos de distribución potencial preparados en el software libre Maxent, con los datos históricos de presencia obtenidos de varias fuentes.	88
7.7. Anexo 7: muestra las estimaciones de las contribuciones relativas de las variables ambientales en el modelo de Maxent.	92
Analysis of variable contributions <i>Anotomys leander</i>	92
Analysis of variable contributions <i>Chibchanomys orcesi</i>	93
Analysis of variable contributions <i>Chibchanomys trichotis</i>	94
Analysis of variable contributions <i>Ichthyomys hydrobates</i>	95
Analysis of variable contributions <i>Ichthyomys pittieri</i>	96
Analysis of variable contributions <i>Ichthyomys stolzmanni</i>	97
Analysis of variable contributions <i>Ichthyomys tweedii</i>	98
Analysis of variable contributions <i>Neusticomys ferreirai</i>	99
Analysis of variable contributions <i>Neusticomys monticolus</i>	100
Analysis of variable contributions <i>Neusticomys mussoi</i>	101
Analysis of variable contributions <i>Neusticomys oyapocki</i>	102
Analysis of variable contributions <i>Neusticomys peruviansis</i>	103
Analysis of variable contributions <i>Neusticomys venezuelae</i>	104
Analysis of variable contributions <i>Rheomys mexicanus</i>	105
Analysis of variable contributions <i>Rheomys raptor</i>	106
Analysis of variable contributions <i>Rheomys thomasi</i>	107
Analysis of variable contributions <i>Rheomys underwoodi</i>	108
7.8. Anexo 8: Mapas de confianza de áreas de distribución coherente expresada mediante la tipicidad de Mahalanobis.	109



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución estimada de las ratas y ratones pescadores extraído de TLWP (1996) http://tolweb.org/ y UICN (2012) http://www.iucnredlist.org/	13
Figura 2. Trazos individuales 1-8, Trazos individuales todas las especies 9. Trazos generalizados y nodos 10. Trazos individuales: 1a <i>Anotomys leander</i> ; 1b, <i>Chibchanomys orcesi</i> ; 2a, <i>Chibchanomys trichotis</i> , 2b, <i>Neusticomys monticolus</i> ; 3a, <i>Ichthyomys hydrobates</i> , 3b, <i>Ichthyomys tweedii</i> ; 4a, <i>Ichthyomys stolzmanni</i> , 4b, <i>Neusticomys peruviansis</i> ; 5a, <i>Ichthyomys pittieri</i> , 5b, <i>Neusticomys mussoi</i> , 5c, <i>Neusticomys venezuelae</i> ; 6a, <i>Neusticomys ferreirai</i> , 6b, <i>Neusticomys oyapocki</i> ; 7a, <i>Rheomys mexicanus</i> , 7b, <i>Rheomys thomasi</i> ; 8a, <i>Rheomys raptor</i> , 8b, <i>Rheomys underwoodi</i> ; 9, Trazos individuales 17 ictiominos; 10, Trazos generalizados y nodo.	20
Figura 3. Asignaciones parsimoniosas de geografía para nodos internos de la hipótesis mejor sustentada para la filogenia Ichthyomyine. La flecha indica que los linajes filéticos presumiblemente fueron dispersados desde la región del norte de los Andes hacia América Central. (Realizado por Voss 1988). (Nve) <i>Neusticomys venezuelae</i> , (Nmo) <i>Neusticomys monticolus</i> , (Ctr) <i>Chibchanomys trichotis</i> , (Ale) <i>Anotomys leander</i> , (Itw) <i>Ichthyomys tweedii</i> , (Ihy) <i>Ichthyomys hydrobates</i> , (Ipi) <i>Ichthyomys pittieri</i> , (Rha) <i>Rheomys raptor</i> , (Rtt) <i>Rheomys thomasi</i> , (Run) <i>Rheomys underwoodi</i> , (Rme) <i>Rheomys mexicanus</i>	21
Figura 4. Nicho climático bidimensional visualizado de un representante de los cinco géneros con base a Annual Mean Temperature y Annual Precipitation. Junto con el nicho realizado (puntos en amarillo) correspondientes a los puntos verdes en el análisis bidimensional Envelope: 1 <i>Anotomys leander</i> *; 2 <i>Chibchanomys trichotis</i> ; 3 <i>Ichthyomys tweedii</i> ; 4 <i>Neusticomys monticolus</i> , 5 <i>Rheomys thomasi</i> ; *especies endémicas.	27
Figura 5. Representa los nichos bidimensionales de las diferentes especies de Ichthyomyine, con respecto a la precipitación anual y la temperatura media anual, sugerido por Scheldeman & van Zonneveld (2011).	28
Figura 6. Coordenadas de las especies de la tribu Ichthyomyine y su posición con respecto a cada una de las taxas.	30
Figura 7. Tasa de omisión estadística de <i>Neusticomys monticolus</i> que indica el rendimiento del modelo. La.	32
Figura 8. Sensibilidad del área de ocurrencia predicha de la especie <i>Neusticomys monticolus</i> que indica el rendimiento del modelo AUC.	33
Figura 9. Modelos de distribución potencial preparados en el software libre Maxent, con los datos históricos de presencia obtenidos de varias fuentes, de un representante de los cinco géneros con	



base en las 19 variables bioclimáticas. 1 *Anotomys leander**; 2 *Chibchanomys trichotis*; 3 *Ichthyomys tweedii*; 4 *Neusticomys monticolus*, 5 *Rheomys thomasi*; *especies endémicas.....36

Figura 10. Arriba en rojo Modelos de distribución potencial preparados en el software libre Maxent, con los datos históricos de presencia obtenidos de varias fuentes, de la tribu Ichthyomyine con base en las 19 variables bioclimáticas. Abajo en negro Mapa de distribución estimada de las ratas y ratones pescadores extraído de TLWP (1996) <http://tolweb.org/> y UICN (2012) <http://www.iucnredlist.org/>.....38

Figura 11. Modelos de distribución de cinco especies representativas de los cinco géneros de la tribu Ichthyomyine, generados con los polígonos de los trazos individuales y de la UICN.....43

Figura 12. Modelo de asignación óptima de la tribu Ichthyomyine, incluyendo el histograma de dispersión de datos. En rojo los trazos generalizados y el nodo de dispersión histórica.45

Figura 13. Dispersión histórica y distribución potencial actual de *Anotomys leander* generada por los tres modelos construidos en este estudio.47

Figura 14. Dispersión histórica y distribución potencial actual de *Neusticomys oyapocki* generada por los tres modelos construidos en este estudio.....48



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies de ratas y ratones pescadores (Tribu Ichthyomyine), con el año y nombre de sus descriptores, y los países de distribución.	18
Tabla 2. Diferencia en metros (m) de la distancia en 2D y 3D de los trazos individuales de la tribu Ichthyomyine, incluye el Coeficiente de Aumento de Distancia (CAD).	22
Tabla 3. Capacidad de predicción del modelo de distribución potencias para las 17 especies de ictiominos. Incluye la media y desviación estándar que para este caso en mínima.	34
Tabla 4. Probabilidad de distribución de acuerdo al nicho realizado usando en umbral <i>10 percentile training presence</i> . Incluye la media y desviación estándar que para este caso en bastante alta.	35



1. INTRODUCCIÓN

La biogeografía histórica estudia la distribución de los seres vivos en el espacio y en el tiempo, tomando en cuenta los diversos factores que dieron lugar a la irradiación (Vargas 1992, Morrone 2004, Contreras-Medina 2006). Intentando reconstruir las secuencias de origen, dispersión y extinción de los taxones, así como explicar la influencia de acontecimientos históricos en los modelos bióticos de distribución actual desde una perspectiva dispersionista, de vicarianza o mixta (Vargas 1992, Contreras-Medina et al. 2001).

Estos diferentes métodos pueden ser utilizados bajo un mismo análisis ya sea como partes complementarias, o bien como etapas, a pesar que algunos han sido considerados como programas de investigación en competencia. Por lo tanto, este tipo de estudios genera información que permite ampliar el conocimiento de la historia de las biotas neotropicales y sus patrones biogeográficos (Contreras-Medina 2006). Más aun, es posible reconstruir la historia evolutiva de un taxón, postulando rutas de dispersión, corredores bióticos, barreras y centros de evolución (Croizat 1983, Craw et al. 1999, Morrone 2004, Morrone 2007, Morrone 2009).

Uno de los estímulos en el proceso de la biogeografía ha sido el desarrollo y aplicación de nuevas tecnologías computacionales como los sistemas de información geográfica (SIG) y una variedad de métodos estadísticos espaciales (Lira 2008). Así, esta investigación pretende implementar estas teorías y procedimientos en los métodos SIG y sus análisis espaciales, como una herramienta y alternativa tecnológica para el reconocimiento de unidades geográficas naturales (Escalante 2003a, Escalante et al. 2007).

Para esto, se analizó las radiaciones adaptativas de los roedores ictiominos revelando factores comunes causales en sus historias evolutivas, o diferencias de importancia para las teorías respecto al origen, distribución y mantenimiento de la diversidad biológica en los trópicos del Nuevo Mundo, ya que aparente mente estos pequeños mamíferos están en la base evolutiva de los roedores sigmodontidos (Voss 1988, D'Elia y Pardinas comunicación personal).

Este análisis de dispersión histórica y distribución potencial incluyó la identificación de riqueza de especies de los ictiominos. Tomando en cuenta que la evolución de esta taxa supra específica ha sido caracterizada por la divergencia morfológica de linajes geográficamente co-existentes, derivadas de los esqueletos en colecciones históricas, mostrando linajes centro y sudamericanos atribuidos a invasiones independientes de hábitats de montaña (biogeografía cladística) (Voss et al. 1982, Voss 1988). Sin embargo, falta información básica sobre su sistemática, historia natural, dispersión y distribución actual (Voss 1988, Eisenberg 1989, Eisenberg & Redford 1992).

Reconociendo que el uso de modelos de distribución mediante técnicas SIG se ha defendido como una herramienta para guiar la exploración de la distribución geográfica de las especies poco conocidas como los pequeños mamíferos (Graham et al. 2004, Soberón & Peterson 2004, Lira 2008, Barrera-Moreno et al. 2011).



Más aun, los estudios zoogeográficos y análisis geoespaciales pueden combinar y manipular los datos almacenados en los SIG para crear información nueva, la cual puede ilustrarse con mapas y resumirse en forma de registros para ser estudiados, y decidir si el modelo adoptado constituye una solución plausible; incluyendo medición de distancias y áreas, análisis de proximidad, operaciones de disolución y fusión de polígonos, superposición, análisis de superficies y análisis de redes (Lira 2008, Barrera-Moreno et al. 2011).

Además, la bioconservación y el uso sustentable del territorio requiere de evaluaciones precisas a nivel taxonómico y ecosistémico (Cuzin 1996). Con todo esto, actualmente se están realizando esfuerzos importantes de conservación de los mamíferos terrestres, relacionados con el área de distribución de las especies, empleando información histórica de colecciones biológicas, para proponer hipótesis y analizar su utilidad en la detección de patrones zoogeográficos (Escalante 2003a). Esta es información básica para la construcción de Atlas Biogeográficos, donde la biodiversidad se trata como un complejo espacio-temporal, analizable y documentable mediante mapas (Morrone 2000).

Así, el desafío para la biología de la conservación es documentar el carácter espacio-temporal, para representar la estructura evolutiva de la biodiversidad a través de un sistema de clasificación natural, proveyendo un fundamento científico para establecer prioridades para la conservación y sistemas de áreas naturales protegidas. De allí que la conservación se relacione íntimamente con la biogeografía (Grehan 1993, Morrone & Espinosa 1998, Escalante 2003b).

Por lo anteriormente expuesto, el siguiente trabajo pretende examinar tres métodos que combinen herramientas SIG y análisis espaciales para realizar estudios zoogeográficos, utilizando como estudio de caso la búsqueda de patrones biogeográficos de las ratas y ratones pescadores de la tribu Ichthyomyine.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Aplicación de Sistemas de Información Geográfica (SIG) para establecer los patrones de organización espacial de las ratas y ratones pescadores (ICHTHYOMYINE: SIGMODONTINAE).

2.2. Objetivos Específicos

- Determinar la dispersión histórica y distribución potencial de la tribu Ichthyomyine en el neotrópico.
- Determinar la potencialidad de los diferentes métodos de mapeo para establecer patrones de distribución de esta taxa.
- Generar alternativas de análisis zoogeográfico como herramientas para la conservación.

3. METODOLOGÍA

Los progresos en hardware y software han posibilitado la aplicación de herramientas nuevas, incluyendo la simulación, SIG y una variedad de métodos estadísticos, como los multivariados geoestadísticos (Liria 2008). Por esta razón, esta investigación pretende implementar el uso de los SIG para manejar las etapas del análisis biogeográfico a partir de capas o temas espaciales, además de emplear procedimientos cuantitativos (Monrrone 2004, Contreras-Medina 2006). Para esto se usará dos métodos de biogeografía histórica basados en el dispersionismo y la vicarianza (Croizat 1958, Craw et al. 1999, Morrone 2004, Contreras-Medina 2006).

3.1. Área de Estudio

El área asignada para esta investigación es la anteriormente determinada para los ictiominos. Establecida desde las montañas húmedas tropicales y tierras bajas adyacentes de Oaxaca, México, a través de Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Panamá y la parte norte de América del Sur en Venezuela, la Guyana, Guayana Francesa, Brasil, Colombia, Ecuador y Perú (Voss 1988, Eisenberg 1989, Eisenberg & Redford 1992, TLWP 1996, Jenkins y Barnett 1997, Barnett 1999, Voss et al. 2001, Percequillo et al. 2005, Musser & Michael 2005, Leite et al. 2007) (Figura 1).



Figura 1. Mapa de distribución estimada de las ratas y ratones pescadores extraído de TLWP (1996) <http://tolweb.org/> y UICN (2012) <http://www.iucnredlist.org/>.



3.2. Métodos

Para el análisis de dispersión histórica se utilizaron los métodos panbiogeográficos manuales planteados por Croizat (1958), Craw et al. (1999) y Morrone (2004) utilizando el software ArcMap 9.3 y la herramienta XTools Pro (ESRI 2006). Además, se realizó la adecuación de estas teorías mediante la utilización de modelos digitales de elevación propuesta por Barrera-Moreno et al. (2011), usando ArcView 3.2, Paint Shop Pro 4.12, ArcMap 9.3 y el modelo digital de elevaciones MDE (JASC Inc. 1996, ESRI 1999, ESRI 2006, SRTM30 dataset CGIAR-SRTM (<http://srtm.csi.cgiar.org/>)). Finalmente, estos resultados se compararon con las distribuciones y nodos de dispersión de los ictiominos mediante las relaciones filogenéticas generados con la aplicación de análisis de compatibilidad de caracteres y de métodos de parsimonia numérica propuestos por Voss (1988) y modificado por Jenkins y Barnett (1997).

Para los modelos de distribución potencial actual se utilizó dos métodos. La metodología propuesta Scheldeman y van Zonneveldpor (2011) con los software libres DIVA-GIS Versión 7.3.0 y Maxent que calculan el nicho realizado de la especie y la probabilidad de ocurrencia usando un algoritmo de máxima entropía (Philips et al. 2006). Y el método propuesto por Eastman (2009) del programa computacional IDRISI Taiga, en el módulo Land Change Modeler panel de Adecuación de Hábitat y Distribución de Especies (distancia de Mahalonobis y MCE sin datos de entrenamiento). Empleando la presencia de las especies y las capas ambientales a una resolución de 2.5 minutos que resumen las medias anuales y las variaciones climáticas, incluyendo la estacionalidad de la temperatura media anual, la temperatura media del trimestre más frío, la temperatura media del trimestre más cálido, la precipitación anual, la precipitación estacional, la precipitación del trimestre más húmedo las precipitaciones del trimestre más seco y la humedad relativa media ([WorldClim, http://www.worldclim.org/](http://www.worldclim.org/)).

3.3. Diseño del muestreo o experimentos y análisis estadísticos

3.3.1. Distribución de datos de Ichthyomyine

Los puntos de ocurrencia de las especies pertenecientes a las ratas y ratones pecadores fueron obtenidos del boletín del museo Americano de Historia Natural (AMNH, volumen 188, artículo 2, Voss 1988), bases de datos interoperables que contienen datos primarios sobre especímenes de museo del Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org>), Mammal Networked Information System (MaNIS, <http://manis.mvz.berkeley.edu>) y los datos espaciales de la las listas rojas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, <http://www.iucnredlist.org/>). Se incluyeron los registros de todas las especies en publicaciones en revistas indexadas (Thomas 1893, Thomas 1906; Goldman 1912; Anthony 1921; Dickey 1928; Goodwin 1959; Dubost & Petter 1978; Ochoa & Soriano 1991; Voss 1988, Eisenberg 1989, Eisenberg & Redford 1992, Barnett 1997, Jenkins & Barnett 1997, Barnett 1999, Voss et al. 2001, Santos-Moreno et al. 2003; Percequillo et al. 2005, Musser & Michael 2005, Lee et al. 2006a; Lee et al. 2006b; Lee et al. 2008; Leite et al. 2007, Pacheco & Ugarte-Nuñez 2011; García et al. 2012; Miranda et al. 2012; Owen & Giron 2012) y observaciones personales.



3.3.2. Dispersión Histórica (ArcMap, ArcView, Paint Shop Pro) / Análisis Panbiogeográfico

La panbiogeografía enfatiza la dimensión espacial o geográfica de la biodiversidad, para permitirnos una mejor comprensión de los patrones y procesos evolutivos. La comprensión de la dimensión espacial de los seres vivos, a partir del análisis de sus distribuciones geográficas, es un prerequisite para los estudios evolutivos, ya que la geografía es el sustrato sobre el cual tiene lugar la historia de la vida (Craw et al. 1999, Morrone 2004).

3.3.2.1. Método Manual Panbiogeográfico

En este método inicialmente se localizaron las dos localidades de ocurrencia más cercanas y se conectan por medio de una línea recta con la herramienta XTools Pro; luego, este par de localidades se conectaron con la más cercana a cualquiera de las dos; después, se unió la localidad más cercana a cualquiera de las tres, y así sucesivamente hasta terminar con todos los puntos de registro y formar un árbol de tendido mínimo o trazo individual (Craw et al. 1999, Morrone 2004).

Posteriormente, al superponer diferentes trazos individuales se buscó sus coincidencias, obteniendo trazos generalizados que representan patrones de distribución actuales de una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado, fragmentada por eventos físicos como fenómenos tectónicos, climáticos, cambios en el nivel del mar, entre otros (Craw et al. 1999, Morrone 2004). Donde los diferentes trazos generalizados convergen, se identificó el nodo de dispersión principal, que indica las áreas complejas donde los ictiominos ancestrales tuvieron contacto biótico y/o físico (Craw et al. 1999, Contreras & Eliosa 2001, Grehan 2001, Morrone 2004).

3.3.2.2. Método Panbiogeográfico mediante la utilización de Modelos Digitales de Elevación (MDE)

Se hizo coincidir la escala de los trazos individuales del análisis anterior con la del MDE mediante el programa Paint Shop Pro 4.12. Posteriormente, se calculó las diferencias en distancia (en 2 y 3 dimensiones) con la misma topología de un trazo y el Coeficiente de Aumento de Distancia CAD (Barrera-Moreno et al. 2011).

Finalmente, se calcularon individualmente las distancias entre cada par de puntos que tuvieran la posibilidad de estar más cercanos con el relieve de por medio y por último se compararon con los puntos unidos en el mapa bidimensional (Barrera-Moreno et al. 2011).



3.3.3. Distribución Potencial Actual (DIVA-GIS, Maxent) / Modelación y análisis de distribución de especies

Los programas SIG, como DIVA-GIS y Maxent, incluyen la posibilidad de modelar nichos ecológicos con base en información ambiental disponible de los sitios donde se han observado las especies (puntos de presencia). Ya existen bases de datos que proporcionan datos climáticos detallados (con base en interpolaciones de datos colectados por estaciones climáticas en todo el mundo), como WorldClim (Hijmans et al., 2012). La modelación de distribución de especies sigue siendo una herramienta útil para aproximar el nicho realizado y la distribución natural de la especie. Como tal, la modelación de distribución de especies es útil para priorizar las acciones de conservación (Scheldeman & van Zonneveld 2011, Hijmans et al. 2012).

3.3.3.1. Análisis del nicho realizado de una especie

Después de importar las variables climáticas de BioClim en DIVA-GIS, el nicho realizado de una especie se pudo identificar con base en los puntos de presencia de la especie y sus respectivos datos climáticos. Para esto, se utilizó la herramienta *Distribution modeling* para construir histogramas de subramas de frecuencia que muestran la distribución de las especies a través de rangos diseñados para las diferentes variables climáticas. Además, se visualizó el nicho bidimensional con base en dos variables climáticas (Annual Mean Temperature y Annual Precipitation). Posteriormente, se realizó la comparación en Excel de los nichos realizados de diferentes especies para construir gráficos de los nichos climáticos bidimensionales.

Finalmente, se analizó el nicho multivariado mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP) con las 19 variables climáticas para describir diferencias entre las especies.

3.3.3.2. Modelación de la distribución potencial de una especie

Los datos requeridos para identificar estas áreas de distribución potencial incluyen los puntos de presencia de especies así como rasters de variables ambientales de toda el área de estudio. Después de definir el nicho de las especies con base en los valores ambientales para cada celda del raster en el área de estudio, se calculan las similitudes entre los valores ambientales en una celda específica y los valores del nicho de la especie modelada. Con esta información, el modelo calcula la probabilidad de la presencia de una especie en cada celda del raster (Scheldeman & van Zonneveld 2011, Gamez Pastrana 2011, Hijmans et al. 2012).

DIVA-GIS incluye la opción Maxent que calcula el nicho realizado de la especie y la probabilidad de ocurrencia usando un algoritmo de máxima entropía (Graham & Hijmans 2006, Philips et al., 2006). Se usan las capas climáticas en formato ASCII (*.asc) utilizando la opción *Environmental layers*. En este análisis, los rasters tienen una resolución de 2.5 minutos, que representa el valor de las 19 variables de *BioClim* en el área de estudio.



3.3.4. Distribución Potencial Actual (IDRISI) / Distribución potencial mediante la Adecuación del Hábitat y Distribución de las Especies

Este panel brinda un juego de herramientas para desarrollar mapas de la adecuación del hábitat y la distribución de las especies, para así desarrollar mapas de la adecuación del hábitat y la distribución de las ratas y ratones pescadores. Para este análisis se utilizará el de sólo presencia, especificando un grupo de variables ambientales del bioclim que definen el hábitat o nicho de estos roedores (Eastman 2009).

3.3.4.1. Datos de Presencia: Tipicidad de Mahalanobis

Los datos de presencia son probablemente la forma más común de datos de entrenamiento para el modelamiento de especies. Éstos registran dónde la especie ha sido observada, pero no dónde se ha observado que la especie está ausente. La opción Mahalanobis Typicality (Tipicidad de Mahalanobis) supone que la distribución implícita de la especie es normal con respecto a las gradientes ambientales. Más aun, varias pruebas han mostrado que se desempeña razonablemente aún con datos moderadamente desvirtuados. El resultado es en forma de probabilidades típicas, una expresión de cuán típico es el píxel de los ejemplos sobre los que fue entrenado (Eastman 2009).

3.3.4.2. MCE - Sin Datos de Entrenamiento

La integración de métodos de EMC y SIG es una potente herramienta de análisis espacial a través del modelado, especialmente para la asignación y localización de especies y gestión de recursos naturales; en general, para la ordenación del territorio (Burrough & McDonnel 1998, Gómez & Barredo 2005). La opción Multi-Criteria Evaluation (Evaluación Multi-Criterio) está diseñada para casos donde los datos de entrenamiento no se encuentran disponibles pero en los cuales hay estudios disponibles para guiar el desarrollo de un mapa de adecuación o distribución por medio de una evaluación multi-criterio (Eastman 2009).

Esta opción muestra los valores mínimos y máximos. Estandarizando el nombre de archivo de salida del factor. Luego cada factor fue creado y agregado como un factor en la grilla de factores. Se asignó un peso a cada factor. Los pesos de los factores tienen valor numérico para expresar la importancia relativa de cada uno en el mapa final de adecuación. Los pesos fueron automáticamente normalizados a una escala de 0.0 a 1.0 antes de ser usados. Todos los factores directamente agregados tienen una escala numérica de 0.0 a 1.0.

4. RESULTADOS Y DISCUSIONES

4.1. Distribución de datos de *Ichthyomyine*

Se registraron 99 puntos de ocurrencia en 12 países de las 17 especies ratas y ratones pecadores, pertenecientes a cinco géneros. De las cuales siete son endémicas, siendo Ecuador y Venezuela (dos especies únicas para cada país) los países con más especies presentes (seis y cinco, respectivamente) (Tabla 1). Sin embargo, se reconocieron 97 localidades ya que tres especies (*Anotomys leander*, *Ichthyomys hydrobates* y *Neusticomys monticolus*) compartieron dos recintos (Guarumal y Papallacta en el Ecuador) (7.1. Anexo 1). Todos los registros fueron georeferenciados en el Sistema de Coordenadas Geográficas, Datum WGS84, Meridiano Principal de Greenwich, Unidad Angular Grados Decimales; ya que todos los programas SIG utilizados trabajan en este formato (ESRI 1999, ESRI 2006, Philips et al. 2006, Eastman 2009).

Tabla 1. Especies de ratas y ratones pescadores (Tribu *Ichthyomyine*), con el año y nombre de sus descriptores, y los países de distribución.

Especies <i>Ichthyomyine</i>	DESCRITORES	PAÍSES											
		Brasil	Colombia	Costa Rica	Ecuador	El Salvador	French Guiana	Guatemala	Guayana	México	Panamá	Perú	Venezuela
<i>Anotomys leander</i> *	Thomas 1906												
<i>Chibchanomys orcesi</i> *	Jenkins & Barnett 1997												
<i>Chibchanomys trichotis</i>	Thomas 1897												
<i>Ichthyomys hydrobates</i>	Winge 1891												
<i>Ichthyomys pittieri</i> *	Handley & Monodolfi 1963												
<i>Ichthyomys stolzmanni</i>	Thomas 1893												
<i>Ichthyomys tweedii</i>	Anthony 1921												
<i>Neusticomys ferreirai</i> *	Percequillo, Carmignotto & Silva 2005												
<i>Neusticomys monticolus</i>	Anthony 1921												
<i>Neusticomys mussoi</i> *	Ochoa & Soriano 1991												
<i>Neusticomys oyapocki</i>	Dubost & Petter 1978												
<i>Neusticomys peruviansis</i> *	Musser & Gardner 1974												
<i>Neusticomys venezuelae</i>	Anthony 1929												
<i>Rheomys mexicanus</i> *	Goodwin 1959												
<i>Rheomys raptor</i>	Goldman 1912												
<i>Rheomys thomasi</i>	Dickey 1928												
<i>Rheomys underwoodi</i>	Thomas 1906												

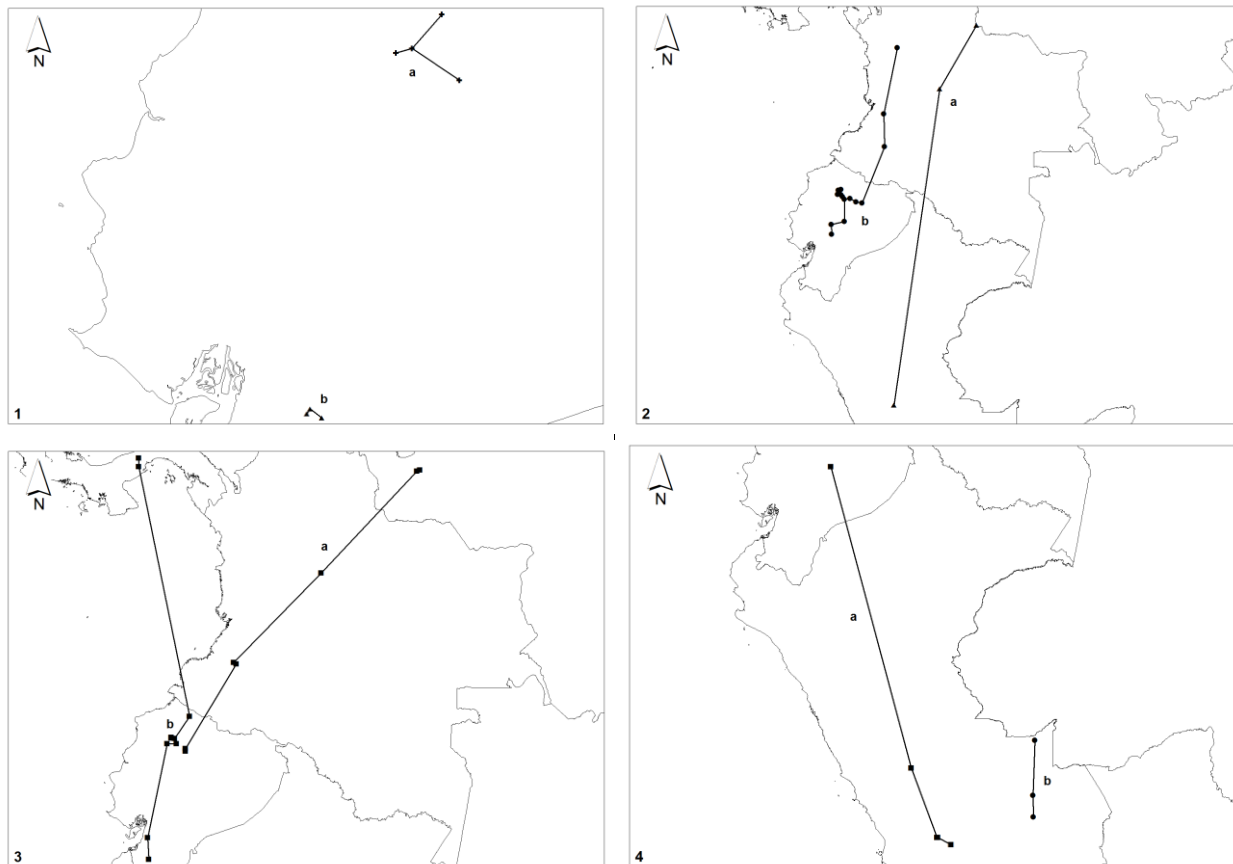
* especies endémicas, representadas en cuadros más oscuros

4.2. Dispersión Histórica / Análisis Panbiogeográfico

Los análisis geoespaciales combinan y manipulan los datos almacenados en el SIG para crear información nueva, lo cual puede ilustrarse con mapas y resumirse en forma de registros para ser estudiados por el usuario y decidir si el modelo adoptado constituye una solución plausible (Lira 2008). La panbiogeografía enfatiza la dimensión espacial o geográfica de la biodiversidad, para permitirnos una mejor comprensión de los patrones y procesos evolutivos (Craw et al. 1999). La comprensión de la dimensión espacial de los seres vivos, a partir del análisis de sus distribuciones geográficas, es un prerrequisito para los estudios evolutivos, ya que la geografía es el sustrato sobre el cual tiene lugar la historia de la vida (Morrone 2004).

4.2.1. Método Manual

Este método propuesto originalmente por Croizat (1958) delinea en mapas los trazos individuales de los distintos taxones de ictiominos, para luego superponerlos con el fin de determinar trazos generalizados. Para esto básicamente se construyó los trazos individuales para las 17 especies con la extensión XTools Pro en ArcMap 9.3 (ESRI 2006), conectando las localidades donde se distribuyen mediante un árbol de tendido mínimo. Posteriormente, se reconocieron trazos individuales semejantes, a los que se considerará como parte de un mismo trazo generalizado, para finalmente reconocer el Nodo en las áreas donde dos o más trazos generalizados se superponen. La distribución geográfica, trazos individuales, trazos generalizados y nodo de las especies de ictiominos utilizadas en el presente análisis se muestran en las Figura 2.



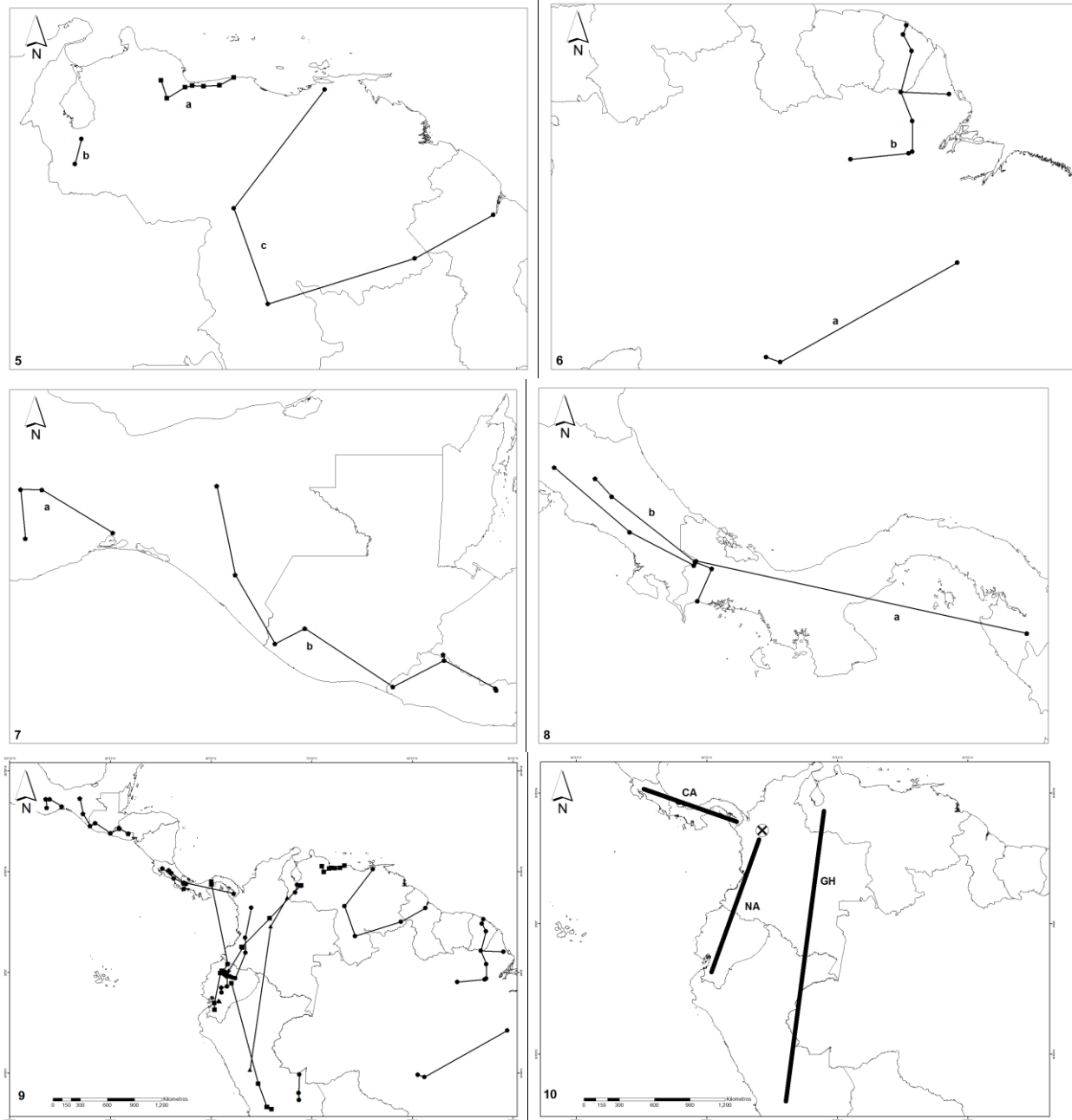


Figura 2. Trazos individuales 1-8, Trazos individuales todas las especies 9. Trazos generalizados y nodos 10. Trazos individuales: 1a *Anotomys leander*; 1b, *Chibchanomys orcesi*; 2a, *Chibchanomys trichotis*, 2b, *Neusticomys monticolus*; 3a, *Ichthyomys hydrobates*, 3b, *Ichthyomys tweedii*; 4a, *Ichthyomys stolzmanni*, 4b, *Neusticomys peruviansis*; 5a, *Ichthyomys pittieri*, 5b, *Neusticomys mussoi*, 5c, *Neusticomys venezuelae*; 6a, *Neusticomys ferreirai*, 6b, *Neusticomys oyapocki*; 7a, *Rheomys mexicanus*, 7b, *Rheomys thomasi*; 8a, *Rheomys raptor*, 8b, *Rheomys underwoodi*; 9, Trazos individuales 17 ictiominos; 10, Trazos generalizados y nodo.

Con lo antes expuesto la hipótesis mejor sustentada de la filogenia de la tribu Ichthyomyine, analizado tanto lo observado anteriormente por Voss (1988), como la distribución panbiogeográfica de las especies indica que los miembros del género *Neusticomys* (incluyendo

N. ferreirai y *N. mussoi*, especies no descritas para 1988) son endémicos de América del Sur y están distribuidos, ya sea en la región norte de los Andes (NA) o en las partes altas de Guayana (GH). La mayor parte de eventos de especiación de linajes endémicos posteriores se han dado lugar en el norte de los Andes (con los géneros *Chibchanomys*, *Anotomys* y *Ichthyomys*). Además, tanto las asignaciones de parsimonia de endemismos propuesta por Voss (1988) como los trazos y nodo generado en esta investigación sugieren que las especies de *Ichthyomyines* tienen un ancestro común de América del Sur y que el género *Rheomys* descende de una sola invasión de América del Sur hacia Centro América (Voss 1988, Jenkins y Barnett 1997). Hipótesis que son soportadas por caracteres consistentes con las simples inferencias zoogeográficas descritas en la Figura 2 y apoyadas por lo representado en la Figura 3.

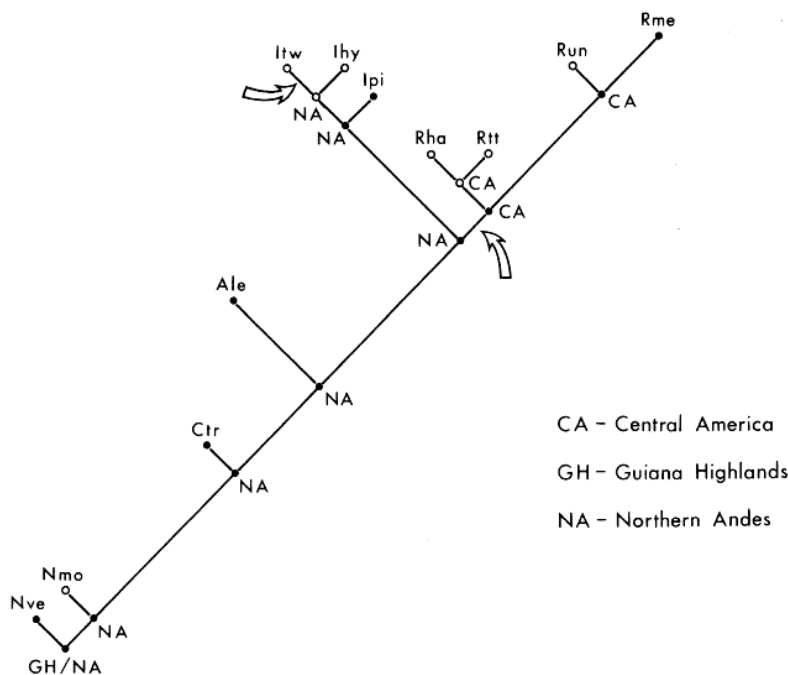


Figura 3. Asignaciones parsimoniosas de geografía para nodos internos de la hipótesis mejor sustentada para la filogenia Ichthyomyine. La flecha indica que los linajes filéticos presumiblemente fueron dispersados desde la región del norte de los Andes hacia América Central. (Realizado por Voss 1988). (Nve) *Neusticomys venezuelae*, (Nmo) *Neusticomys monticolus*, (Ctr) *Chibchanomys trichotis*, (Ale) *Anotomys leander*, (Itw) *Ichthyomys tweedii*, (Ihy) *Ichthyomys hydrobates*, (Ipi) *Ichthyomys pittieri*, (Rha) *Rheomys raptor*, (Rtt) *Rheomys thomasi*, (Run) *Rheomys underwoodi*, (Rme) *Rheomys mexicanus*.

Así, podemos sostener que este método panbiogeográfico combinado con las herramientas SIG aquí utilizadas, permite medir la distancia más corta entre pares de puntos de distribución histórica, digitalizar trazos individuales, trazos generalizados y nodos. Además, es bastante eficiente cuando se tiene relativamente bastantes registros, con gran exactitud cartográfica. Esto a diferencia del método manual analógico u otros métodos digitales difundidos, que se vuelven de difícil manejo cuando existe agregación de muchos puntos, dificultando la determinación de los trazos individuales de cada taxón (Soares 2005, Lira 2011).



4.2.2. Método Panbiogeográfico mediante la utilización de Modelos Digitales de Elevación (MDE)

Esta herramienta presenta una metodología para hacer coincidir la escala de los trazos individuales con la del MDE, cortando el archivo del trazo a la misma medida que el del MDE. Posteriormente, se calculó las diferencias en distancia (en 2 y 3 dimensiones) con la misma topología de un trazo, generando archivos con la distancia cenital o 2D (en metros) y distancia en 3D (en metros) (Barrera-Moreno et al. 2011) (Tabla 2).

Tabla 2. Diferencia en metros (m) de la distancia en 2D y 3D de los trazos individuales de la tribu Ichthyomyine, incluye el Coeficiente de Aumento de Distancia (CAD).

Especies	Distancia Decimal Degrees	Distancia cenital o 2D (m)	Distancia 3D (m)	Coeficiente CAD
<i>Anotomys leander</i>	0.9	9650.7	9650.7	0.00027591
<i>Chibchanomys orcesi</i>	0.1	1571.5	1571.5	0.000381388
<i>Chibchanomys trichotis</i>	17.7	1966847.5	1966847.5	0.000542307
<i>Ichthyomys hydrobates</i>	11.8	1315412.2	1315412.2	0.000388622
<i>Ichthyomys pittieri</i>	2.8	313157.9	313157.9	0.00071643
<i>Ichthyomys stolzmanni</i>	13.3	1479398.6	1479398.6	0.000607029
<i>Ichthyomys tweedii</i>	13.5	1508381.2	1508381.2	0.00055099
<i>Neusticomys ferreirai</i>	10.1	1124834.7	1124834.7	0.000348495
<i>Neusticomys monticolus</i>	10.9	1206819.8	1206819.8	0.000892
<i>Neusticomys mussoi</i>	0.8	88141	88141.0	0.000453338
<i>Neusticomys oyapocki</i>	11.3	1259833.9	1259833.9	0.001071273
<i>Neusticomys peruviansis</i>	2.5	281865.7	281865.7	0.00063934
<i>Neusticomys venezuelae</i>	15.3	1704504	1704504.0	0.000430912
<i>Rheomys mexicanus</i>	2.6	296626.6	296626.6	0.00048731
<i>Rheomys raptor</i>	7.7	860609.2	860609.2	0.000785451
<i>Rheomys thomasi</i>	7.5	829910.8	829910.8	8.12596E-05
<i>Rheomys underwoodi</i>	2.8	306358	306358.0	0.001165943

Barrera-Moreno et al. (2011) en su propuesta demuestran que los modelos digitales de elevación y el CAD resultan ser herramientas útiles para calcular el aumento de la distancia total de cada trazo individual al sobreponerse a la cartografía tridimensional; así como para calcular las distancias entre cada segmento de los trazos individuales y obtener distancias más cercanas a la realidad de las especies al tomarse en cuenta los valores de altitud en el modelo. Respecto a la influencia del relieve en la conformación de los trazos, observaron que en su investigación, no se modificó sustancialmente la topología de los trazos individuales de las 12 especies de roedores de la provincia biogeográfica Faja Volcánica Transmexicana (FVT). Atribuyendo estos resultados a que el par o tercia de puntos a medir se situaban dentro de la misma cota altitudinal, el registro más cercano en dos dimensiones siguió siendo el mismo sobre el MDE, ya que aun con el relieve los puntos tuvieron la misma proporción de distancia y que se requieren curvas de nivel con una



escala mayor (50 ó 100 metros) para obtener un MDE más detallado para calcular distancias aún más cercanas a las reales.

Además, concluyen que los análisis panbiogeográficos realizados hasta el momento permiten una buena aproximación a la realidad, incluyendo los métodos computarizados propuestos recientemente, aunque en adelante será necesario considerar la forma del terreno para generar hipótesis más adecuadas. Esto coincide con lo obtenido en este estudio, ya que no se modificó sustancialmente la topología de los trazos individuales de las 17 especies de ictiominos. Más aun, que el CAD en esta investigación es mucho menor a la obtenida por Barrera-Moreno et al. (2011) para los roedores de la FVT. Esto debido posiblemente a que este procedimiento funciona adecuadamente cuando se trabaja en un área muy pequeña y con un relieve demasiado abrupto, debido a que el efecto del relieve se pierde con la distancia y se terminan generando trazos individuales iguales que si se utilizara el modelo en dos dimensiones (Barrera-Moreno comunicación personal). Tomando en cuenta que el área de estudio en la FVT es de 920 km² mientras que esta investigación trabaja en una superficie superior a 1500000 km². Además que el cálculo de la tercera dimensión es un procedimiento bastante engorroso, lo que es corroborado también por Omar Barrera-Moreno (2011).

4.3. Distribución Potencial Actual / Modelación y análisis de distribución de especies

Los programas de SIG, incluyendo DIVA-GIS, tienen modelos simplificados de distribución de especies con base en datos climáticos de puntos de presencia de individuos o de grupos de individuos de una especie. No existe un estándar para la cantidad mínima de puntos requerida, pues generalmente esto se relaciona con la naturaleza de la especie (Scheldeman & van Zonneveld 2011). Para las especies raras o especies con nichos estrechos, puede haber pocos puntos de presencia. Sin embargo, en estos casos, aún una pequeña cantidad de puntos puede ser altamente representativa del nicho. Por estas razones, no se pueden establecer directrices exactas sobre la cantidad mínima de puntos de presencia necesaria para hacer modelaciones confiables de la distribución de las especies (Scheldeman & van Zonneveld 2011).

4.3.1 Análisis del nicho realizado de una especie

Un nicho ecológico es un concepto teórico frecuentemente utilizado en estudios de conservación de biodiversidad. El concepto se ha aplicado exitosamente para priorizar sitios para la conservación in situ de especies silvestres y planificar expediciones de colecta de recursos genéticos (Jarvis et al. 2005; Scheldeman et al. 2007).

La definición generalmente aceptada, presentada por Hutchinson (1957), distingue entre un nicho real y un nicho realizado. Un nicho real es el rango de condiciones ambientales en las que en teoría puede vivir una especie, mientras que el nicho realizado se define por la combinación de interacciones negativas (como competencia y depredación) que restringen la presencia de una



especie y de interacciones positivas (como facilitación) que amplían los rangos ambientales en los que la especie puede crecer.

Sin embargo, DIVA-GIS, incluye la posibilidad de modelar nichos ecológicos con base en información ambiental disponible de los sitios donde se han observado las especies (puntos de presencia) (Hijmans et al. 2012). Por tanto, estas herramientas SIG aproximan el valor del nicho realizado utilizando variables climáticas conocidas como ‘envoltura climática’ (Guarino et al. 2002).

Las especies de ictiominos están distribuidos en diferentes ambientes, latitudes y altitudes. Para evaluar estas diferencias con DIVA-GIS, extrajimos los datos climáticos de los sitios de presencia de cada especie. Ya que si inferimos la capacidad adaptativa de cada especie a diferentes condiciones climáticas, podremos determinar el nicho realizado de cada especie. Además, la identificación de los límites del nicho de la especie también aporta información clave para la conservación. Así, es probable que las especies que ocurren en rangos climáticos estrechos sean más vulnerables a las alteraciones climáticas que las que tienen un nicho climático amplio (Scheldeman & van Zonneveld 2011).

El nicho realizado se visualizó como histogramas las frecuencias de los diferentes parámetros climáticos y representando a través del nicho climático bidimensional con base en dos parámetros climáticos (Scheldeman & van Zonneveld 2011). Los histogramas desarrollados construyen subramas de frecuencia, que muestran la distribución de una especie a través de rangos diseñados para diferentes variables climáticas. En este análisis se definieron los 5 °C y 30 °C como los valores mínimo y máximo para generar cinco barras a intervalos de cinco grados (7.2. Anexo 2).

Estos histogramas nos muestran el amplio rango de nichos climáticos donde está dispersada la tribu Ichthyomyine, desde la perspectiva de la Temperatura Media Anual. Tomando en cuenta la gran distribución de este grupo supra específico a nivel latitudinal como altitudinal, lo que indica que DIVA-GIS puede soportar y ejecutar con fidelidad análisis de una variedad de especies con diferentes rangos de distribuciones y características únicas (Hijmans et al. 2012). Dando como resultado información relevante sobre las particularidades y necesidades ambientales de una especie determinada (7.2. Anexo 2).

Además, se generó el nicho climático bidimensional (mediante análisis *Envelope*) visualizado con base en las dos viables climáticas más usadas en estudios ecológicos y propuestas por Scheldeman & van Zonneveld (2011). Las dos variables climáticas en las que estará basado el nicho climático para este análisis son *Annual Mean Temperature* y *Annual Precipitation*.

Así, a grandes rasgos los puntos verdes dentro del rectángulo azul del nicho climático representan los puntos de presencia con un perfil climático que queda dentro de los límites del rango de todas las 19 variables climáticas de BioClim. Los puntos rojos representan puntos de presencia con un perfil climático para el cual uno o más de los valores de las 19 variables climáticas de Bioclim están por fuera de los límites del rango. Los puntos rojos dentro del rectángulo azul son puntos de presencia que tienen un perfil climático con valores para las variables seleccionadas (*Annual Mean Temperature* y *Annual Precipitation*) dentro de los límites del rango de estas dos variables,



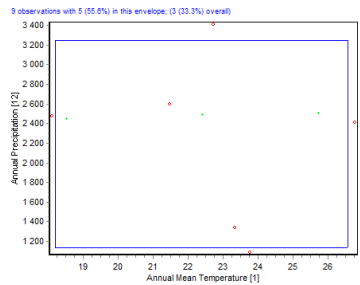
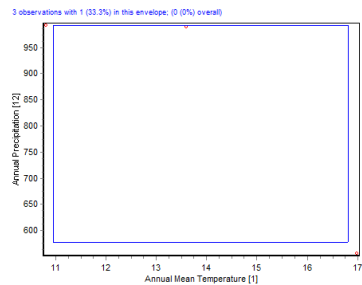
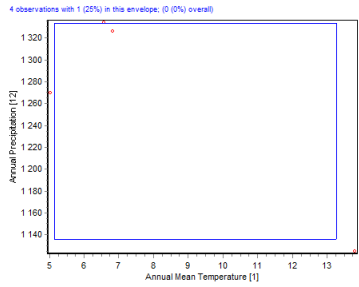
pero con valores de una o más de las otras 17 variables BioClim por fuera de los límites del rango (Scheldeman & van Zonneveld 2011, Hijmans et al. 2012).

Los límites del nicho bidimensional son, por defecto, los percentiles 0.025 (el 2.5 % de los puntos más bajos) y 0.975 (el 2.5 % de los puntos más altos), lo que quiere decir que se han tenido en cuenta el 95 % de los puntos de presencia para desarrollar el nicho bidimensional (se considera atípico el 5 %). El ancho del nicho se puede ajustar cambiando el valor del percentil. Además, se puede estrechar el nicho para determinar los rangos ambientales del núcleo de la distribución de cada especie, o ampliarlo para determinar los valores extremos en los que la especie aún puede ocurrir (este procedimiento lo debe hacer después de haber revisado la calidad de los datos, puesto que los valores atípicos pueden afectar significativamente el nicho ecológico cuando se incluyen todos los puntos con valor percentil de 0) (Scheldeman & van Zonneveld 2011, Hijmans et al. 2012).

Finalmente, junto con el nicho bidimensional se muestra todos los puntos (en amarillo) correspondientes a los puntos verdes en el análisis *Envelope*. Los puntos restantes en el color original (en este caso, gris) corresponden a los puntos con un perfil climático con uno o más de los valores de las 19 variables climáticas de BioClim por fuera de los límites del rango. Así, con lo antes expuesto se presenta los gráficos del nicho bidimensional con los puntos del nicho realizado para cada especie de ictiominos (en amarillo).

Al comparar el nicho climático bidimensional con el nicho realizado obtenido con las 19 variables bioclimáticas de *Anotomys leander*, *Chibchanomys trichotis*, *Ichthyomys tweedii*, *Neusticomys monticolus* y *Rheomys thomasi* se puede notar las diferencias antes descritas. Donde *A. leander* y *C. trichotis* no presentan puntos verdes, indicando que todos los puntos de presencia con un perfil climático adecuado quedan fuera de los límites del rango de todas las 19 variables climáticas de BioClim. Más aun, *A. leander* y *C. trichotis* presentan puntos rojos dentro del rectángulo azul del nicho climático, indicando que algunos puntos de presencia tienen un perfil climático con valores para las variables seleccionadas (*Annual Mean Temperature* y *Annual Precipitation*) dentro de los límites del rango de estas dos variables, pero con valores de una o más de las otras 17 variables BioClim por fuera de los límites del rango. Sin embargo, el análisis de nicho realizado indica la presencia de un potencial nicho en el norte del Ecuador para *A. leander* y en el norte de Colombia para *C. trichotis*. Esto tomando en cuenta que la primera especie tiene una distribución más restringida (endémica del norte del Ecuador) y prácticamente está distribuida solo en esa área. Mientras que *C. trichotis* tiene una distribución más amplia (Perú, Colombia y Venezuela) con un evidente mayor rango de variabilidad climática (Figura 4, 7.3. Anexo 3).

Por otro lado, *I. tweedii*, *N. monticolus* y *R. thomasi* muestran varios puntos verdes dentro del rectángulo azul del nicho climático (3, 4, 2 respectivamente), revelando que estos puntos de presencia quedan dentro de los límites del rango de todas las 19 variables climáticas de BioClim. Y mostrando con mayor claridad y coherencia las zonas de nicho realizado, que para estos casos son mucho más reales (Figura 4, 7.3. Anexo 3).



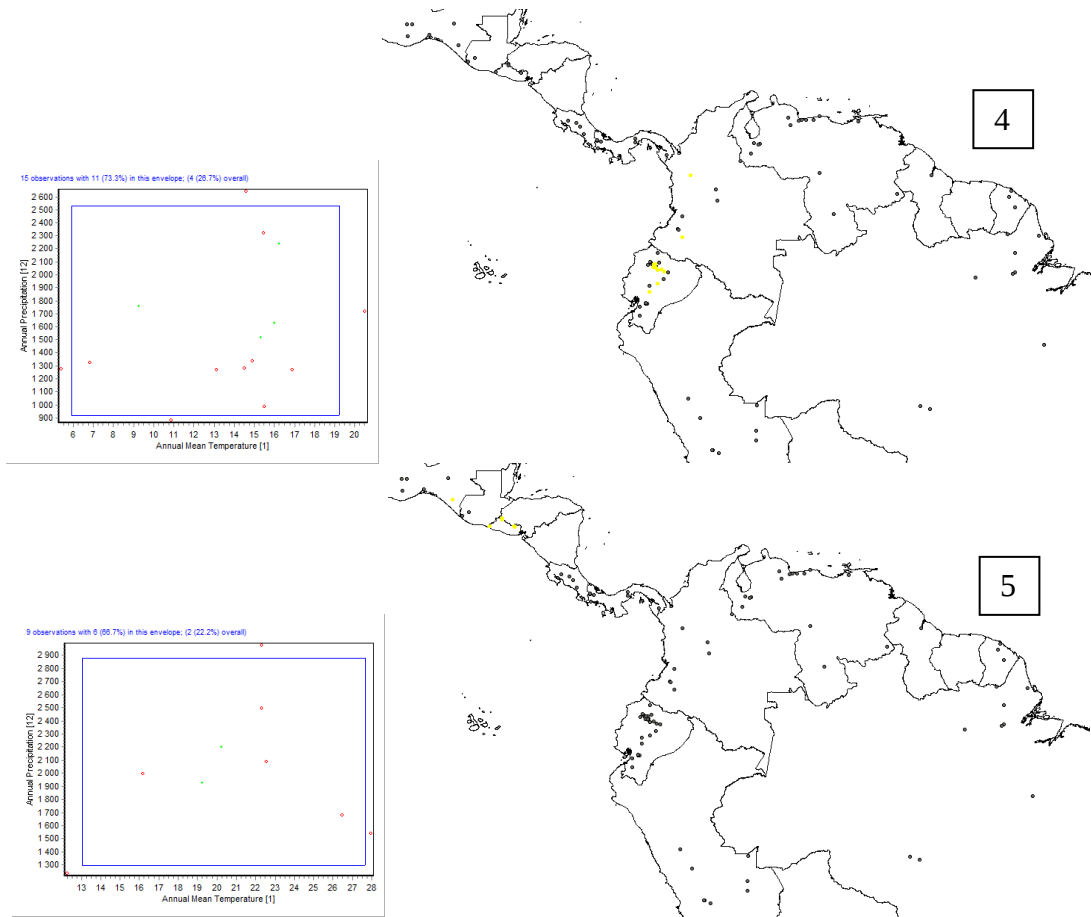


Figura 4. Nicho climático bidimensional visualizado de un representante de los cinco géneros con base a Annual Mean Temperature y Annual Precipitation. Junto con el nicho realizado (puntos en amarillo) correspondientes a los puntos verdes en el análisis bidimensional Envelope: 1 *Anotomys leander; 2 *Chibchanomys trichotis*; 3 *Ichthyomys tweedii*; 4 *Neusticomys monticolus*, 5 *Rheomys thomasi*; *especies endémicas.**

Por último se visualizó las diferencias entre las especies en el espacio bidimensional de un nicho. El gráfico generado en este análisis muestra los rangos climáticos para las especies de ictiominos (Figura 5).

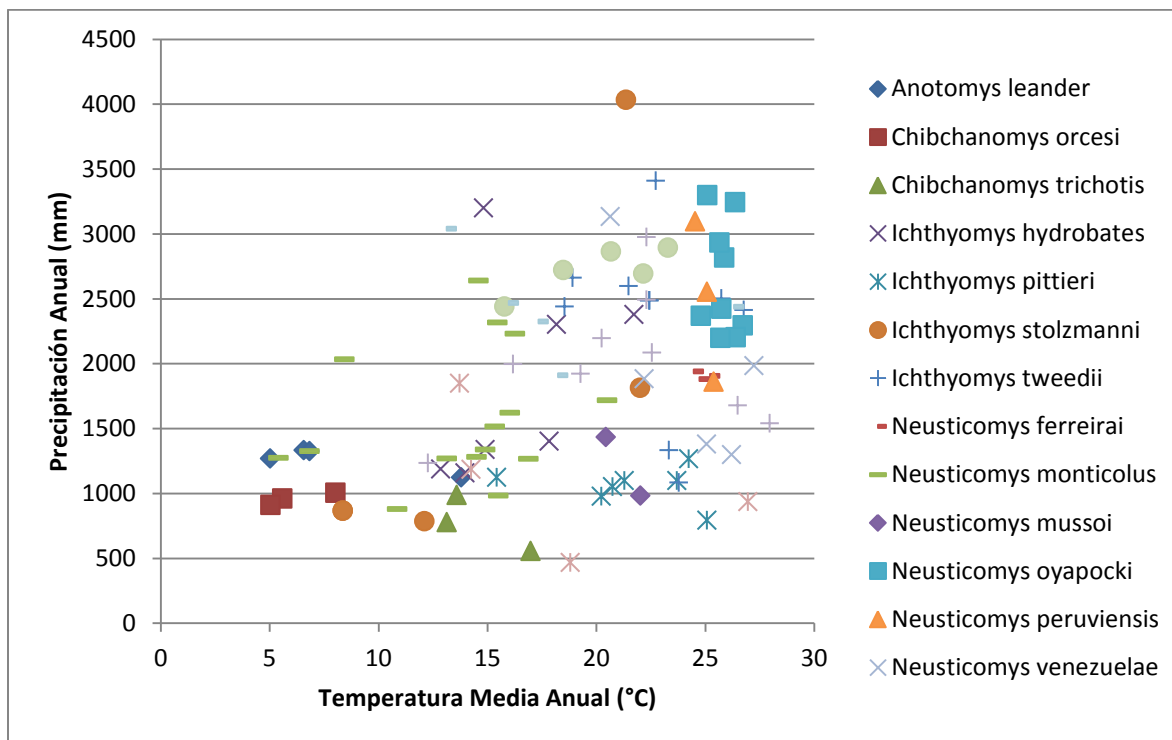


Figura 5. Representa los nichos bidimensionales de las diferentes especies de Ichthyomyine, con respecto a la precipitación anual y la temperatura media anual, sugerido por Scheldeman & van Zonneveld (2011).

En los nichos realizados se puede observar claramente las diferencias en la precipitación anual y en la temperatura media anual. Los nichos de *I. hydrobates*, *I. stolzmanni*, *I. tweedii* y *N. monticolus* son grandes en comparación las otras taxas, lo que indica que estas especies se han adaptado a un rango más amplio de ambientes. El nicho realizado de *I. pittieri* se limita a zonas de templadas a cálidas con precipitación anual baja (esta es una especie es endémica de la costa caribeña de Venezuela), y el nicho de *N. ferreirai* está limitado a ambientes más calientes y húmedos (especie endémica del centro norte de Brasil), lo que indica estas especies están bien adaptada a lugares con altos niveles de estrés ambiental (Scheldeman & van Zonneveld 2011).

La relevancia de usar DIVA-GIS es que se pueden extraer los datos de las 19 variables climáticas de las ubicaciones de los puntos de presencia, y luego se pueden seguir analizando esos datos mediante programas estadísticos e informáticos (Scheldeman & van Zonneveld 2011, Hijmans et al. 2012). Así, se calculó un nicho multivariado con las 19 variables climáticas para describir diferencias entre las especies mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), que brindó información adicional que no se pudo observar utilizando los de dos dimensiones únicamente.

Este análisis dio como resultado que el 71% de la contribución de las 19 variables bioclimáticas se encuentran en los valores propios F1 y F2. Esto nos indica cuales de estas contribuyen en mayor medida al modelo. Para esto al restar el valor máximo (14.949) de la media (5.263) obtenemos como derivación 9.686, lo que indica que las variables bioclimáticas más importantes



para el modelo son las que tienen valores iguales o mayores a 9.686 dentro de los valores propios F1 y F2 (7.4. Anexo 4).

Así, con lo antes expuesto podemos concluir que las variables más importantes para el modelo y que cumplen con la derivación no es la *Annual Mean Temperature* (BIO12), mientras que la *Annual Precipitation* (BIO1) apenas aparece en el séptimo puesto. Por lo tanto, las que si cumplen en orden de importancia son: la *Precipitación en el trimestre más seco* (BIO17), la *Precipitación en el período más seco* (BIO14), la *Estacionalidad de la precipitación* (Coeficiente de variación) (BIO15), el *Rango anual de temperatura* (suma de BIO5-BIO6) (BIO7), la *Temperatura promedio en el trimestre más seco* (BIO9), la *Temperatura mínima del período más frío* (BIO6), la *Temperatura promedio anual* (BIO1), la *Temperatura promedio en el trimestre más caluroso* (BIO10), la *Temperatura promedio en el trimestre más frío* (BIO11), la *Temperatura media en el trimestre más lluvioso* (BIO8) y la *Temperatura máxima del período más caliente* (BIO5).

Esto nos indica que las variables bioclimáticas *casi siempre* escogidas y propuestas por Scheldeman & van Zonneveld (2011), no necesariamente son las mejores, y como ya se dicho no son las más importantes al menos para la distribución de los ictiominos. Por esta razón, es necesario analizar las variables a utilizar en los modelos, tomando en cuenta siempre, que cada grupo o taxón supra específico tiene características propias y que las variables bioclimáticas pueden ser únicas incluso para cada especie. Más aun, el cabal escogitamiento de las variables con que vamos a trabajar, puede ser un factor fundamental en la validez y estabilidad de nuestros modelos, y sobre las decisiones adecuadas o no a los que estos nos pueden llevar (Graham & Hijmans 2006).

Finalmente, debemos tomar en cuenta que las variables bioclimáticas antes mencionadas no muestran o intervienen de igual manera para todas las 17 especies de ictiominos, más aun si consideramos los amplios rangos de distribución y las diferencias marcadas de un género a otro y de una especie a otra, como ya se pudo observar en los anteriores análisis. Por esta razón, es necesario analizar detalladamente las coordenadas de las observaciones y notar la posición en que cada especie está en el espacio con respecto a las demás (Figura 6, 7.4. Anexo 4).



Figura 6. Coordenadas de las especies de la tribu Ichthyomyine y su posición con respecto a cada una de las taxas.



Esta figura muestra que la mayoría de los registros 99 de las 17 especies de ictiominos se encuentran cercanos en el centro del plano cartesiano, lo que indica que las variables bioclimáticas escogidas pueden funcionar en casi todo los casos para determinar la distribución potencial. Sin embargo, también se puede notar que algunas localidades de registro no pueden ser necesariamente explicadas por estas condiciones climáticas. Más aun, la Figura 6 nos deja ver cuáles de los registros y especies tienen similitudes y podrían ser las que habitan en condiciones similares, agrupando sus características (coordenadas) y posibilidades para un análisis más minucioso. Siendo esta (PCA) una herramienta indispensable para el escogitamiento de las variables más acordes a cada taxa y a las características climáticas adecuadas para determinar el nicho realizado de cada especie.

4.3.2. Modelación de la distribución potencial de una especie

Maxent ha sido evaluado como un buen programa para hacer los análisis de modelación de distribución de especies (Graham & Hijmans 2006, Elith et al. 2006, Hernández et al. 2006). Es importante tener en cuenta que cuando un área geográfica presenta condiciones ambientales favorables para una especie, esto no necesariamente quiere decir que la especie efectivamente se encuentre presente en esta área. Las limitaciones a la dispersión debidas al sistema reproductivo de la especie y a barreras geográficas pueden evitar que una especie ocupe todas las áreas geográficas que presenten ambientes similares al de su nicho realizado. También es cierto que una especie puede no estar presente en áreas donde podría ocurrir, si su hábitat natural ha sido alterado por interferencia humana (Graham & Hijmans 2006, Scheldeman & van Zonneveld 2011).

Maxent generó un raster de la distribución potencial de los ictiominos, creando archivos grabados es un documento HTML que resume todos los resultados, presentando la tasa de omisión como una estadística que indica el rendimiento del modelo. La matriz *Omission and Predicted Area* consta de tres líneas. La *Omission on training samples* (línea azul) muestra las fracciones de los puntos de presencia ubicados por fuera del área potencial con base en el modelo de Maxent (*Fraction value*) por los valores del umbral de probabilidad (de bajo a alto) que limita el área predicha (*Cumulative threshold*). *Training samples* (muestras de entrenamiento) se usa como sinónimo de “puntos de presencia”. La *Fraction of background predicted* (línea roja) muestra las fracciones de los puntos de fondo (aleatorios) del área de estudio incluidos en el área predicha, usando diferentes umbrales acumulativos (*Cumulative thresholds*). La *Predicted omission* (línea negra) es una línea de referencia (Scheldeman & van Zonneveld 2011) (7.5. Anexo 5).

Si la línea azul (*Omission on training samples*) aparece bien abajo de la línea de referencia (*Predicted omission*), es posible que el modelo se haya sobreajustado (*overfitting*) por dependencia entre los puntos (Phillips 2009) (Figura 7, 7.5. Anexo 5).

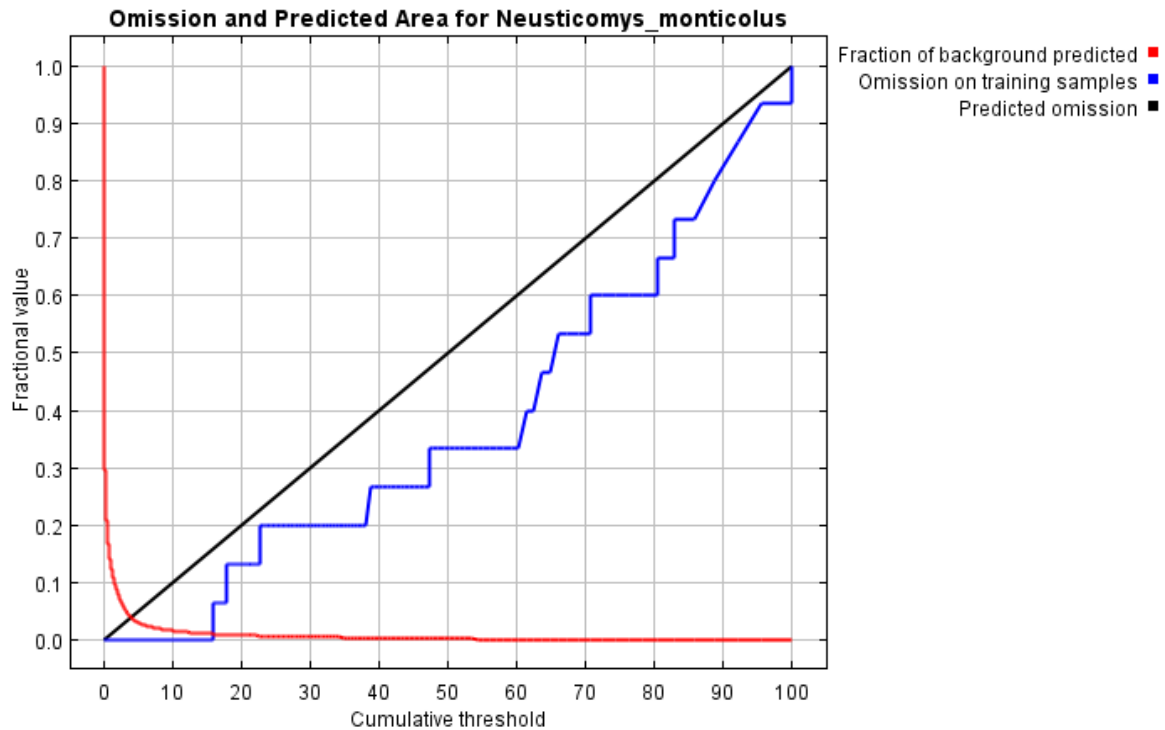


Figura 7. Tasa de omisión estadística de *Neusticomys monticolus* que indica el rendimiento del modelo. La matriz *Omission and Predicted Area* consta de tres líneas.

Uno de los parámetros utilizados para evaluar la capacidad de predecir de los modelos generados por Maxent es el Área por Debajo de la Curva (AUC, de su nombre en inglés) de la curva de Característica Operativa Relativa (ROC, de su nombre en inglés). La fracción del área predicha (*Fractional predicted area*) en el eje-x se refiere a la fracción del área total de estudio donde se está modelando la especie, mientras que la sensibilidad (*Sensitivity*) en el eje-y se refiere a la proporción de puntos de presencia dentro del área de ocurrencia predicha en relación con el número total de puntos de presencia (Phillips 2009). El AUC es equivalente a la probabilidad de que un punto de presencia seleccionado al azar esté ubicado en una celda del raster con un valor de probabilidad mayor para la ocurrencia de la especie que un punto de ausencia seleccionado al azar. La modelación de la distribución de especies en esta investigación incluye solamente puntos de presencia. Aun así, para poder calcular el AUC, Maxent reemplaza los puntos de ausencia con puntos del área de estudio generados aleatoriamente. El AUC se puede entonces interpretar como la mayor probabilidad de que un punto de presencia seleccionado aleatoriamente esté ubicado en una celda del raster con un alto valor de probabilidad para la presencia de la especie que un punto generado aleatoriamente (Phillips *et al.* 2006).

La mayor capacidad de predecir de un modelo generado por Maxent se alcanza cuando el AUC tiene un valor de 1. Este sería el caso si todos los puntos de presencia tienen una mayor probabilidad que los puntos generados aleatoriamente. En la práctica, ningún AUC será inferior a 0.5. En este caso, las celdas del raster en las que están ubicados los puntos de presencia no tienen

valores de probabilidad mayores que las celdas del raster donde están ubicados los puntos generados aleatoriamente y el modelo generado por Maxent no tiene ninguna capacidad de predecir. Esta situación se refleja en el gráfico en la línea de referencia *Random Prediction*. Araújo *et al.* (2005) recomiendan la siguiente interpretación del AUC para los modelos generados: Excelente si el $AUC > 0.90$; Buena si $0.80 < AUC < 0.90$; Aceptable si $0.70 < AUC < 0.80$; Mala si $0.60 < AUC < 0.70$; No válida si $0.50 < AUC < 0.60$. En el caso de este análisis, el AUC para todas las especies de ictiominos se presenta en la Tabla 3 (Figura 8, 7.6. Anexo 6).

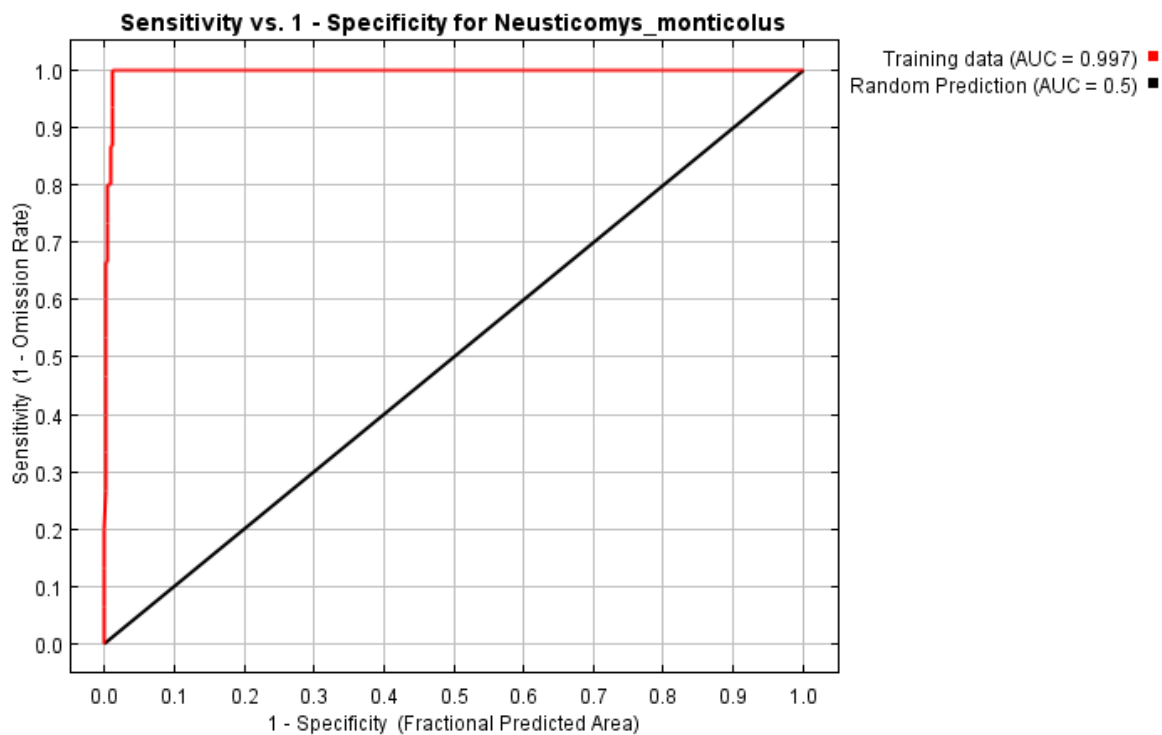


Figura 8. Sensibilidad del área de ocurrencia predicha de la especie *Neusticomys monticolus* que indica el rendimiento del modelo AUC.



Tabla 3. Capacidad de predicción del modelo de distribución potencias para las 17 especies de ictiominos. Incluye la media y desviación estándar que para este caso en mínima.

Especies Ichthomyine	Training Data AUC	Random Prediction AUC
<i>Anotomys leander</i> *	0.999	0.5
<i>Chibchanomys orcesi</i> *	1.000	0.5
<i>Chibchanomys trichotis</i>	0.998	0.5
<i>Ichthyomys hydrobates</i>	0.990	0.5
<i>Ichthyomys pittieri</i> *	0.992	0.5
<i>Ichthyomys stolzmanni</i>	0.966	0.5
<i>Ichthyomys tweedii</i>	0.991	0.5
<i>Neusticomys ferreirai</i> *	0.981	0.5
<i>Neusticomys monticolus</i>	0.997	0.5
<i>Neusticomys mussoi</i> *	0.988	0.5
<i>Neusticomys oyapocki</i>	0.972	0.5
<i>Neusticomys peruviansis</i> *	0.989	0.5
<i>Neusticomys venezuelae</i>	0.823	0.5
<i>Rheomys mexicanus</i> *	0.884	0.5
<i>Rheomys raptor</i>	0.995	0.5
<i>Rheomys thomasi</i>	0.961	0.5
<i>Rheomys underwoodi</i>	0.990	0.5
Media Aritmética	0.972	0.500
Desviación Estándar	0.047	0.000

* especies endémicas

Esta muestra que la mayoría de las especies de ratas y ratones pescadores presentan un AUC (Training Data) es excelente, aunque alguno puede exceder el límite. Mientras que solo los modelos de *N. venezuelae* y *R. mexicanus* tienen una sensibilidad buena. Indicando un alto valor de probabilidad de predicción del modelo en general para todas las especies.

Sin embargo, cuando el tamaño del área de ocurrencia predicha (modelada), en comparación con el área total del estudio, sea bajo, valores altos de AUC no necesariamente estarán reflejando un buen rendimiento del modelo sino que pueden ser producto de las características de la estadística del AUC. La Tabla 4 ilustra cómo se pueden usar los umbrales para limitar el área de distribución potencial de una especie.

Para este análisis se usó el umbral *10 percentile training presence*: el valor de probabilidad en el que el 90% de los puntos de presencia estarán dentro del área potencial. El 10% restante de los puntos que caen por fuera del área potencial son aquellos con un ambiente atípico, no incluido dentro de los límites del nicho realizado. Para este análisis, seleccionamos el *Logistic threshold* (Scheldeman & van Zonneveld 2011).



Tabla 4. Probabilidad de distribución de acuerdo al nicho realizado usando en umbral 10 percentile training presence. Incluye la media y desviación estándar que para este caso es bastante alta.

Especies Ichthomyine	Logistic threshold
<i>Anotomys leander</i> *	0.412
<i>Chibchanomys orcesi</i> *	0.557
<i>Chibchanomys trichotis</i>	0.667
<i>Ichthyomys hydrobates</i>	0.191
<i>Ichthyomys pittieri</i> *	0.452
<i>Ichthyomys stolzmanni</i>	0.519
<i>Ichthyomys tweedii</i>	0.313
<i>Neusticomys ferreirai</i> *	0.618
<i>Neusticomys monticolus</i>	0.248
<i>Neusticomys mussoi</i> *	0.520
<i>Neusticomys oyapocki</i>	0.279
<i>Neusticomys peruviansis</i> *	0.611
<i>Neusticomys venezuelae</i>	0.411
<i>Rheomys mexicanus</i> *	0.514
<i>Rheomys raptor</i>	0.626
<i>Rheomys thomasi</i>	0.293
<i>Rheomys underwoodi</i>	0.350
Media Aritmética	0.446
Desviación Estándar	0.148

* especies endémicas

La solidez o la posibilidad de transferir el modelo es relevante cuando se predicen las áreas de distribución potencial por fuera de la distribución observada o cuando se usan diferentes escenarios climáticos (Scheldeman & van Zonneveld 2011). Esto nos indica que la mayoría de los sitios tienen una probabilidad inferior al umbral con condiciones climáticas poco apropiadas para la ocurrencia de la especie. Entre más alto sea el umbral, más restringidas las áreas de distribución potencial (Hijmans et al. 2012). No se dispone de un valor de umbral estándar y es necesario definir este parámetro (Scheldeman & van Zonneveld 2011, Hijmans et al. 2012). Pero como se puede notar solo *I. hydrobates* se acerca al umbral con condiciones climáticas apropiadas para la ocurrencia de esta especie, lo que nuevamente nos indica que quizá las variables bioclimáticas que más contribuyen en la construcción del modelo no son las adecuadas para determinar la distribución potencial de esta tribu, como ya los determinó el PCA y que las variables escogidas por Maxent para cada una de las especies deberían ser examinadas y escogidas luego de un análisis estadístico más profundo (7.7. Anexo 7).

Con lo antes expuesto se presentan los modelos de distribución potencial preparados y presentados en el software libre Maxent, con los datos históricos de presencia obtenidos de varias fuentes (Figura 9).

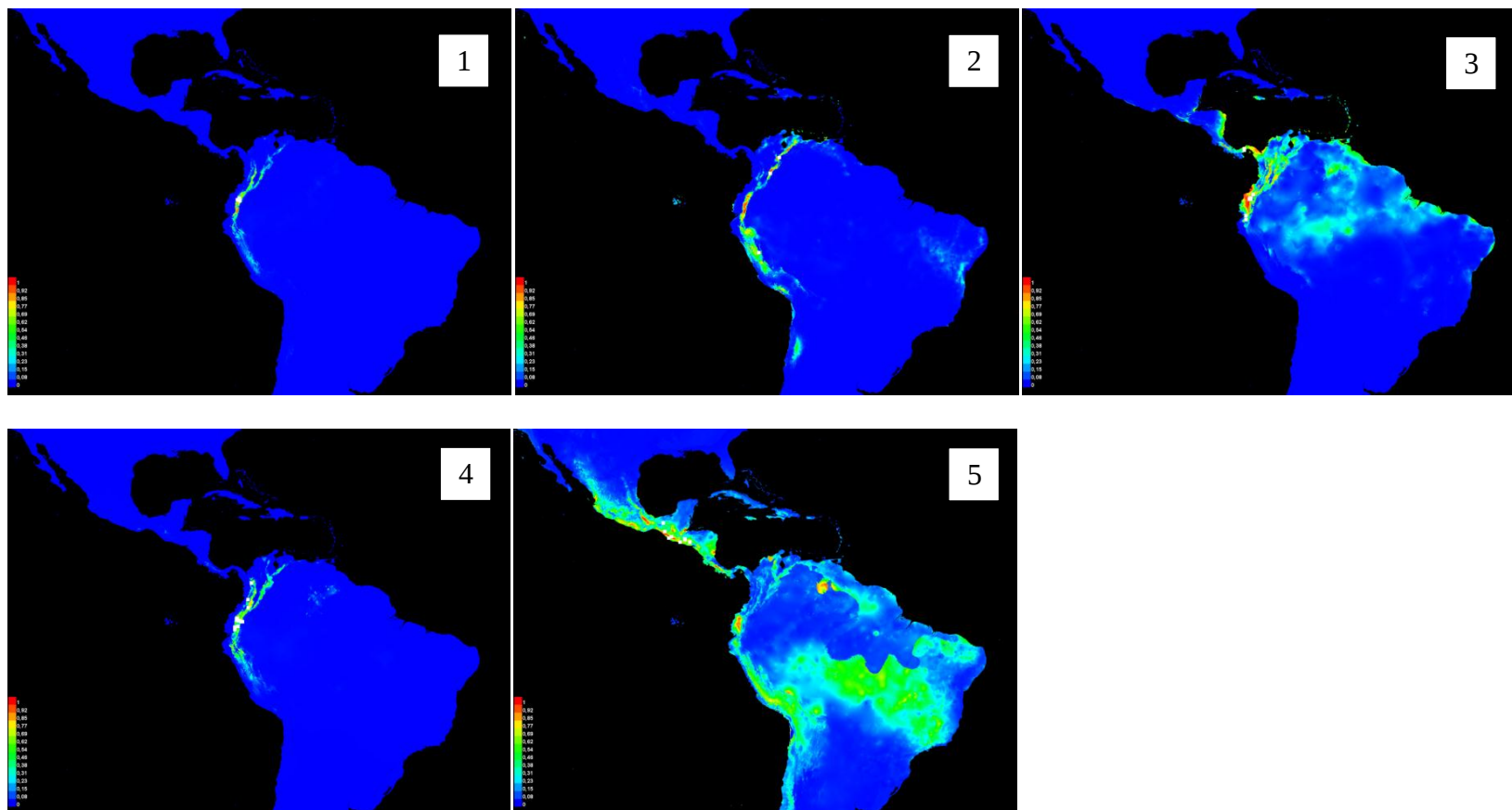


Figura 9. Modelos de distribución potencial preparados en el software libre Maxent, con los datos históricos de presencia obtenidos de varias fuentes, de un representante de los cinco géneros con base en las 19 variables bioclimáticas. 1 *Anotomys leander**; 2 *Chibchanomys trichotis*; 3 *Ichthyomys tweedii*; 4 *Neusticomys monticolus*, 5 *Rheomys thomasi*; *especies endémicas.



La modelación de distribución de especies realizada con Maxent completa la distribución observada y, en este caso, enfatiza los vacíos de conocimiento existentes. Esto quiere decir que se deben estudiar más las áreas vacantes para poder determinar la ubicación de las poblaciones de los ictiominos y definir estrategias de conservación para estas especies (Scheldeman & van Zonneveld 2011). Esto tomando en cuenta que mientras más cerca de 1 (rojo) mayor es la probabilidad de presencia de la especie y más cerca de 0 (azul) menor es la probabilidad. Siendo las zona blancas donde se encontraban lo los registros históricos para cada taxa.

Es muy probable que la especie no ocupe todas las áreas de distribución potencial representadas por el modelo porque la dispersión de la especie está limitada por su sistema de reproducción, y la presencia de barreras geofísicas y climáticas. Así, este enfoque puede reflejar adecuadamente los factores que limitan la dispersión, debido al sistema de reproducción de la especie, pero no resolverá el problema de las barreras geofísicas y climáticas, que pueden estar inesperadamente cerca de los puntos de presencia representados (Scheldeman & van Zonneveld 2011, Hijmans et al. 2012).

Así, que para *Anotomys leander*, *Chibchanomys trichotis*, *Ichthyomys tweedii*, *Neusticomys monticolus* y *Rheomys thomasi*, obtenemos varias diferencias en sus distribuciones potenciales, generando mapas de distribución bastante coherentes con los datos de presencia con que se corrió los modelos para las cuatro primeras especies. Sin embargo, para el caso de *R. thomasi* se puede notar altas probabilidades de distribución en Sudamérica. Tomando en cuenta que esta especie ha sido registrada solo en Guatemala, El Salvador y Panamá, pero sin dejar pensar que el género *Rheomys* descende de una sola invasión de América del Sur hacia Centro América (Voss 1988, Jenkins y Barnett 1997).

Con todo esto, podemos obtener la distribución potencial de la tribu Ichthyomyine tomando en cuenta las 19 variables bioclimáticas del BioClim mediante el método propuesto por Scheldeman & van Zonneveld (2011) para Maxent. Extendiendo el área conocida de distribución a países vecinos de los registros originales como Nicaragua, Belice en Centro América, Surinam en Sur América e inclusive a países como Chile y Bolivia donde no se ha registrado a este taxón supra específico. Más aun se puede notar un considerable aumento de distribución en los países donde se ha registrado esta tribu en comparación con lo estimado por los expertos consultados por la TLWP (1996) <http://tolweb.org/> y la UICN (2012) <http://www.iucnredlist.org/> (Figura 10).

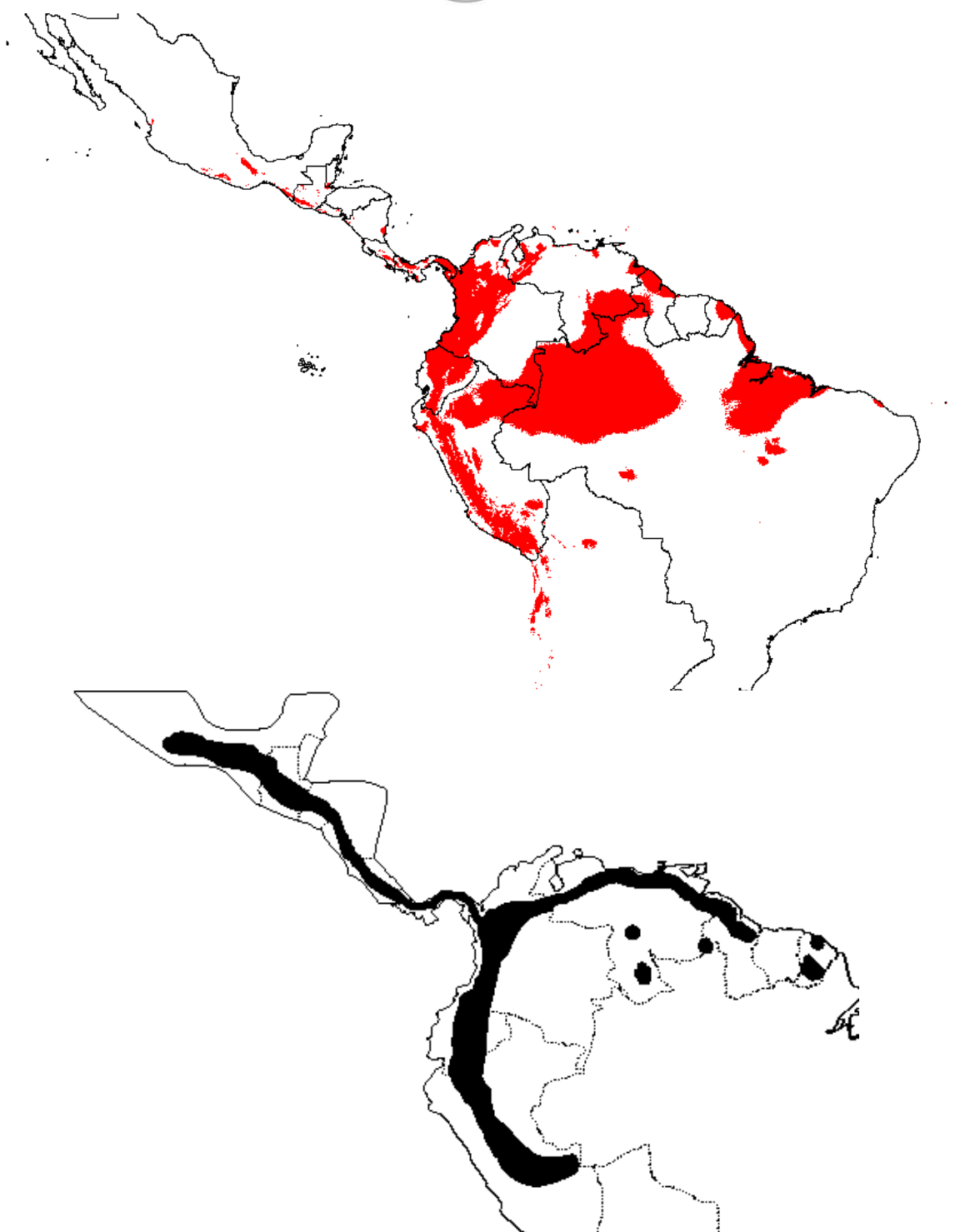


Figura 10. Arriba en rojo Modelos de distribución potencial preparados en el software libre Maxent, con los datos históricos de presencia obtenidos de varias fuentes, de la tribu Ichthyomyine con base en las 19 variables bioclimáticas. Abajo en negro Mapa de distribución estimada de las ratas y ratones pescadores extraído de TLWP (1996) <http://tolweb.org/> y UICN (2012) <http://www.iucnredlist.org/>.



4.4. Distribución Potencial Actual / Distribución potencial mediante la Adecuación del Hábitat y Distribución de las Especies

Para el mapeo de la adecuación del hábitat, las variables usadas se relacionan en gran medida con los datos bioclimáticos. Las variables que deberían usarse para el modelamiento de la distribución de especies deberían ser elegidas en el contexto de las especies a modelar. Por lo general se incluye variables relacionadas con la disponibilidad estacional e interanual de energía y agua (Eastman 2009). Así, para los siguientes análisis se utilizaron las seis variables más importantes para el modelo obtenidas en el PCA. Descritas en el Análisis del nicho realizado de una especie (ítem 4.3.1.) y que cumplen con la derivación del análisis multivariado, en orden de importancia: *Precipitación en el trimestre más seco* (BIO17), *Precipitación en el período más seco* (BIO14), *Estacionalidad de la precipitación* (Coeficiente de variación) (BIO15), *Rango anual de temperatura* (suma de BIO5-BIO6) (BIO7), *Temperatura promedio en el trimestre más seco* (BIO9) y *Temperatura promedio anual* (BIO1). La *Temperatura mínima del período más frío* (BIO6) que sería la sexta variable fue remplazada por BIO1, ya que BIO7 es la suma de BIO5 y BIO6 y la inclusión de esta (BIO6) podría ocasionar un solapamiento de la misma información, presentando información errónea o sobre estimada (Gómez & Barredo 2005).

4.4.1. Datos de Presencia: Tipicidad de Mahalanobis

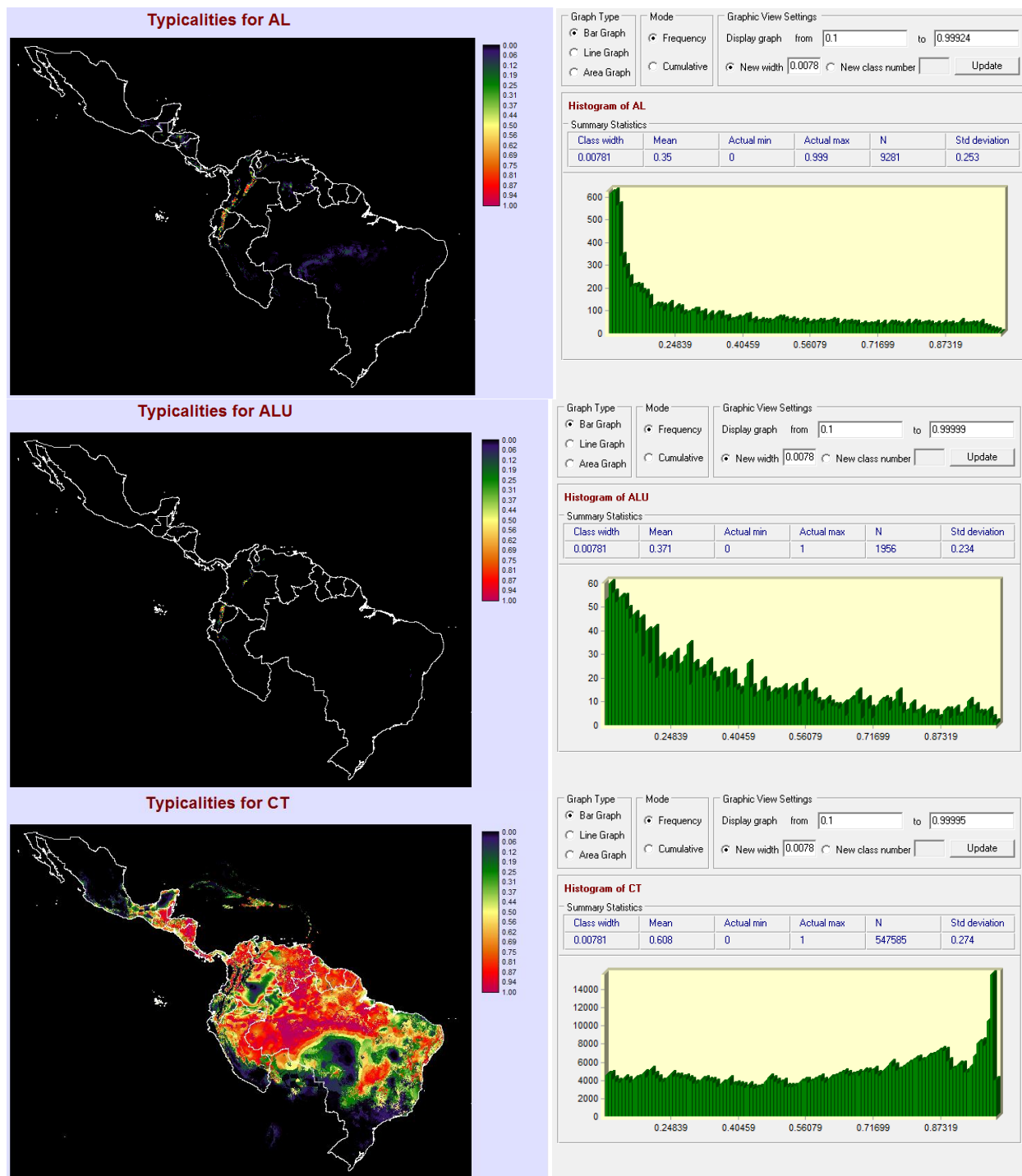
Un recurso importante en el análisis de la biodiversidad para la planificación de la conservación es el uso de polígonos de presencia de especies desarrollados sobre la base de registros históricos. Sin embargo, se sabe que estos polígonos contienen omisiones e imprecisiones en sus límites. El uso de herramientas desarrolladas recientemente en el SIG IDRISI y un procedimiento que se ha desarrollado mediante mapas de confianza son elementos que pretenden generar áreas de distribución coherente (Eastman & Sangermano 2012).

La tipicidad Mahalanobis expresa el grado en el que los valores de un conjunto de variables ambientales son típicos para la distribución de un taxón específico. Se derivan de la distancia de Mahalanobis y representa la probabilidad de que cualquier ubicación tenga una distancia de Mahalanobis mayor o igual a la observada en el lugar de interés (Eastman 2009, Eastman & Sangermano 2012).

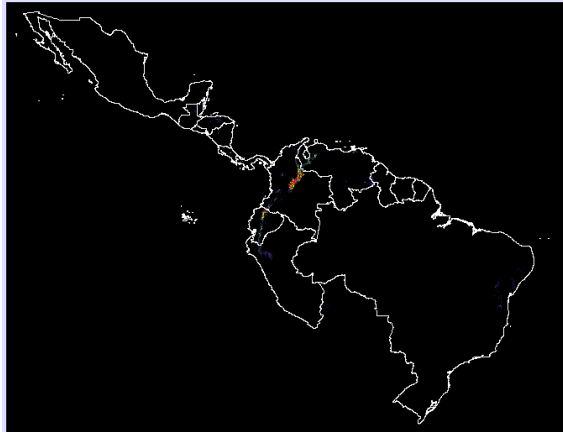
La distancia de Mahalanobis es conocida por tener una distribución de probabilidad χ^2 con grados de libertad igual al número de variables independientes menos uno. La Tipicidad Mahalanobis es entonces la probabilidad de cola bajo la curva χ^2 interceptado por la distancia de Mahalanobis (Eastman 2009, Eastman & Sangermano 2012).

Por lo tanto, el análisis de la distribución potencial de las 17 especies de ictiominos empleando la distancia de Mahalanobis, se generó usando dos tipos de polígonos para cada especie. El primer polígono fue generado mediante un buffer de los trazos individuales obtenidos en el análisis panbiogeográfico (ítem 4.2.1.) de cada taxa. Así, se creó áreas de distribución potencial utilizando como base esta herramienta de biogeografía histórica. El segundo polígono fue

obtenido de las distribuciones potenciales UICN (2012), desarrolladas por expertos de cada grupo y país, y publicadas en <http://www.iucnredlist.org/>. Con estas superficies se modeló dos distribuciones potenciales de cada especie de ictiominio para el área de estudio y se obtuvo su respectivo histograma de frecuencias con sus medias y desviaciones estándar (Figura 11, 7.8. Anexo 8).



Typicalities for CTU



Graph Type: ☒ Bar Graph ☐ Line Graph ☐ Area Graph

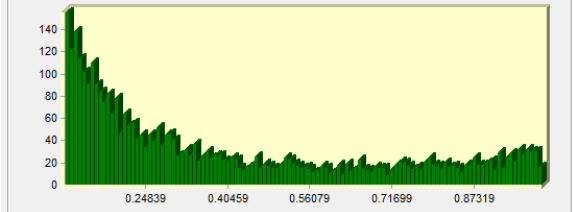
Mode: ☒ Frequency ☐ Cumulative

Graphic View Settings: Display graph from 0.1 to 0.99987

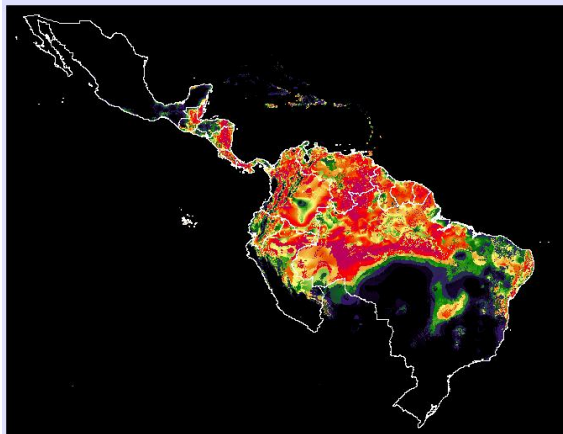
☒ New width 0.0078 ☐ New class number

Histogram of CTU

Summary Statistics					
Class width	Mean	Actual min	Actual max	N	Std deviation
0.00781	0.402	0	1	3663	0.283



Typicalities for IT



Graph Type: ☒ Bar Graph ☐ Line Graph ☐ Area Graph

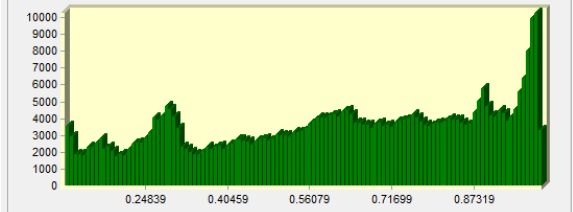
Mode: ☒ Frequency ☐ Cumulative

Graphic View Settings: Display graph from 0.1 to 1

☒ New width 0.0078 ☐ New class number

Histogram of IT

Summary Statistics					
Class width	Mean	Actual min	Actual max	N	Std deviation
0.00781	0.62	0	1	405523	0.264



Typicalities for ITU



Graph Type: ☒ Bar Graph ☐ Line Graph ☐ Area Graph

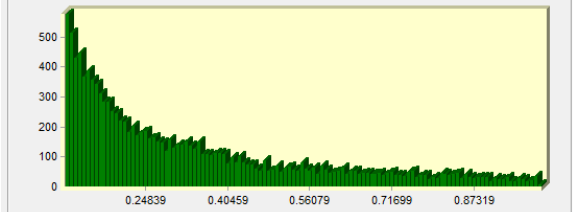
Mode: ☒ Frequency ☐ Cumulative

Graphic View Settings: Display graph from 0.1 to 0.99986

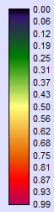
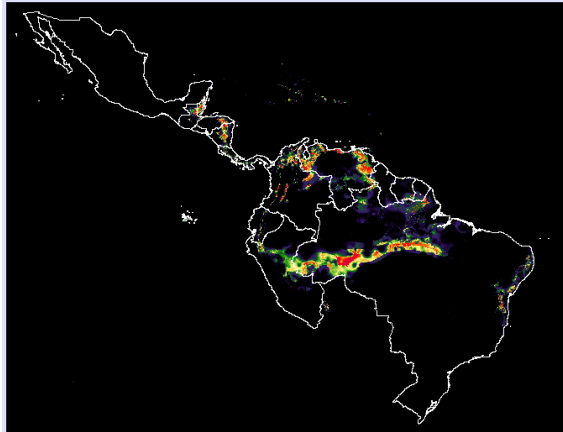
☒ New width 0.0078 ☐ New class number

Histogram of ITU

Summary Statistics					
Class width	Mean	Actual min	Actual max	N	Std deviation
0.00781	0.336	0	1	12228	0.229



Typicalities for NMU



Graph Type: ☒ Bar Graph ☐ Line Graph ☐ Area Graph

Mode: ☒ Frequency ☐ Cumulative

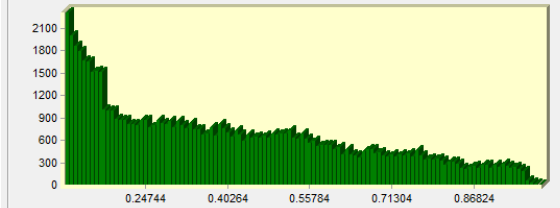
Graphic View Settings: Display graph from 0.1 to 0.99372

☒ New width 0.0077 ☐ New class number

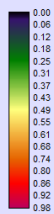
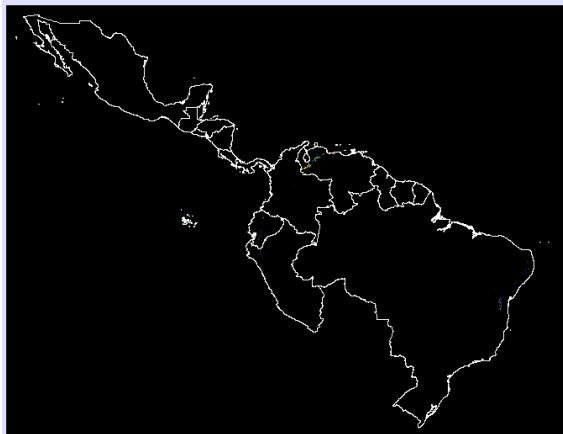
Histogram of NMU

Summary Statistics

Class width	Mean	Actual min	Actual max	N	Std deviation
0.00776	0.404	0	0.994	72921	0.237



Typicalities for NMUU



Graph Type: ☒ Bar Graph ☐ Line Graph ☐ Area Graph

Mode: ☒ Frequency ☐ Cumulative

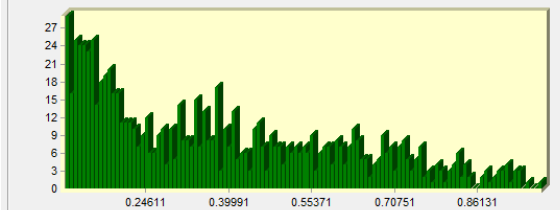
Graphic View Settings: Display graph from 0.1 to 0.98392

☒ New width 0.0076 ☐ New class number

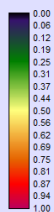
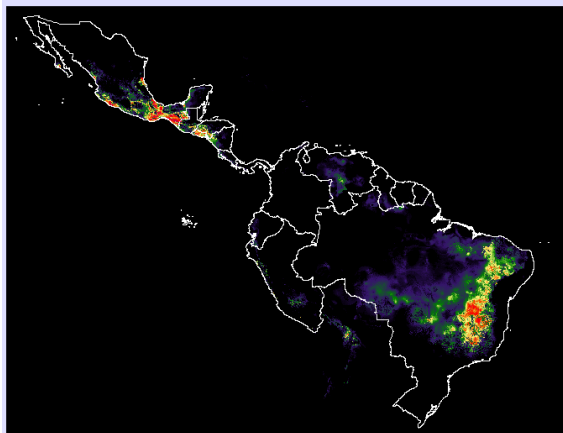
Histogram of NMUU

Summary Statistics

Class width	Mean	Actual min	Actual max	N	Std deviation
0.00769	0.385	0	0.984	868	0.23



Typicalities for RM



Graph Type: ☒ Bar Graph ☐ Line Graph ☐ Area Graph

Mode: ☒ Frequency ☐ Cumulative

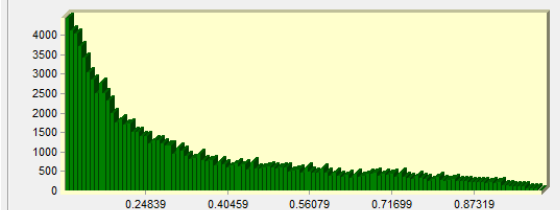
Graphic View Settings: Display graph from 0.1 to 0.99966

☒ New width 0.0078 ☐ New class number

Histogram of RM

Summary Statistics

Class width	Mean	Actual min	Actual max	N	Std deviation
0.00781	0.329	0	1	97318	0.222



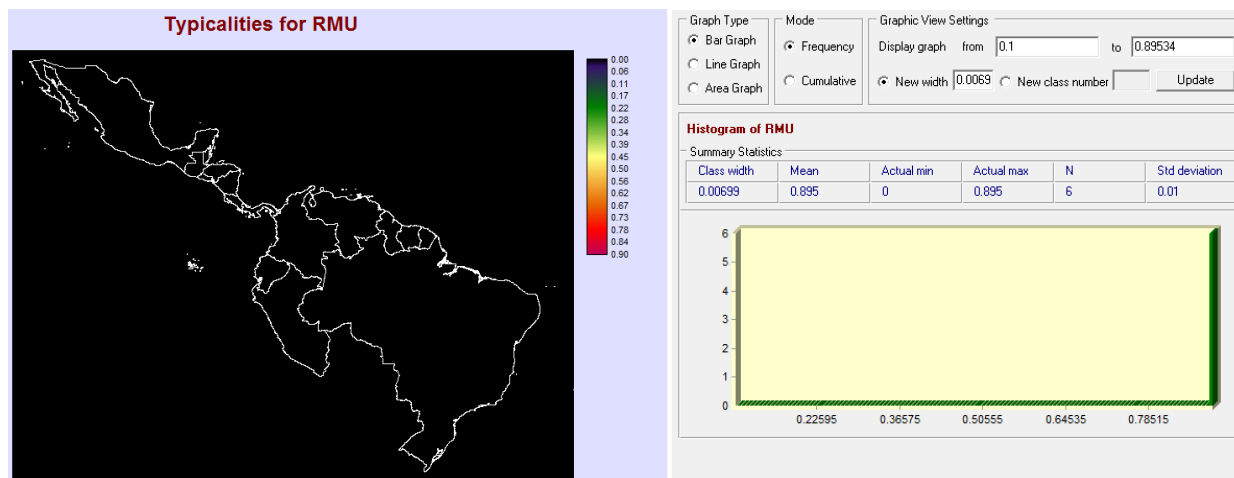


Figura 11. Modelos de distribución de cinco especies representativas de los cinco géneros de la tribu Ichthyomyine, generados con los polígonos de los trazos individuales y de la UICN.

Este procedimiento tiene ventajas significativas para el tratamiento automatizado de los polígonos de las especies. El parámetro más sensible es el umbral que se utiliza en la creación de un polígono endurecido por tipicidades continuas. Además, el procedimiento proporciona un proceso eficaz para la detección post-modelado de los resultados y la selección de los umbrales alternativos. Así, este módulo proporciona una poderosa herramienta de modelado con grandes conjuntos de datos (Eastman & Sangermano 2012). Por lo tanto, en esta investigación se pudo obtener los modelos para 14 especies (excepto *C. orcesi*, *I. stolzmanni* y *N. peruviansis*) de las 17 en estudio. Esto debido posiblemente a que IDRISI no funcionó con estas taxas que tienen todos los valores negativos en sus coordenadas geográficas. Además, solo se pudo generar el modelo de *N. ferreirai* con el polígono construido con los trazos individuales de esta especie, posiblemente ya que los polígonos de la UICN eran bastante dispersos.

Al comparar los modelos con los diferentes polígonos se puede notar que en su mayoría las distribuciones presentan una mayor estabilidad de los datos con la información obtenida en la UICN. Sin embargo, en el caso de *A. leander* la composición de los datos con el polígono generado con los trazos individuales muestran una mejor ordenación, esto debido a que el polígono es más estable en este caso y posiblemente más apegado a la realidad. Más aun, en el caso de *R. mexicanus*, a pesar de que esta especie es endémica de México el modelo presenta datos en el Brasil, pero la curva de distribución de los datos es bastante lógica en el caso de los trazos individuales, mientras que con la información de la UICN no se obtuvo ningún moldeamiento (modelo vacío), otra vez esto debido a la dispersión de los polígonos. Así, debemos tomar en cuenta que las opciones específicas disponibles dependen de la naturaleza de los datos de entrenamiento, debiéndose suponer que la distribución implícita de la especie es normal con respecto a las gradientes ambientales, aunque este módulo se desempeña razonablemente aún con datos moderadamente desvirtuados (Eastman 2009).

Por lo tanto, el resultado se da en forma de probabilidades típicas, expresando cuán típico es el píxel de los ejemplos sobre el que fue entrenado. Por eso, un valor de 1.0 indicará una ubicación idéntica a la media de las condiciones ambientales que eran evidentes en los datos de



entrenamiento. Sin embargo, hay que tener cuidado con la interpretación de tipicidades bajas, debido a que las tipicidades expresan toda la gama de variabilidad, así una tipicidad baja puede ser inusual, pero sigue siendo una ubicación legítima que es parte del espacio vital de la especie (Eastman 2009).

4.4.2. MCE - Sin Datos de Entrenamiento

Las técnicas de evaluación multicriterio han sido ampliamente aplicadas en la asignación de zonas ambientalmente importantes, destacándose varios procesos innovadores en el desarrollo de modelos normativos. Dichos modelos han sido implementados contando con una cantidad considerable de factores, que nos han permitido incluir criterios de sostenibilidad (Plata et al. 2010).

La teoría de la decisión y los métodos de MCE que ella concierne no están completamente desarrollados en el campo de los SIG, lo cual produce cierta problemática para definir los elementos pertenecientes a dichos métodos (Gómez & Barredo 2005). Por lo tanto, la opción Multi-Criteria Evaluation (Evaluación Multi-Criterio) está diseñada para casos donde los datos de entrenamiento no se encuentran disponibles pero en los cuales hay estudios disponibles para guiar el desarrollo de un mapa de adecuación o distribución por medio de una evaluación multicriterio (Eastman 2009). Así, el primer paso en el análisis fue convertir cada una de las variables ambientales en factores. La diferencia entre estos dos elementos es que una variable no tiene escala con respecto al modelo, mientras que un factor tiene una escala numérica especial que usa un procedimiento que está directamente relacionado con la expresión de la adecuación. En la transición de la evaluación multi-criterio, este proceso es conocido como *estandarización*, pero en realidad lo que uno hace es remodelar los datos en una expresión de pertenencia en el grupo difuso de terrenos adecuados (Eastman 2009).

Las opciones de agrupación indican cómo se combinarán los factores para crear un solo mapa de adecuación. La opción que se usó es la combinación lineal ponderada (WLC), la cual es apropiada cuando desea que los factores se intercambien (es decir, para permitir que las cualidades pobres sean compensadas con cualidades buenas) (Eastman 2009). La ecuación utilizada para este paso es la siguiente (1) (Gómez & Barredo 2005).

$$R_i = \sum_k w_k r_{ik} \quad (1)$$

Dónde:

R_i es el nivel de adecuación de la alternativa i

w_k es el peso del criterio j

r_{ik} es el valor ponderado de la alternativa i en el criterio k .

Con este análisis se pudo obtener el modelo de asignación óptima usando las seis variables bioclimáticas escogidas en el Análisis del nicho realizado (ítem 4.3.1.). El establecimiento de las zonas de mayor importancia, a través de la metodología planteada, permite identificar las superficies naturales donde es posible la potencial evolución y desarrollo de las especies de ictiominos y sus ecosistemas naturales. Estas zonas identificadas se sitúan donde las condiciones medio ambientales deberían ser las óptimas para esta tribu (Figura 12).

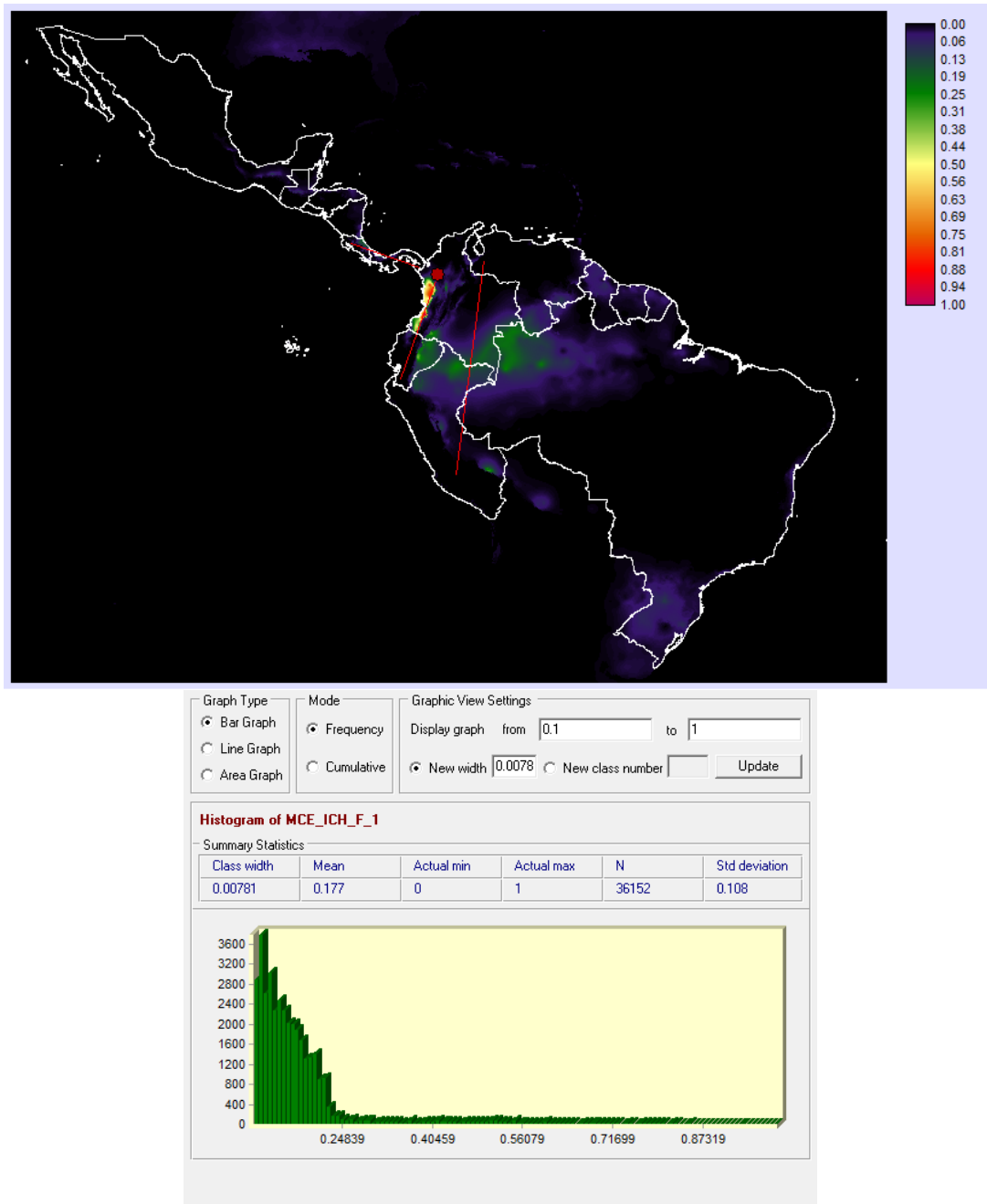


Figura 12. Modelo de asignación óptima de la tribu Ichthyomyiina, incluyendo el histograma de dispersión de datos. En rojo los trazos generalizados y el nodo de dispersión histórica.



Este modelo muestra la zona óptima para el desarrollo de este taxón supra específico, el cual es coherente con los trazos generalizados y nodo generado en esta investigación sugiriendo que las especies de ictiominos tienen un ancestro común de América del Sur, como ya fue mencionado en el análisis panbiogeográfico. Esto tomando en cuenta que la configuración de ciertos patrones biogeográficos puede deberse simplemente a una propiedad estadística del sistema, sin tomar en cuenta los procesos determinísticos de cuál fue su naturaleza (Vargas 1992).

4.5. Correlación y comparación de resultados de los modelos de dispersión histórica y distribución potencial

Para predecir hechos de distinta naturaleza a los observados, o en diferentes condiciones, es necesario efectuar deducciones a partir de teorías generales (Real & Ramírez 1992). Por lo tanto, un mapa de distribución debe reflejar siempre la calidad de la información en la que se basa y no pretender dar un grado de precisión superior al que los datos permiten (Palomo & Antúnez 1992).

El concepto de área de distribución se utiliza para referirse a la superficie territorial ocupada por un taxón. De un modo práctico es la distribución sobre un mapa del conjunto de localidades donde se ha identificado una determinada especie (Margalef 1974). Sin embargo, ninguna especie ocupa un área totalmente continua, ya que el territorio está enmarcado por los límites de distribución de una especie, existiendo zonas ocupadas como zonas donde la especie está ausente (Antúnez & Mendoza 1992).

De este modo, una representación continua sobre un mapa resulta, en la mayoría de los casos, es un procedimiento demasiado simple para describir y caracterizar apropiadamente la distribución geográfica de una especie (Antúnez & Mendoza 1992).

Con todo esto, al comparar los cuatro grandes análisis desarrollados en esta investigación, y utilizando a las dos especies con distribuciones más certeras y mejor evaluadas por los modelos. Además que *Anotomys leander* es endémica del Ecuador con una distribución conocida restringida y *Neusticomys oyapocki* tiene una distribución mucho más amplia. Así podemos analizar las similitudes y diferencias para establecer la capacidad de asignación de la dispersión histórica y distribución potencial por parte de los programas y sus módulos. Más aun, es necesario anotar que para este análisis se usó el modelo generado con los trazos individuales en IDRISI, para poder comparar los modelos con los mismos datos de entrada, desechando los modelos generados con los datos de la UICN. Además, se debe recordar que para el mapa construido en DIVA las variables bioclimáticas más importantes fueron (BIO5, BIO3, BIO4, BIO7, BIO10, BIO15, BIO9, BIO16, BIO8, respectivamente en orden de importancia); mientras que el modelo en IDRISI fue generado con (BIO17, BIO14, BIO15, BIO7, BIO9 y BIO1, respectivamente en orden de importancia), esto tomando en cuenta el análisis (PCA) antes desarrollado y a que IDRISI funciona mejor con máximo siete variables (Gómez & Barredo 2005, Eastman 2009).

Así, se puede notar para el caso de *A. leander* que las distribuciones potenciales generadas por DIVA e IDRISI son similares y corresponden a la zona de distribución histórica. Pero menos extensa hacia al sur para el caso de DIVA y más marcada hacia el norte en el modelo de IDRISI. Siendo aquí el modelo de IDRISI el más coherente debido a que esta especie ha sido registrada solo en el norte del Ecuador, teniendo mayor probabilidad de estar distribuida en el sector del Chocó biogeográfico. Tomando en cuenta además que el mapa de nicho realizado (punto en amarillo) está localizado en el norte del Ecuador. Sin embargo, el modelo de IDRISI, muestra una leve posibilidad de distribución en centro norte de Brasil, lo cual evidentemente es un error y demuestra una debilidad del modelo. Más aun, se puede observar también algunos rastros de distribución en el sur de Venezuela y en Centro América, indicando la obtención de información errónea por parte de este análisis (Figura 13).

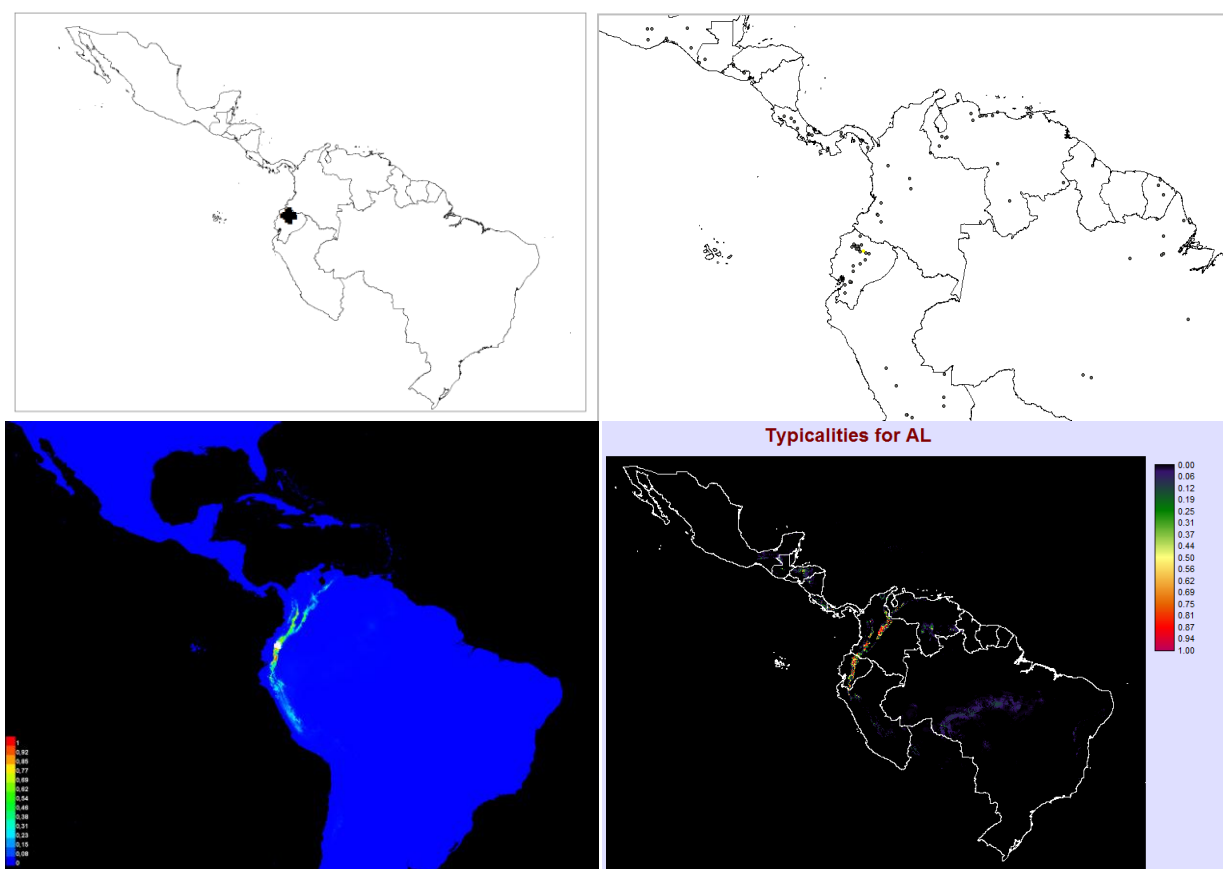


Figura 13. Dispersión histórica y distribución potencial actual de *Anotomys leander* generada por los tres modelos construidos en este estudio.

Para el caso de *N. oyapocki* las distribuciones potenciales generadas por DIVA e IDRISI son mucho más disimiles, correspondiendo a la zona de distribución histórica mayormente el modelo generado en IDRISI. Mostrando una distribución leve en la zona de Colombia y Ecuador para el caso de DIVA. Siendo aquí algo más coherente el moldeamiento generado en IDRISI. Más aun, este modelo (IDRISI) muestra una mayor posibilidad de distribución en centro norte de Brasil, lo cual es coherente con los registros históricos de esta taxa. Siendo análogo con la localización del

nicho realizado generado para esta especie. Sin embargo, se puede observar en el mapa de IDRISI algunos rastros de distribución en el sur de Brasil, indicando la obtención de información errónea por parte de este análisis (Figura 14).

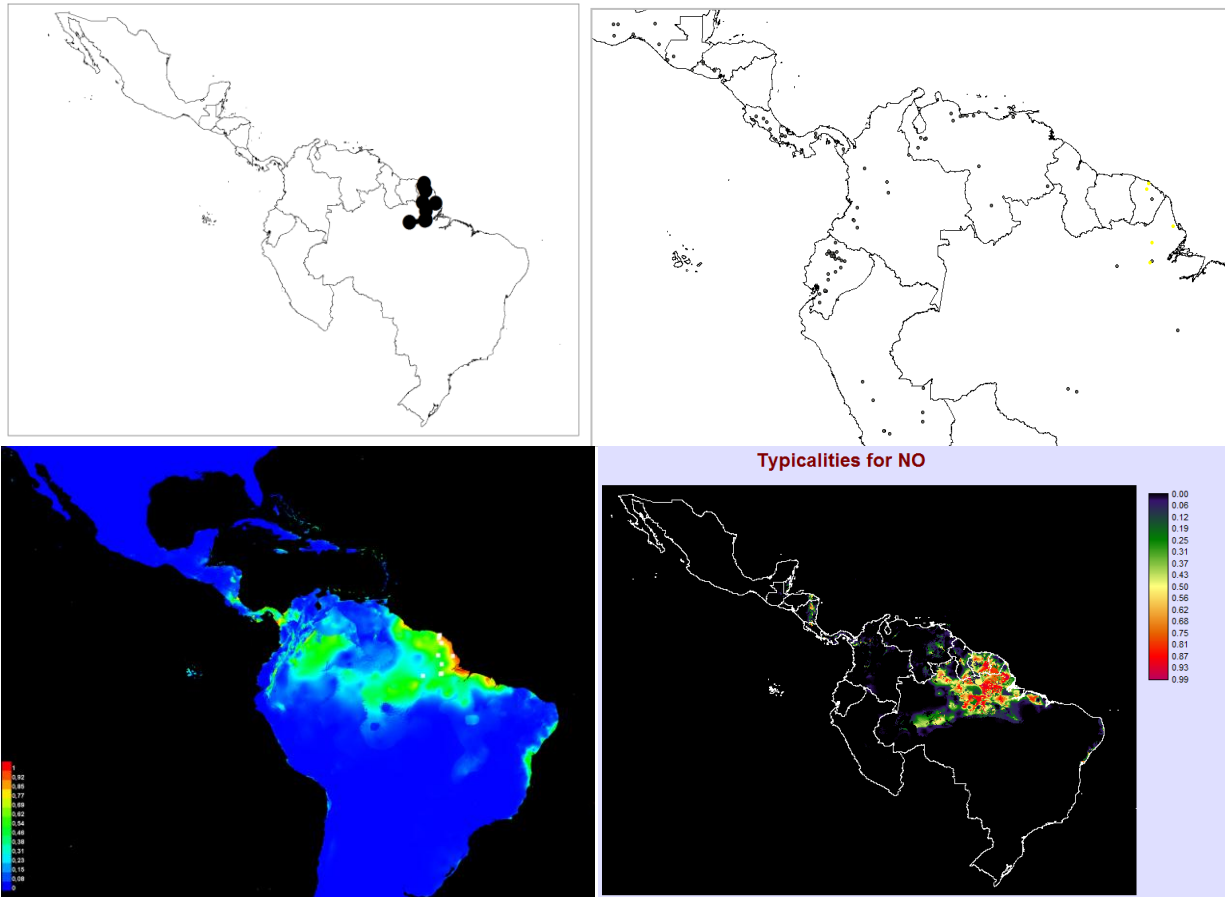


Figura 14. Dispersión histórica y distribución potencial actual de *Neusticomys oyapocki* generada por los tres modelos construidos en este estudio.

Con todo esto, es necesario analizar con prudencia estos resultados, debido a que los modelos presentan pros y contras, y que las técnicas y variables bioclimáticas para el caso de DIVA e IDRISI-Maxent, si bien son las mismas no fueron usadas de la misma forma. Siendo un buen referente de comparación el análisis de nicho realizado. Tomando en cuenta, que el análisis de los procesos no son iguales y estos aparentemente tienen potencialidades y desventajas. Más aun, que el modelo panbiogeográfico desarrollado en ArcMap, si bien nos da una idea de localización espacial, nos sirve solo para establecer los procesos de dispersión histórica y no la distribución potencial. Entendiendo que las posibles causas determinantes de la distribución de las taxas son la existencia de barreras, la ausencia de un hábitat adecuado, la existencia de un área demasiado pequeña para soportar una población viable, las interacciones con otras especies, los factores históricos y el azar (Antúnez & Mendoza 1992).



Por lo tanto, esta investigación utiliza fuentes de información como puntos de ocurrencias, mapas de distribución y el modelamiento de la distribución. Tratando de aprovechar las ventajas de cada método. Ya que la exactitud cartográfica y la alta resolución espacial de los niveles previstos con estos modelos de distribución de las especies puede ser una ventaja, eliminando los errores de comisión fuera del rango conocido de cada especie (Graham & Hijmans 2006).

Hay varias fuentes de variabilidad y error asociado con la aparición de puntos y modelado de rangos, haciendo que la magnitud de estos errores sean generalmente desconocidos y probablemente podrían variar caso por caso. Los datos de puntos de ocurrencia casi siempre subestiman el verdadero espacio de ocupación de una especie debido al sesgo de muestreo y de estocasticidad¹ de las ubicaciones en el tiempo. Además, la disponibilidad de ocurrencias de puntos varía y es probable que sea menor en algunas regiones, especialmente en los países tropicales ricos en especies (Graham & Hijmans 2006).

Así, la naturaleza de los mapas de distribución depende de para que se los use y de los conocimientos técnicos disponibles, y son por lo general mucho más grandes en extensión que el área real de ocupación (Espinosa et al. 2002). Cuando un mapa de distribución predice que una especie está presente, pero el análisis del nicho predice su ausencia, una gama de modelos podrían ser aceptados como correctos, habiendo que tomar en cuenta el rigor científico en la toma de las muestras en el espacio geográfico o medioambiental. Además, esfuerzo de muestreo total en términos de cobertura del medio ambiente, sobre la base de hechos puntuales en una región geográfica a través de todas las especies, podría ser utilizado para indicar la confianza en los patrones de riqueza ya que generalmente los modelos de distribución pueden ser afectados por la falta de datos e información sobre las barreras históricas y/o competidores que podrían limitar los modelos de distribución (Graham & Hijmans 2006, Tinoco et al. 2009).

Incluso en áreas y taxones relativamente bien estudiadas los diferentes métodos y conjuntos de datos podrían dar mapas riqueza de especies distintas (Graham & Hijmans 2006). Con todo esto, no se puede evaluar fácilmente que método es más preciso porque no tenemos perfecto conocimiento acerca de cómo se distribuyen las especies. Sin embargo, mediante la exploración de diferentes métodos de creación de mapas de riqueza podemos evaluar la debilidad de los enfoques diferentes y esto puede ayudar a determinar cómo crear mapas de riqueza para una aplicación y región dada. En la mayoría de los casos, es probable que sea el enfoque híbrido que combina la alta resolución espacial y cartográfica una opción válida (Graham & Hijmans 2006).

5. CONCLUSIONES

La comprensión de la dimensión espacial de los seres vivos es un prerrequisito para cualquier estudio evolutivo adecuado, ya que la geografía es el sustrato sobre el cual tiene lugar la historia de la vida (Morrone 2004). Así, la distribución de especies y mapas de riqueza deben tener como

¹ población pequeña y localizada geográficamente se vea gravemente afectada por alguna catástrofe natural o por un vaivén demasiado marcado de variación habitual del número de individuos.



objetivo la representación de la situación actual, un potencial escenario futuro o la situación en algún momento del pasado, dependiendo de la aplicación para la que se hacen los mapas (Graham & Hijmans 2006).

En conclusión, se ha podido generar y sistematizar una geodatabase muy completa de la tribu de roedores ictiominos, mediante la revisión de registros históricos de bases de datos, artículos científicos e información publicada. De la cual aún se puede desarrollar gran cantidad de información, colaborando en el conocimiento de esta interesante y desconocida taxa supra específica, que aparentemente está en la base evolutiva de los roedores sigmodontidos neotropicales (Voss 1988).

Más aun, en esta investigación se desarrollado y probado varias técnicas para aplicar los sistemas de información geográfica en la elaboración de modelos de dispersión y distribución zoogeográfica, integrando una variedad de métodos geoestadísticos y de análisis espaciales con los métodos y teorías de la biogeografía, para determinar la configuración de patrones e identificar sus procesos causales. Así se ha generado un procedimiento eficaz, eficiente, flexible y con rigor técnico-científico, mediante la hibridación de los modelos de mapeo dependientes tanto de la magnitud de la estimación de la de distribución, como de la disyunción espacial relativa de los intervalos. No se ha explorado la posibilidad de variar los métodos utilizados en diferentes áreas o la evaluación de la incertidumbre asociada a un método determinado.

Con todo esto, se estableció que todos los métodos desarrollados y evaluados aquí tienen pros y contras, y que funcionan con diferentes características. Siendo esta una ventaja para calibrar y establecer dispersiones y distribuciones más reales, pudiendo complementarse entre ellos y ser alternativos en distintas situaciones y exigencias.

Sin embargo, se debe tomar en cuenta el rigor científico en el uso y toma de las muestras en el espacio geográfico o medioambiental, como ya se señala en las discusiones. Para lo cual sería interesante incluir información biofísica, de barreras históricas, abundancia y de competidores, tratando de no generar sobreestimaciones por la acumulación de información que se solapa y que disminuye la calidad de los modelos finales.

En definitiva, los modelos generados usando los métodos biogeográficos con las herramientas SIG, son una alternativa efectiva para manejar los datos y analizarlos rápida y eficazmente, pudiendo ser contrastados y validados mediante las distintas técnicas. Juzgando la potencia de los análisis en distintas circunstancias y con esto generando la hibridación de los modelos de mapeo de especies y de su razonamiento geoestadístico, para diferentes circunstancias. Convirtiéndose en una alternativa técnico-científica para crear mapas de distribución de variadas especies y atlas biogeográficos, y así establecer prioridades de conservación y diseñar sistemas de áreas protegidas.



6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

ANTHONY, H. E. 1921. Preliminary report on Ecuadorean mammals No. 1. Am. Mus. Novitates 20: 6 pp.

ANTÚNEZ, A. & MENDOZA, M. 1992. Factores que determinan el área de distribución geográfica de las especies: conceptos, modelos y métodos de análisis. Mon. Herpetol. 2: 51-72.

ARAÚJO, MB, PEARSON, RG, THUILLER, W. & ERHARD, M. 2005. Validation of species–climate impact models under climate change. Global Change Biology 11: 1504–1513.

BARNETT, A. A. 1997. The ecology and nature history of a fishing mouse *Chinbchanomys* spec. Nov. (Ichthymyni: Muridae) from the Andes of southern Ecuador. Zeitschrift Für Säugetierkunde 62: 43-52.

BARNETT, A. A. 1999. Small Mammals of the Cajas Plateau, southern Ecuador: ecology and natural history. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 42: 161-217.

BARRERA-MORENO, O.; ESCALANTE, T. & RODRÍGUEZ, G. 2011. Panbiogeografía y modelos digitales de elevación: un caso de estudio con roedores en la Faja Volcánica Transmexicana Revista de Geografía Norte Grande, núm. 48. Pontificia Universidad Católica de Chile Santiago, Chile. pp. 11-25.

BURROUGH, P. A. & McDONNEL R. A. 1998. Principles of geographical information systems. Oxford, Oxford University Press.

CONTRERAS-MEDINA, R.; MORRONE J. J. & LUNA I. 2001. Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. Naturwissenschaften, 88: 427-430.

CONTRERAS MEDINA, R. 2006. Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México. Red de revistas científicas de América latina y el Caribe, España y Portugal. Interciencia, marzo, año/vol. 31, número 003. Caracas, Venezuela. Pp. 176-182.

CONTRERAS, R. & ELIOSA, H. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. En: LLORENTE, J. y MORRONE, J. J. (eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Ciudad de México: UNAM, p. 197-219.

CRAW, R. C.; GREHAN J. R & HEADS M. J. 1999. Panbiogeography: Tracking the history of life. New York y Oxford, Oxford Biogeography series 11.

CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols. 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas.



CROIZAT, L. 1983. La biogeografía desde mi punto de vista. *Zoología Neotropical*, Actas VIII Cong. Latinoam. Zool. (Caracas), 1: 165-175.

CUZIN, F. 1996. Répartition actuelle et statut des grands mammifères sauvages du Maroc (Primates, Carnivores, Artiodactyles. *Mammalia* 60(1):101-124.

DICKEY, D. R. 1928. Five new mammals of the rodent genera *Sciurus*, *Orthogeomys*, *Heteromys* and *Rheomys*, from El Salvador. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, vol. 41, pp. 11- 14.

DUBOST, G. & PETTER, F. 1978. Une espece nouvelle de "rat-pecheur" de Guyane frangaise: *Daptomys oyapocki* sp. nov. (Rongeurs, Cricetidae). *Mammalia* 42: 435-439.

EASTMAN, J. R. 2009. The IDRISI Taiga Tutorial, IDRISI Production, 1987-2009, Clark University.

EASTMAN J. R. & SANGERMANO F. 2012. Re-defining species range polygons using a gis. Clark University, Graduate School of Geography. Clark Labs, Clark University. http://trys.rockefeller.edu/DocumentsGlobal/1973_cross_manning.pdf.

EISENBERG, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics: The northern Neotropics*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

EISENBERG, J. F. & K. H. REDFORD. 1992. *Mammals of the Neotropics: The central Neotropics*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

ELITH, J., GRAHAM, C. H., ANDERSON, R. P., DUDIK, M., FERRIER, S., GUISAN, A., HIJMANS, R. J., HUETTMAN, F., LEATHWICK, J. R., LEHMANN, A., LI, J., LOHMANN, L. G., LOISELLE, B. A., MANNION, G., MORITZ, G., NAKAMURA, M., NAKAZAWA, Y., OVERTON, J. M. M., PETERSON, A. T., PHILLIPS, S. J., RICHARDSON, K., SCACHETTI-PEREIRA, R., SCHAPIRE, R. E., SOBERO'N, J., WILLIAMS, S., WISZ, M. S. & ZIMMERMANN, N. E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.

ESCALANTE, T. 2003a. Avances en el atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México, pp. 297-302 en: Morrone, J. J. y J. Llorente Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

ESCALANTE, T. 2003b. Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad nacional Autónoma de México. Serie Zoología 74(2):211-237.

ESCALANTE, T.; RODRÍGUEZ, G.; GÁMEZ, N.; LEÓN, L.; BARRERA, O. & SÁNCHEZ-CORDERO, V. 2007. Biogeografía y conservación de los mamíferos. En: LUNA, I. et al. (eds.). *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Ciudad de México: UNAM, p. 485-502.



- ESPINISA, D.; MORRONE, J.; LLORENTE, J. & FLORES, O. 2002. Introducción al análisis de patrones de biogeografía histórica. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. Primera Edición. 133 pp.
- ESRI. 1999. Arc View GIS 3.2. Environmental Systems Research Institute, Inc.
- ESRI. 2006. Arc Map 9.2, Arc GIS 9. Nueva York: Environmental Systems Research Institute, Inc.
- GAMEZ PASTRANA, R. 2011. Guía para la elaboración de mapas de distribución potencial. Facultad de ciencias biológicas y agropecuarias. Universidad Veracruzana. 39 pp.
- GARCÍA, F. J.; MACHADO, M.; DELGADO-JARAMILLO, M. I.; AULAR, L. & MÚJICA, Y. 2012. Nuevo registro de *Ichthyomys pittieri* (RODENTIA: CRICETIDAE) para la cordillera de la costa central de Venezuela, con notas sobre su historia natural y distribución. Mastozoología Neotropical, SAREM. 2: 1-7.
- GOODWIN, G. G. 1959. Descriptions of some new mammals. Am. Mus. Novitates 1967: 8 pp.
- GOLDMAN, E. A. 1912. New mammals from eastern Panama. Smith. Misc. Collect. 60(2): 18 pp.
- GÓMEZ, M. & BARREDO J. 2005. Sistemas de información geográfica y evaluación multicriterio en la ordenación del territorio. Madrid, Ed. RA-MA. P. 43-120, 183-210.
- GRAHAM, C. H., FERRIER, S., HUETTMAN, F., MORITZ, C. & PETERSON, A. T. 2004. New development in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. Trends Ecol. Evol. 19: 497–503.
- GRAHAM, C. & HIJMANS, R. J. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. Global Ecology and Biogeography, (Global Ecol. Biogeogr.). 15, 578–587.
- GREHAN, J. R. 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problema in space/time. Biodiv. Lett., 1: 134-140.
- GREHAN, J. R. 2001. Panbiogeografía y la geografía de la vida. In Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México D. F. p 181-195.
- GUARINO, L.; JARVIS, A.; HIJMANS; R. J. & MAXTED N. 2002. Geographic Information Systems (GIS) and the Conservation and Use of Plant Genetic Resources. In: Engels JMM, Ramanatha Rao V, Brown AHD, Jacson MT, editors. Managing plant genetic diversity. International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI) Rome, Italy. pp. 387-404.



- HERNANDEZ, P. A., GRAHAM, C. H., MASTER, L. L. & ALBERT, D. 2006. The effect of simple size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773–785.
- HIJMANS, R. J.; GUARINO, L. & MATHUR, P. 2012. DIVA-GIS Version 7.5 Manual. LizardTech, Inc., and/or the University of California. 77 pp.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- JASC, Inc. *Paint Shop Pro 4.12*. Minneapolis: JASC Software, 1996.
- JARVIS, A.; WILLIAMS, K.; WILLIAMS, B. D.; GUARINO, L.; CABALLERO P.J. & MOTTRAM G. 2005. Use of GIS for optimizing a collecting mission for a rare wild pepper (*Capsicum flexuosum* Sendt) in Paraguay. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 671–682.
- JENKINS, P. D. & BARNETT, A. 1997: "A new species of water mouse, of the genus *Chibchanomys* (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae) from Ecuador"; *Bulletin of the Natural History Museum of London (Zoology)* 63(2): 123–128.
- LEE, T. E.; PACKER, J. B. & ALVARADO-SERRANO D. 2006a. Results of a mammal survey of the Tandayapa Valley, Ecuador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 250:1-7.
- LEE, T. E.; ALVARADO-SERRANO, D.; PLATT, R. N. & GOODWILER G. G. 2006b. Report on a mammal survey of the Cosanga River Drainage, Ecuador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 260:1-10.
- LEE, T. E.; BURNEO, F. S.; MERCHAN, M. R.; ROUSSOS, S. A. & VIZCARRA-VÁSCOMEZ, R. S. 2008. The Mammals of the Temperate Forests of Volcán Sumaco, Ecuador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 276:1-12.
- LEITE, R.; DA SILVA, M. F. & GARDNER, T. A. 2007. New records of *Neusticomys oyapocki* (Rodentia, Sigmodontinae) from a human-dominated forest landscape in northeastern Brazilian Amazonia. *Mastozool. neotrop.* [online], vol.14, n.2, pp. 257-261. ISSN 1666-0536.
- LIRIA, J. 2008. Sistemas de información geográfica y análisis espaciales: un método combinado para realizar estudios panbiogeográficos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, N° 79, p. 281-284.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- CLEUTON, L.; MIRANDA, C. L.; ROSSI, L. V.; SEMEDO, T. B. F. & FLORES, T. A. 2012. New records and geographic distribution extension of *Neusticomys ferreirai* and *N. oyapocki* (Rodentia, Sigmodontinae). *Mammalia* 76 (2012): 335–339.



- MORRONE, J. J. & ESPINOSA D. 1998. La relevancia de los Atlas Biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* 49(3): 12-16.
- MORRONE, J. J. 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad, pp. 69-78 en: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.), *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES, Monografías Tercer Milenio, número 1*, Zaragoza.
- MORRONE J. J. 2004. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, México, Distrito Federal. 199 pp.
- MORRONE, J. J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, N° 80, p. 509-520.
- MORRONE, J. J. 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. Nueva York: Columbia University Press.
- MUSSER, G. & MICHAEL, C. D. 2005. "Superfamily Muroidea (pp. 894–1531)". In Wilson, Don E., and Reeder, DeeAnn M., eds. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2 vols. (2142 pp.). p. 1120. ISBN 978-0-8018-8221-0. OCLC 62265494.
- OCHOA, G. J. & SORIANO, P. 1991. A new species of water rat, genus *Neusticomys* Anthony, from the Andes of Venezuela. *Journal of Mammalogy* 72:97–103.
- OWEN, J. G. & GIRÓN, L. 2012. Revised Checklist and Distributions of Land Mammals of El Salvador. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 310: 1-32.
- PACHECO, V. & UGARTE-NÚÑEZ, J. 2011. New records of Stolzmann's fish-eating rat *Ichthyomys stolzmanni* (Cricetidae, Sigmodontinae) in Peru: A rare species becoming a nuisance. *Mammalian Biology* 76 (2011) 657–661.
- PALOMO, L. J. & ANTÚNEZ, A. 1992. Los atlas de distribución de especies. *Mon. Herpetol.* 2: 39-50.
- PERCEQUILLO, A. R.; CARMIGNOTTO, A. P. & SILVA, M. J. J. 2005. A new species of *Neusticomys* (Ichthyomyini, Sigmodontinae) from central Brazilian Amazonia. *Journal of Mammalogy* 86:873-880.
- PHILLIPS, J. S., ANDERSON, P. R. & SCHAPIRE, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190: 231–259.



PHILIPS J. 2009. A Brief Tutorial on Maxent [en línea]. Disponible en: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/tutorial/tutorial.doc>. Fecha de acceso: Enero, 2013.

PLATA, W., GÓMEZ, M. & BOSQUE J. 2010. Desarrollo de modelos de crecimiento urbano óptimo para la Comunidad de Madrid aplicando métodos de Evaluación Multicriterio y Sistemas de Información Geográfica. *Geofocus* 10, p. 103-134.

REAL, R. & RAMÍREZ, J. M. 1992. Fundamento filosófico de los objetivos y métodos de la biogeografía. *Mon. Herpetol.* 2: 21-30.

ROJAS, C. A. 2004. Automatización del método de la Panbiogeografía: identificación de centros de diversidad del Parque Nacional Iztaccíhuatl, Popocatepetl, Zoquiapan y anexas. Tesis Maestría. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, México.

SCHELDEMAN, X.; WILLEMEN, L.; COPPENS D'EECKENBRUGGE, G.; ROMEIJN-PEETERS, E.; RESTREPO, MT, ROMERO MOTOCHÉ, J.; JIMENEZ. D.; LOBO, M.; MEDINA, C. I.; REYES, C.; RODRIGUEZ, D.; OCAMPO, J. A.; VAN DAMME, P. & GOETGHEBEUR P. 2007. Distribution, diversity and environmental adaptation of highland papaya (*Vasconcellea* spp.) in tropical and subtropical America. *Biodiversity and Conservation* 16(6): 1867-1884.

SCHELDEMAN, X. & VAN ZONNEVELD M. 2011. Manual de Capacitación en Análisis Espacial de Diversidad y Distribución de Plantas. Bioersivity International, Roma, Italia. 186 pp.

SOARES, E. D. G. 2005. Como generar mapas e aplicar métodos biogeográficos no programa ArcView GIS 3.2a. Pós-Graduação em Entomologia, Departamento de Zoologia, Universidad Federal do Paraná. Brasil. Disponible en: <http://zoo.bio.ufpr.br/diptera/bz023/>

SOBERÓN, J. & PETERSON, A. T. (2004) Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 359: 689–698.

TINOCO, B.; ASTUDILLO, P. X.; LATTA S. C. & GRAHAM C. H. 2009. Distribution, ecology and conservation of an endangered Andean hummingbird: the Violet-throated Metaltail (*Metallura baroni*). *Bird Conservation International*. 19:63–76.

THOMAS, O. 1906. A third genus of the *Ichthyomys* group. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7(17): 421-423.

THOMAS, O. 1893. On some mammals from central Peru. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 23, 333–341, 2 pl.

TREE OF LIFE WEB PROJECT. 1996. *Ichthyomyini*. Fish-eating rats. Version 01 January 1996 (temporary). <http://tolweb.org/Ichthyomyini/16583/1996.01.01> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>.



VARGAS, J. M. 1992. Un ensayo en torno al concepto de biogeografía. Mon. Herpetol. 2: 7-20.

VOSS, R.; SILVA, J. L., & VALDES, J. A. 1982. Feeding Behavior and Diets of Neotropical Water Rats, genus *Ichthyomys* Thomas, 1893. Museum of Zoology, University of Michigan U.S.A. and Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Z. Säugetierk., 47:364-369.

VOSS, R. 1988. Systematics and Ecology of Ichthyomyne Rodents (Muroidea): Patterns of Morphological Evolution in a small Adaptive Radiation. Bulletin of the American Museum of Natural History. Volume 188. Article 2. New York, USA. 259-493 pag.

VOSS, R.; LUNDE, D. P. & SIMMONS N. B. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: A neotropical lowland rainforest fauna part 2. Nonvolant species. Bulletin of the American Museum of Natural History 263:1-236.

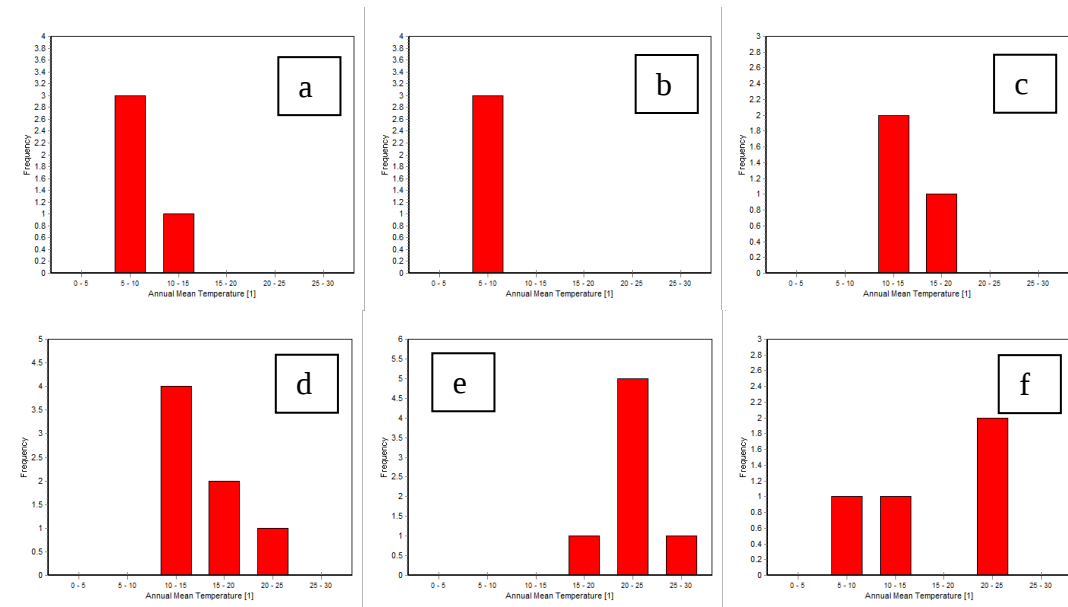


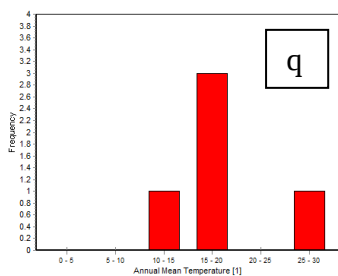
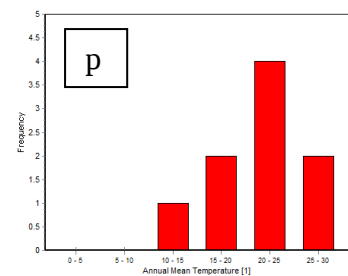
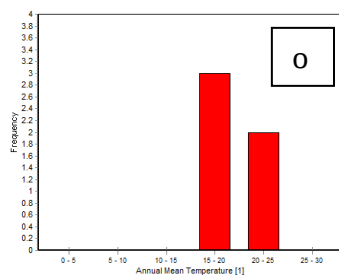
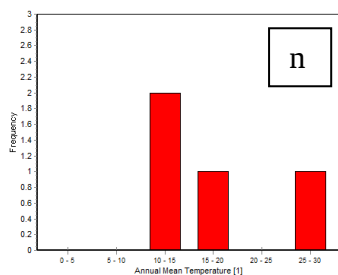
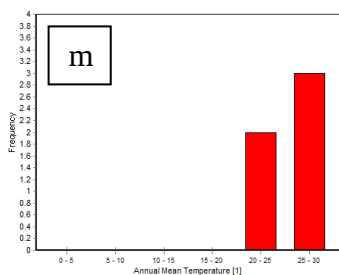
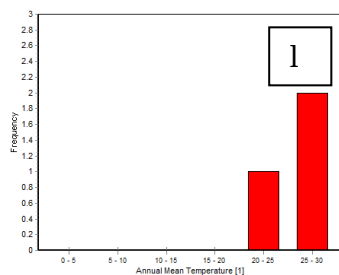
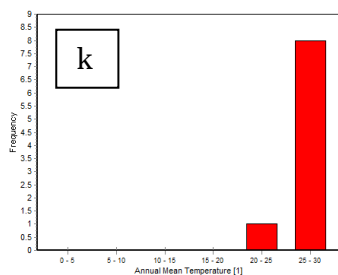
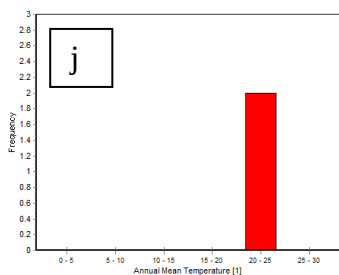
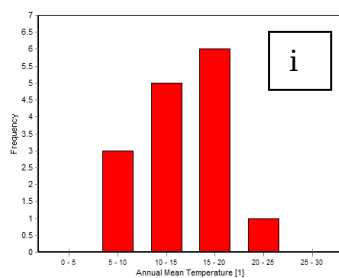
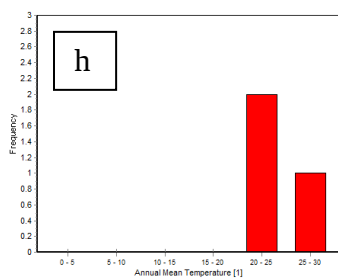
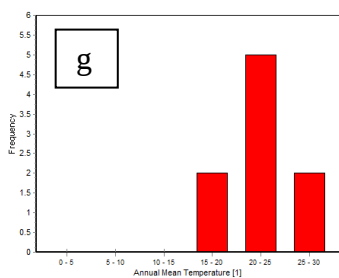
7. ANEXOS

7.1. Anexo 1 : Localidades de registro de las especies de Ichthyomyine con sus respectivas coordenadas geográficas.

PAIS	LOCALIDADES	Grados decimales		Grados, minutos decimales		ESPECIES												TOTAL				
		Latitud	Longitud	Latitud	Longitud	Acanthomyia borderi	Ichthyomyia anae	Ichthyomyia trachea	Ichthyomyia hydrophila	Ichthyomyia galitzi	Ichthyomyia schlosseri	Ichthyomyia naselli	Neotomaia jessopi	Neotomaia monticola	Neotomaia exiguata	Neotomaia parvicornis	Neotomaia stramineipes		Phomyia maculipes	Phomyia oxyptera	Phomyia thomasi	Phomyia confusoides
Brasil	Arara XI	-0.816667	-52.85	0° 49' S	52° 50' O																	1
	Arara XII	-0.6	-53.05	0° 36' S	53° 03' O																	1
	Ariguanã	-10.102584	-50.455072	10° 02' 09.0" S	50° 27' 23.5" O																	1
	Carabala	-0.681333	-53.836667	0° 41' S	53° 50' O																	1
	Pimenta Estival de Travençolo	-0.962908	-50.5203	00° 57' 45.0" S	50° 31' 20.0" O																	1
Colombia	Palencia Napari	1.07	-50.83	1° 04' N	50° 50' O																	1
	Barangá	-10.181333	-58.8	10° 11' S	58° 48' O																	1
	Barro Negro	3.7725	-50.550000	03° 46' 22.5" S	50° 33' 00" O																	1
	Cerro Montebello	2.513333	-76.95	2° 30' N	76° 57' O																	1
	Chiriquí	2.483333	-76.866667	2° 29' N	76° 52' O																	1
Costa Rica	Palma	5.866667	-74.566667	5° 52' N	74° 34' O																	1
	Chiriquí	3.433333	-76.566667	3° 26' N	76° 34' O																	1
	San Antonio	1.566667	-76.583333	1° 34' N	76° 35' O																	1
	San Cristóbal	4.583333	-74.083333	4° 35' N	74° 05' O																	1
	Sanja del Valle	4.556667	-76	4° 33' N	76° 00' O																	1
Ecuador	Monte Verde	10.181333	-84.833333	10° 20' N	84° 50' O																	1
	San Rafael	8.566667	-81.7	8° 34' N	81° 42' O																	1
	Tres Valles	0.9	-81.966667	0° 54' N	81° 58' O																	1
	Volcán Páez	10.16667	-84.716667	10° 10' N	84° 43' O																	1
	Volcán Cacha	0.177951	-78.743333	0° 10' 47.0" S	78° 44' 30" O																	1
Guatemala	Chichón Cacha	-0.11598	-78.263805	0° 08' N	78° 15' O																	1
	Guaymas	-0.188611	-77.869247	0° 11' S	77° 52' O																	1
	Guadalupe	-0.116667	-78.833333	0° 07' N	78° 50' O																	1
	Guaymas	0.2	-78.483333	0° 12' N	78° 29' O																	1
	Guaymas	-0.283333	-78.483333	0° 17' S	78° 29' O																	1
Honduras	La Carmona	-0.133333	-78.483333	0° 08' S	78° 29' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.4	0° 08' S	78° 24' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.483333	0° 08' S	78° 29' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.7	0° 08' S	78° 42' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.743333	0° 08' S	78° 44' 30" O																	1
Nicaragua	Chichón Cacha	-0.11598	-78.263805	0° 08' N	78° 15' O																	1
	Guaymas	-0.188611	-77.869247	0° 11' S	77° 52' O																	1
	Guadalupe	-0.116667	-78.833333	0° 07' N	78° 50' O																	1
	Guaymas	0.2	-78.483333	0° 12' N	78° 29' O																	1
	Guaymas	-0.283333	-78.483333	0° 17' S	78° 29' O																	1
Panamá	La Carmona	-0.133333	-78.483333	0° 08' S	78° 29' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.4	0° 08' S	78° 24' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.483333	0° 08' S	78° 29' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.7	0° 08' S	78° 42' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.743333	0° 08' S	78° 44' 30" O																	1
Paraguay	Chichón Cacha	-0.11598	-78.263805	0° 08' N	78° 15' O																	1
	Guaymas	-0.188611	-77.869247	0° 11' S	77° 52' O																	1
	Guadalupe	-0.116667	-78.833333	0° 07' N	78° 50' O																	1
	Guaymas	0.2	-78.483333	0° 12' N	78° 29' O																	1
	Guaymas	-0.283333	-78.483333	0° 17' S	78° 29' O																	1
Perú	La Carmona	-0.133333	-78.483333	0° 08' S	78° 29' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.4	0° 08' S	78° 24' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.483333	0° 08' S	78° 29' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.7	0° 08' S	78° 42' O																	1
	La Carmona	-0.133333	-78.743333	0° 08' S	78° 44' 30" O																	1
Venezuela	Chichón Cacha	-0.11598	-78.263805	0° 08' N	78° 15' O																	1
	Guaymas	-0.188611	-77.869247	0° 11' S	77° 52' O																	1
	Guadalupe	-0.116667	-78.833333	0° 07' N	78° 50' O																	1
	Guaymas	0.2	-78.483333	0° 12' N	78° 29' O																	1
	Guaymas	-0.283333	-78.483333	0° 17' S	78° 29' O																	1

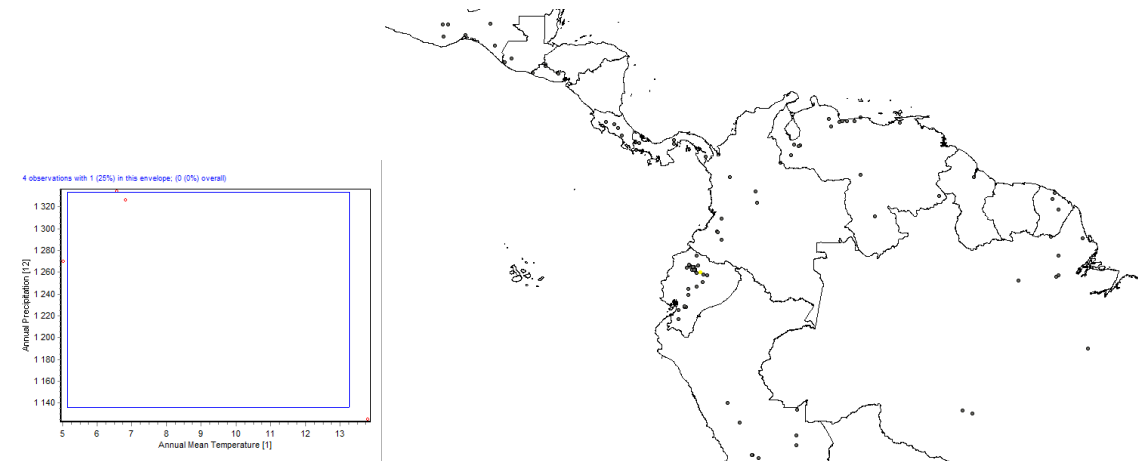
7.2. Anexo 2: Histogramas de subramas de frecuencia, mostrando la distribución de los ictiominos a través de rangos diseñados para la variable climática Media Anual de Temperatura. Las especies están distinguidas por la abreviatura del género y la especie. a) *Anotomys leander, b) *Chibchanomys orcesi**, c) *Chibchanomys trichotis*, d) *Ichthyomys hydrobates*, e) *Ichthyomys pittieri**; f) *Ichthyomys stolzmanni*, g) *Ichthyomys tweedii*, h) *Neusticomys ferreirai**, i) *Neusticomys monticolus*, j) *Neusticomys mussoi**, k) *Neusticomys oyapocki*, l) *Neusticomys peruviansis**, m) *Neusticomys venezuelae*, n) *Rheomys mexicanus**, o) *Rheomys raptor*, p) *Rheomys thomasi*, q) *Rheomys underwoodi***



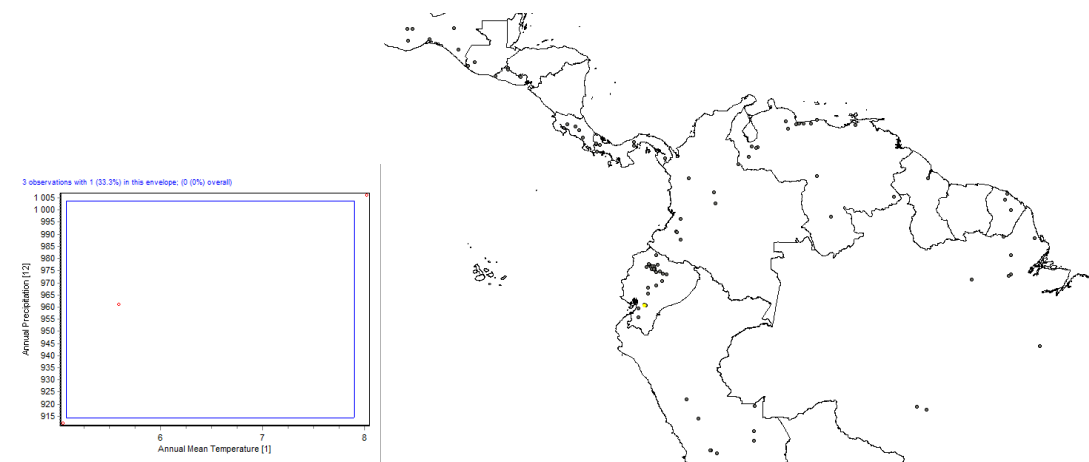


7.3. Anexo 3: Nicho climático bidimensional visualizado con base a Annual Mean Temperature y Annual Precipitation. Junto con el nicho bidimensional se muestra todos los puntos (en amarillo) correspondientes a los puntos verdes en el análisis Envelope. *especies endémicas.

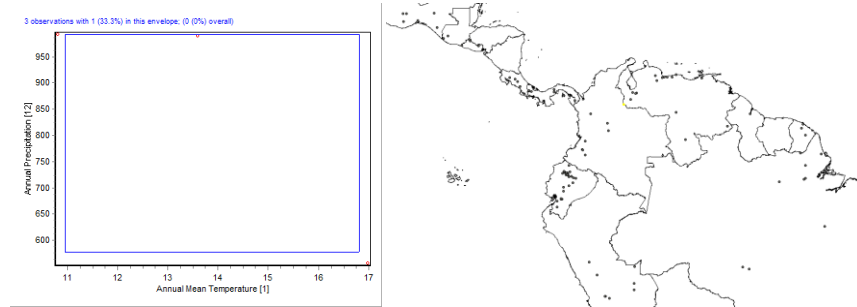
Anotomys leander*



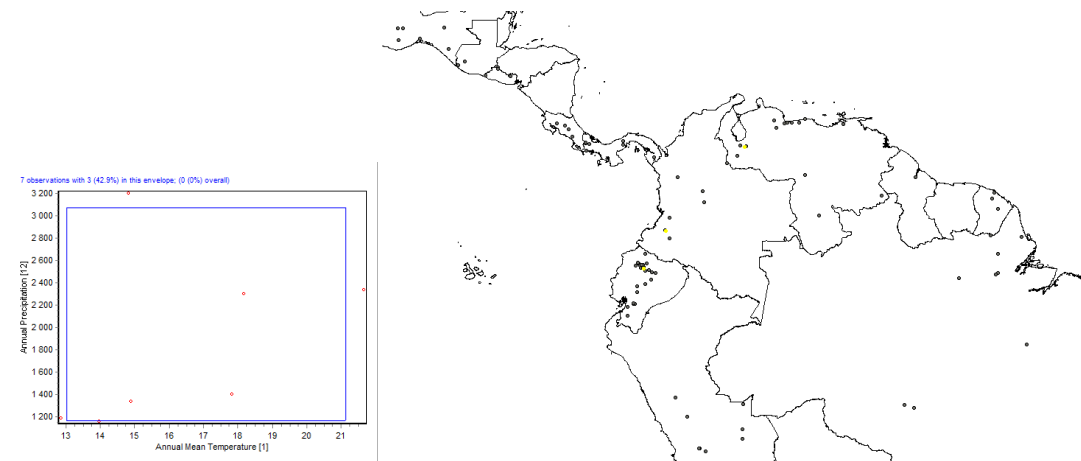
Chibchanomys orcesi*



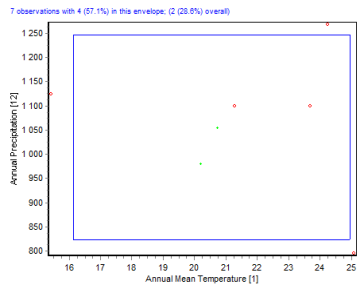
Chibchanomys trichotis



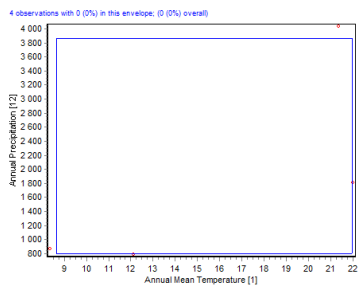
Ichthyomys hydrobates



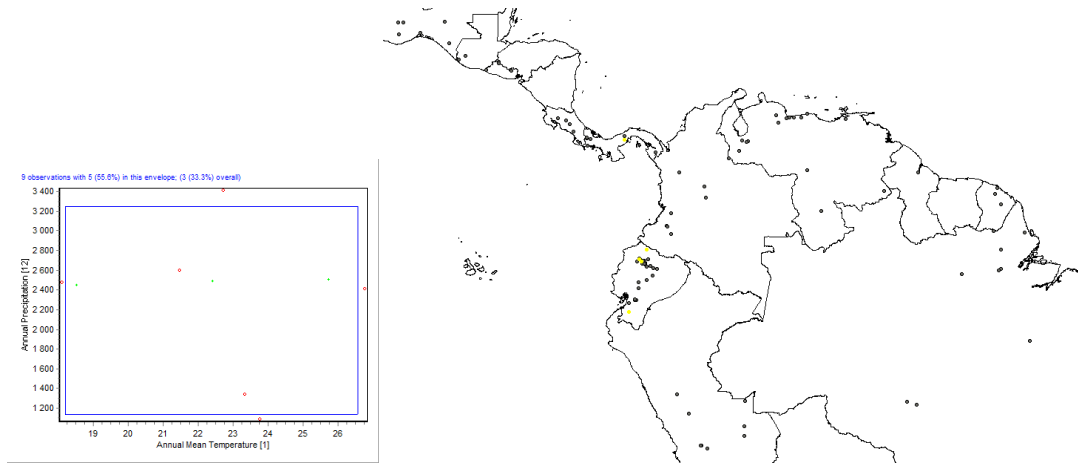
Ichthyomys pittieri*



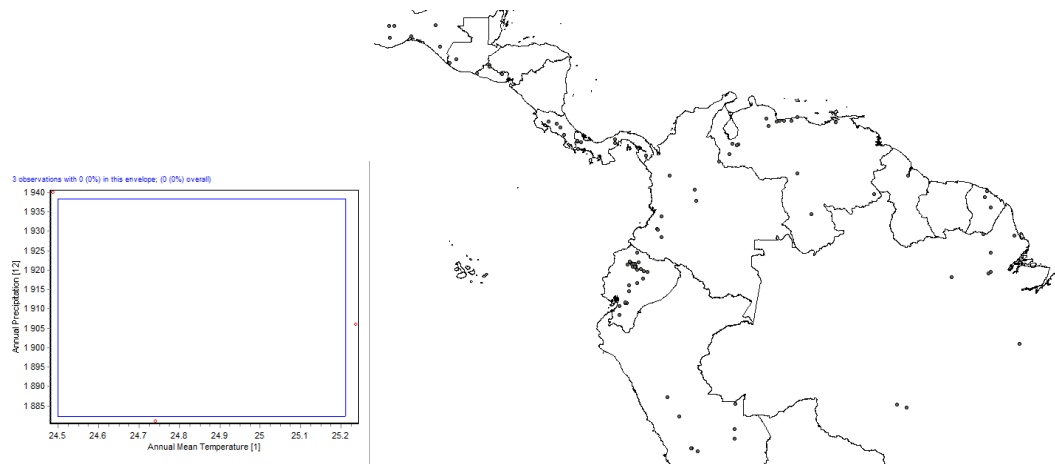
Ichthyomys stolzmanni



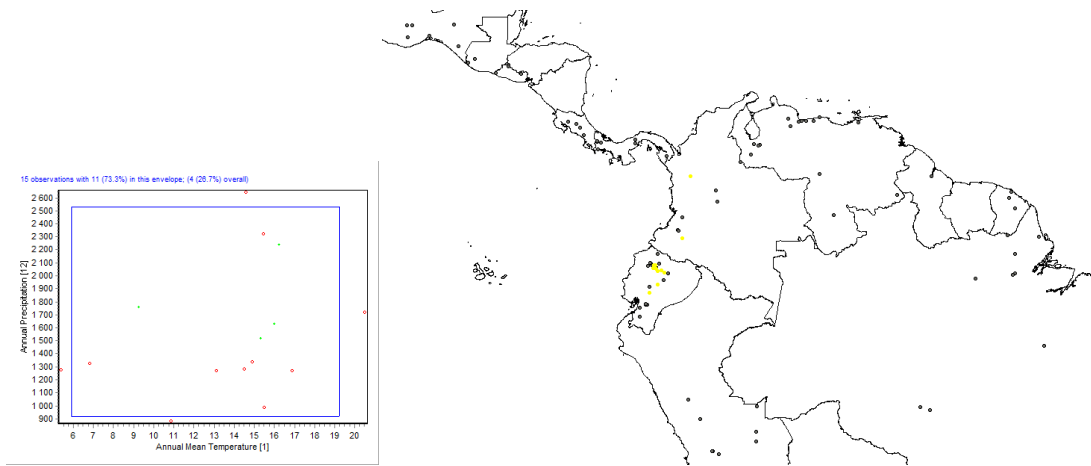
Ichthyomys tweedii



*Neusticomys ferreirai**



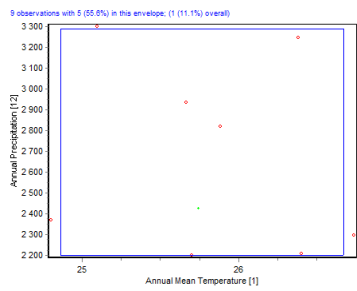
Neusticomys monticolus



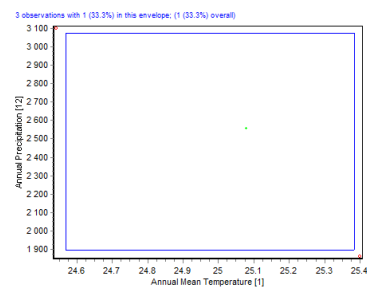
Neusticomys mussoi*



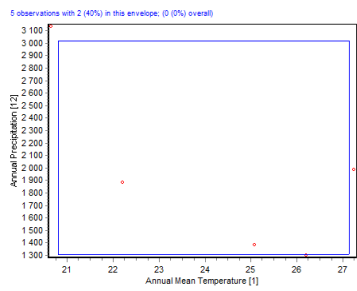
Neusticomys oyapocki



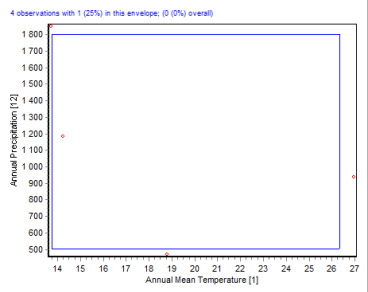
Neusticomys peruvienensis*



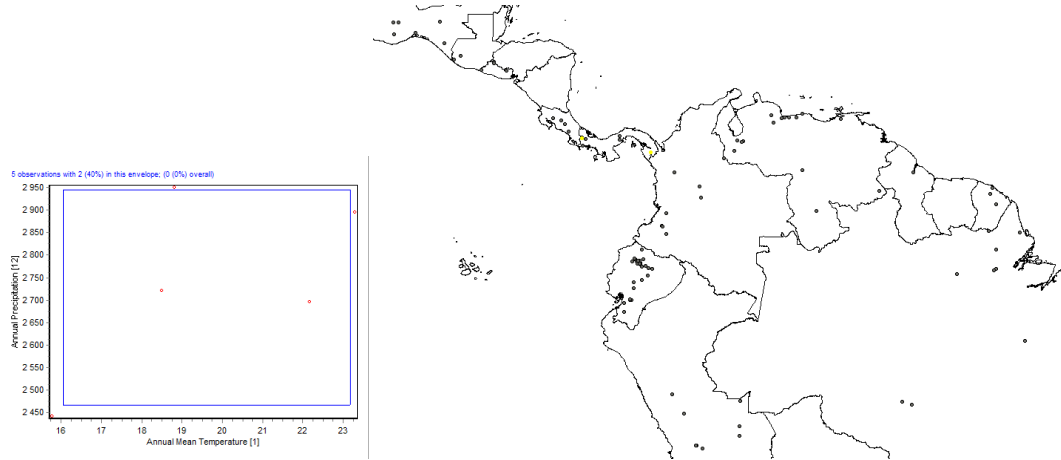
Neusticomys venezuelae



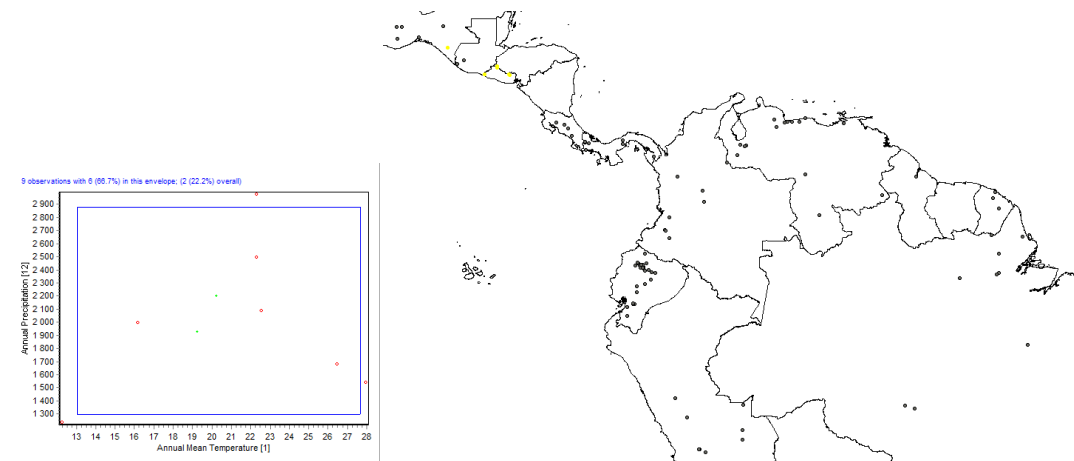
Rheomys mexicanus*



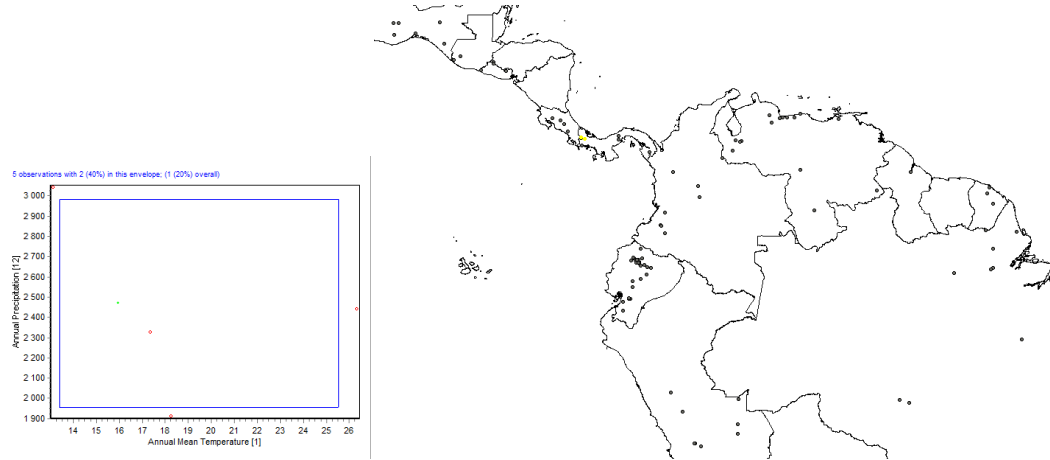
Rheomys raptor



Rheomys thomasi



Rheomys underwoodi





7.4. Anexo 4: Tabla de contribuciones de las 19 variables bioclimáticas (%) sobre los valores propios. Además, se incluye el significado de cada variable.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18
bio1	10.620	0.882	1.992	0.687	0.066	0.506	0.002	0.009	0.017	0.235	0.018	0.184	5.877	0.047	0.231	9.574	60.290	8.764
bio2	1.012	6.214	5.107	37.145	4.837	2.112	0.000	0.170	1.677	0.062	0.205	2.303	0.850	37.395	0.197	0.714	0.000	0.000
bio3	1.443	8.234	4.664	21.267	4.322	0.476	21.290	6.906	22.807	0.177	0.083	0.216	0.263	7.655	0.056	0.140	0.001	0.000
bio4	0.326	6.602	8.692	16.328	14.943	7.775	13.838	0.011	30.337	0.071	0.055	0.000	0.063	0.006	0.068	0.025	0.083	0.776
bio5	9.878	2.375	0.615	1.878	0.726	0.029	0.063	0.001	0.002	0.994	0.013	0.245	11.646	3.613	18.210	5.153	0.172	0.001
bio6	10.654	0.003	4.220	0.029	0.172	0.307	0.159	0.223	0.227	1.020	0.039	0.040	13.364	0.873	18.514	3.179	0.169	0.001
bio7	0.220	11.062	8.848	12.052	8.236	0.802	2.193	1.349	1.013	0.008	0.040	2.471	0.587	41.224	0.115	0.972	0.000	0.000
bio8	10.510	1.081	1.597	0.700	0.044	1.399	0.019	0.011	0.004	2.898	0.049	3.413	38.331	4.720	0.019	32.680	2.506	0.017
bio9	10.794	0.452	2.435	0.637	0.069	0.035	0.049	0.013	0.025	0.486	0.589	0.872	17.107	0.000	61.172	5.241	0.022	0.001
bio10	10.616	1.148	1.479	0.310	0.178	0.657	0.046	0.004	0.153	0.072	0.032	0.107	0.481	0.481	0.022	23.251	35.694	25.272
bio11	10.583	0.572	2.677	1.237	0.006	0.257	0.072	0.005	0.093	0.010	0.012	0.126	2.161	0.266	0.003	15.926	0.869	65.125
bio12	5.347	6.093	9.272	0.020	0.189	2.491	5.926	0.529	2.232	58.162	1.700	5.986	1.370	0.226	0.370	0.068	0.000	0.020
bio13	6.216	1.247	14.429	0.367	4.720	4.489	1.511	2.410	2.836	6.916	53.811	0.055	0.337	0.115	0.510	0.031	0.001	0.000
bio14	0.496	13.572	0.823	0.463	19.444	3.809	0.345	10.887	6.104	6.258	0.064	33.044	2.597	0.845	0.111	1.057	0.077	0.004
bio15	0.666	12.206	6.497	0.162	8.138	0.515	31.416	13.239	23.625	2.940	0.038	0.174	0.310	0.044	0.019	0.003	0.008	0.001
bio16	6.287	1.628	14.489	0.047	3.460	3.336	1.420	2.311	1.366	17.249	42.042	4.416	1.141	0.562	0.022	0.211	0.000	0.013
bio17	0.497	14.949	0.727	0.827	14.276	2.735	0.481	4.191	4.921	2.249	1.196	45.889	3.000	1.883	0.322	1.749	0.104	0.004
bio18	0.389	4.443	11.426	5.236	11.896	39.010	1.698	24.284	0.843	0.082	0.013	0.325	0.289	0.045	0.007	0.011	0.003	0.001
bio19	3.446	7.237	0.010	0.609	4.277	29.260	19.475	33.448	1.717	0.111	0.001	0.135	0.226	0.000	0.032	0.014	0.002	0.000

BIO1 = Temperatura promedio anual

BIO2 = Rango medio diario (temp max – temp min; promedio mensual)

BIO3 = Isotermalidad (BIO1/BIO7) * 100

BIO4 = Estacionalidad en temperatura (coeficiente de variación)

BIO5 = Temperatura máxima del período más caliente

BIO6 = Temperatura mínima del período más frío

BIO7 = Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)

BIO8 = Temperatura media en el trimestre más lluvioso

BIO9 = Temperatura promedio en el trimestre más seco

BIO10 = Temperatura promedio en el trimestre más caluroso

BIO11 = Temperatura promedio en el trimestre más frío

BIO12 = Precipitación anual

BIO13 = Precipitación en el período más lluvioso

BIO14 = Precipitación en el período más seco

BIO15 = Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)

BIO16 = Precipitación en el trimestre más lluvioso

BIO17 = Precipitación en el trimestre más seco

BIO18 = Precipitación en el trimestre más caluroso

BIO19 = Precipitación en el trimestre más frío



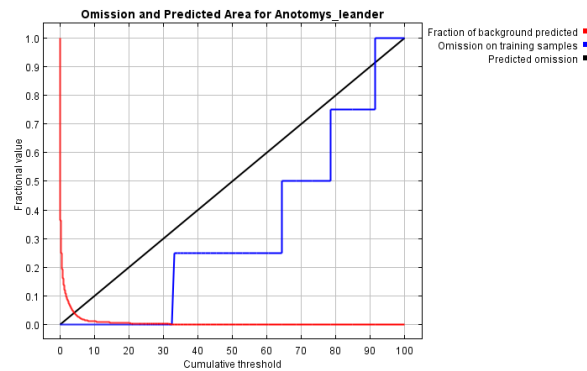
7.5. Anexo 5: análisis Maxent de los modelos de distribución potencial actuales de la tribu Ichtyomyine.

Maxent model for Anotomys_leander

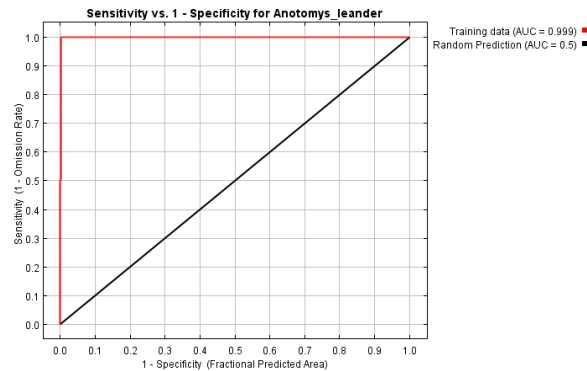
This page contains some analysis of the Maxent model for Anotomys_leander, created Wed Jan 30 18:22:37 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.984 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.001	Fixed cumulative value 1	0.146	0.000
5.000	0.009	Fixed cumulative value 5	0.031	0.000
10.000	0.081	Fixed cumulative value 10	0.012	0.000
32.325	0.412	Minimum training presence	0.002	0.000
32.325	0.412	10 percentile training presence	0.002	0.000
32.325	0.412	Equal training sensitivity and specificity	0.002	0.000
32.325	0.412	Maximum training sensitivity plus specificity	0.002	0.000
2.858	0.004	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.067	0.000
13.514	0.116	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.009	0.000

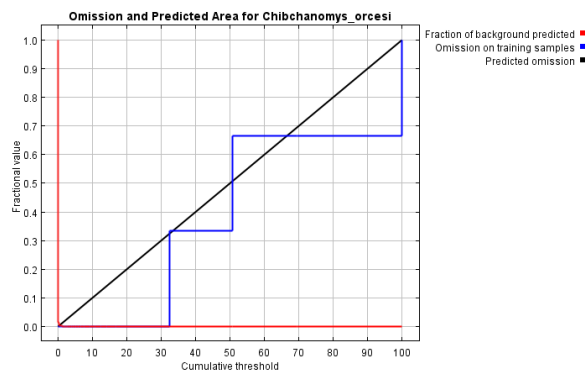


Maxent model for Chibchanomys_orcesi

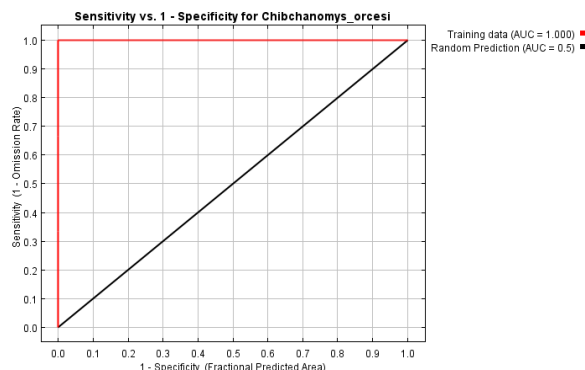
This page contains some analysis of the Maxent model for Chibchanomys_orcesi, created Wed Jan 30 18:23:00 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.997 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.005	Fixed cumulative value 1	0.003	0.000
5.000	0.051	Fixed cumulative value 5	0.001	0.000
10.000	0.114	Fixed cumulative value 10	0.001	0.000
32.350	0.557	Minimum training presence	0.000	0.000
32.350	0.557	10 percentile training presence	0.000	0.000
32.350	0.557	Equal training sensitivity and specificity	0.000	0.000
32.350	0.557	Maximum training sensitivity plus specificity	0.000	0.000
0.262	0.000	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.008	0.000
10.766	0.114	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.001	0.000

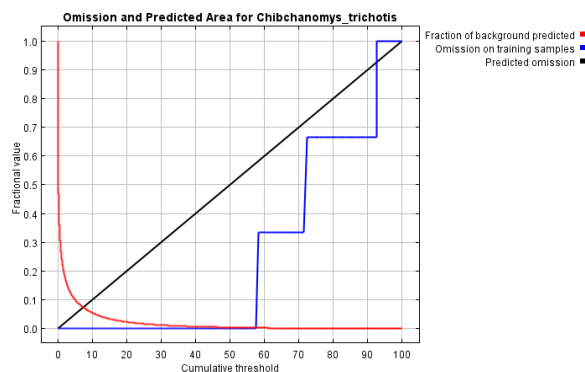


Maxent model for Chibchanomys_trichotis

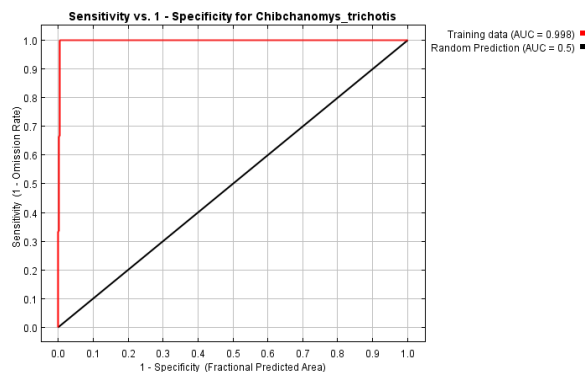
This page contains some analysis of the Maxent model for Chibchanomys_trichotis, created Wed Jan 30 18:23:18 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.974 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

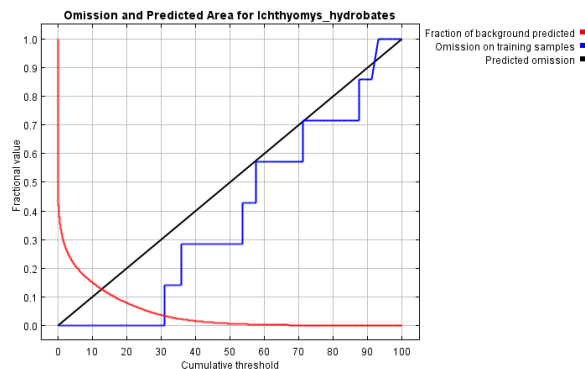
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.003	Fixed cumulative value 1	0.250	0.000
5.000	0.022	Fixed cumulative value 5	0.100	0.000
10.000	0.054	Fixed cumulative value 10	0.055	0.000
57.649	0.667	Minimum training presence	0.003	0.000
57.649	0.667	10 percentile training presence	0.003	0.000
57.649	0.667	Equal training sensitivity and specificity	0.003	0.000
57.649	0.667	Maximum training sensitivity plus specificity	0.003	0.000
3.411	0.013	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.130	0.000
15.285	0.106	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.033	0.000

Maxent model for Ichthyomys_hydrobates

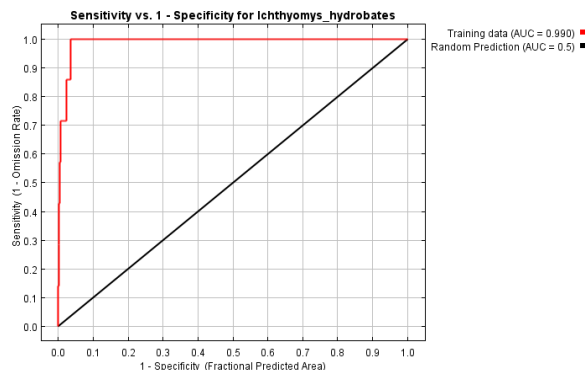
This page contains some analysis of the Maxent model for Ichthyomys_hydrobates, created Wed Jan 30 18:23:36 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.952 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.011	Fixed cumulative value 1	0.325	0.000
5.000	0.041	Fixed cumulative value 5	0.210	0.000
10.000	0.068	Fixed cumulative value 10	0.151	0.000
30.903	0.191	Minimum training presence	0.035	0.000
30.903	0.191	10 percentile training presence	0.035	0.000
30.903	0.191	Equal training sensitivity and specificity	0.035	0.000
30.903	0.191	Maximum training sensitivity plus specificity	0.035	0.000
2.946	0.027	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.251	0.000
22.338	0.123	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.068	0.000

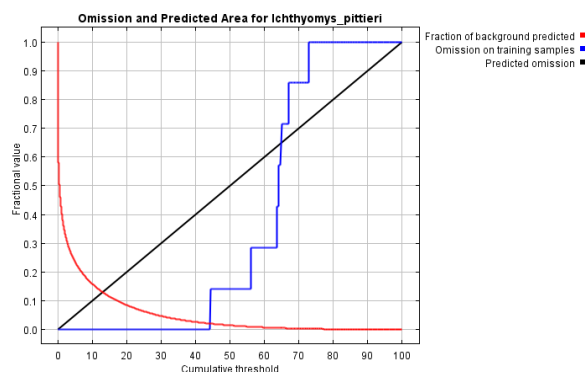
Maxent model for Ichthyomys_pittieri

This page contains some analysis of the Maxent model for *Ichthyomys_pittieri*, created Wed Jan 30 18:23:54 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

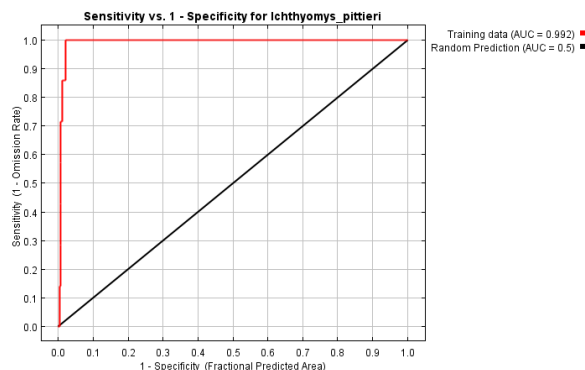


Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.944 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 \times \text{training omission rate} + .04 \times \text{cumulative threshold} + 1.6 \times \text{fractional predicted area}$.

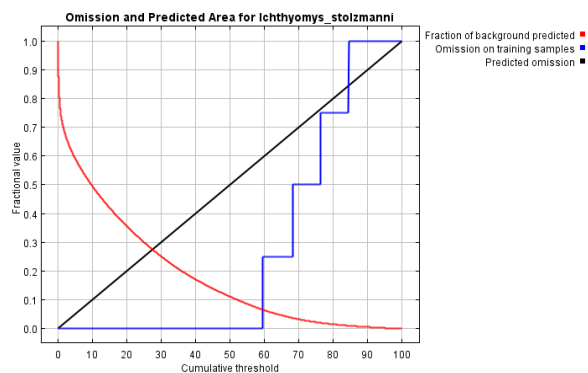
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.009	Fixed cumulative value 1	0.411	0.000
5.000	0.043	Fixed cumulative value 5	0.235	0.000
10.000	0.083	Fixed cumulative value 10	0.159	0.000
44.236	0.452	Minimum training presence	0.021	0.000
44.236	0.452	10 percentile training presence	0.021	0.000
44.236	0.452	Equal training sensitivity and specificity	0.021	0.000
44.236	0.452	Maximum training sensitivity plus specificity	0.021	0.000
4.332	0.038	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.251	0.000
17.526	0.146	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.099	0.000

Maxent model for Ichthyomys stolzmanni

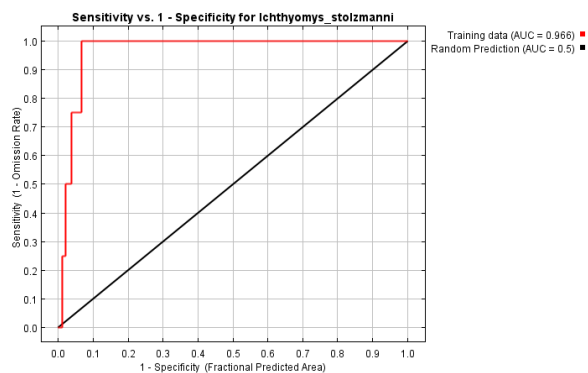
This page contains some analysis of the Maxent model for *Ichthyomys stolzmanni*, created Wed Jan 30 18:24:12 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.814 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

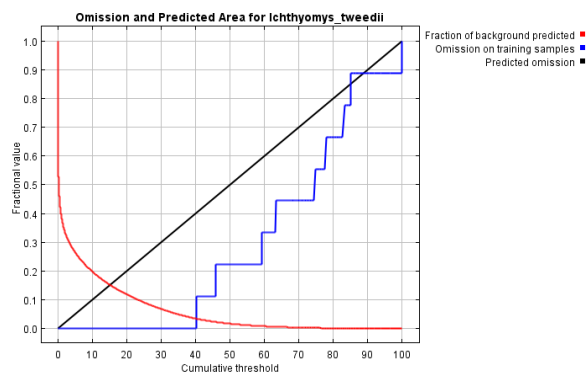
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.061	Fixed cumulative value 1	0.729	0.000
5.000	0.163	Fixed cumulative value 5	0.591	0.000
10.000	0.208	Fixed cumulative value 10	0.495	0.000
59.600	0.519	Minimum training presence	0.066	0.000
59.600	0.519	10 percentile training presence	0.066	0.000
59.600	0.519	Equal training sensitivity and specificity	0.066	0.000
59.600	0.519	Maximum training sensitivity plus specificity	0.066	0.000
4.203	0.150	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.610	0.000
13.453	0.234	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.442	0.000

Maxent model for Ichthyomys tweedii

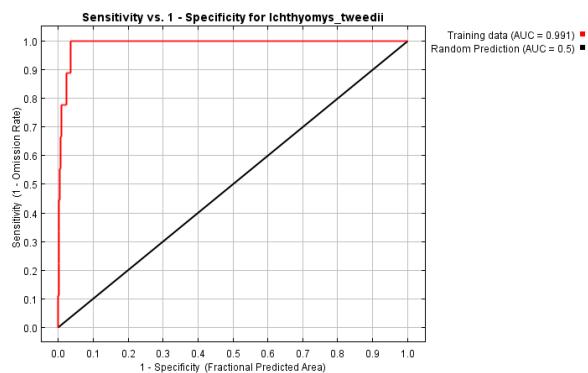
This page contains some analysis of the Maxent model for *Ichthyomys tweedii*, created Wed Jan 30 18:24:30 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.932 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

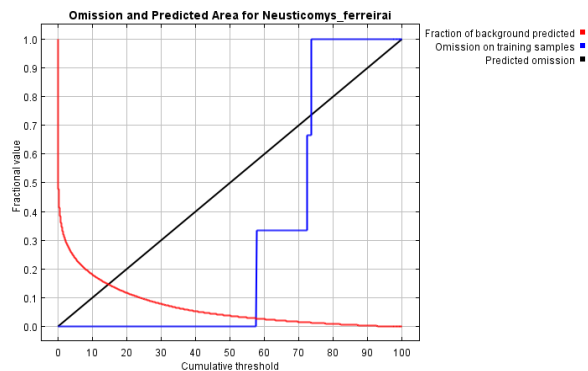
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.015	Fixed cumulative value 1	0.387	0.000
5.000	0.060	Fixed cumulative value 5	0.265	0.000
10.000	0.094	Fixed cumulative value 10	0.198	0.000
40.263	0.313	Minimum training presence	0.035	0.000
40.263	0.313	10 percentile training presence	0.035	0.000
40.263	0.313	Equal training sensitivity and specificity	0.035	0.000
40.263	0.313	Maximum training sensitivity plus specificity	0.035	0.000
3.058	0.042	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.304	0.000
21.651	0.163	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.110	0.000

Maxent model for Neusticomys ferreirai

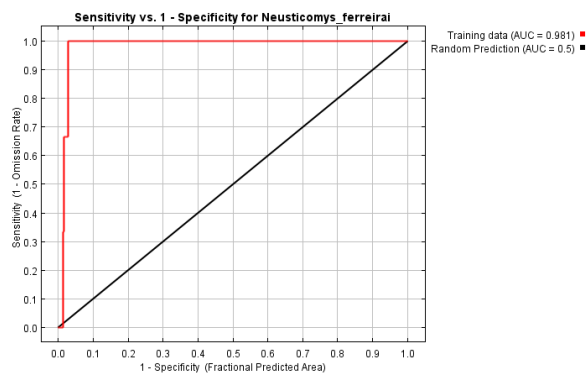
This page contains some analysis of the Maxent model for Neusticomys ferreirai, created Wed Jan 30 18:24:48 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.931 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 \times \text{training omission rate} + .04 \times \text{cumulative threshold} + 1.6 \times \text{fractional predicted area}$.

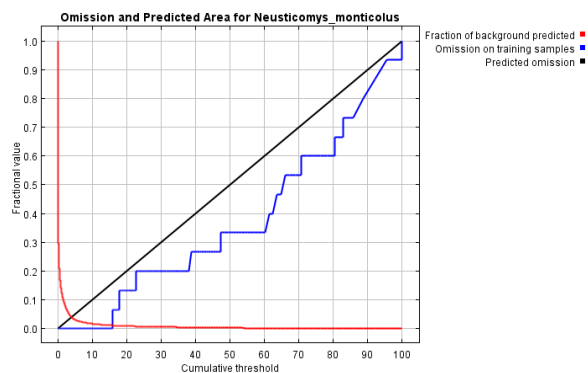
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.026	Fixed cumulative value 1	0.351	0.000
5.000	0.102	Fixed cumulative value 5	0.238	0.000
10.000	0.172	Fixed cumulative value 10	0.181	0.000
57.664	0.618	Minimum training presence	0.029	0.000
57.664	0.618	10 percentile training presence	0.029	0.000
57.664	0.618	Equal training sensitivity and specificity	0.029	0.000
57.664	0.618	Maximum training sensitivity plus specificity	0.029	0.000
2.796	0.067	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.281	0.000
10.280	0.175	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.179	0.000

Maxent model for Neusticomys monticolus

This page contains some analysis of the Maxent model for Neusticomys monticolus, created Wed Jan 30 18:25:39 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.987 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

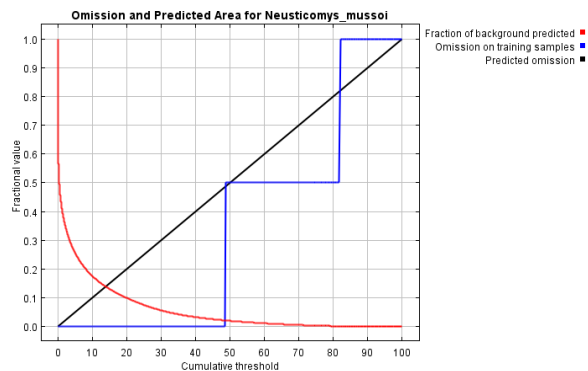
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.002	Fixed cumulative value 1	0.131	0.000
5.000	0.030	Fixed cumulative value 5	0.031	0.000
10.000	0.099	Fixed cumulative value 10	0.017	0.000
15.972	0.214	Minimum training presence	0.011	0.000
17.757	0.248	10 percentile training presence	0.010	0.067
15.972	0.214	Equal training sensitivity and specificity	0.011	0.000
15.972	0.214	Maximum training sensitivity plus specificity	0.011	0.000
2.657	0.007	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.063	0.000
10.147	0.101	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.017	0.000

Maxent model for Neusticomys mussoi

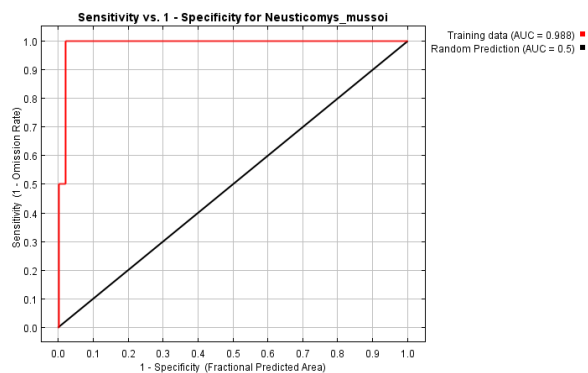
This page contains some analysis of the Maxent model for Neusticomys mussoi, created Wed Jan 30 18:26:00 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.937 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

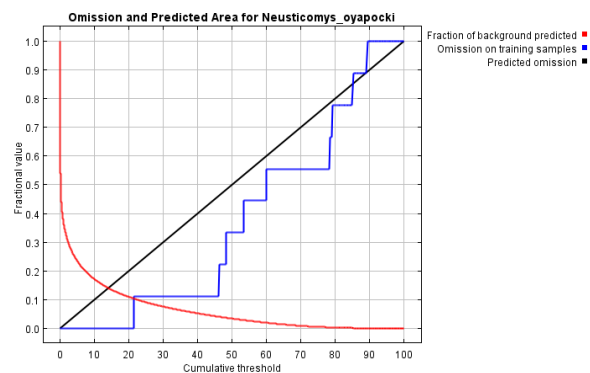
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.013	Fixed cumulative value 1	0.420	0.000
5.000	0.049	Fixed cumulative value 5	0.256	0.000
10.000	0.094	Fixed cumulative value 10	0.176	0.000
48.658	0.520	Minimum training presence	0.022	0.000
48.658	0.520	10 percentile training presence	0.022	0.000
48.658	0.520	Equal training sensitivity and specificity	0.022	0.000
48.658	0.520	Maximum training sensitivity plus specificity	0.022	0.000
4.509	0.045	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.268	0.000
17.029	0.156	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.117	0.000

Maxent model for Neusticomys oyapocki

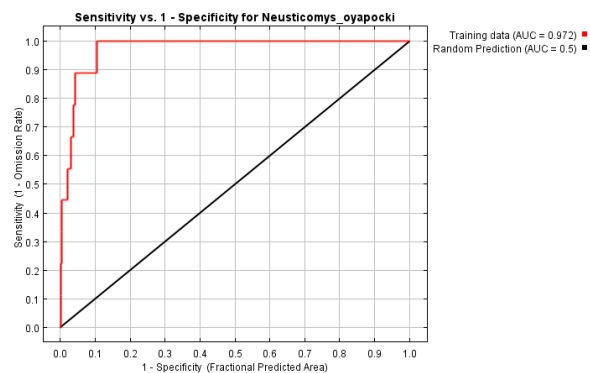
This page contains some analysis of the Maxent model for Neusticomys oyapocki, created Wed Jan 30 18:26:17 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.933 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

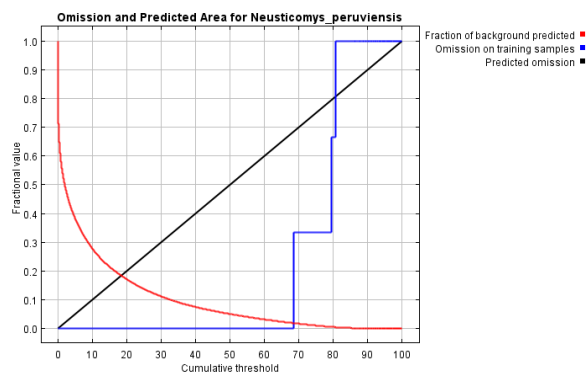
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.020	Fixed cumulative value 1	0.369	0.000
5.000	0.078	Fixed cumulative value 5	0.235	0.000
10.000	0.143	Fixed cumulative value 10	0.172	0.000
21.464	0.279	Minimum training presence	0.105	0.000
21.464	0.279	10 percentile training presence	0.105	0.000
21.489	0.279	Equal training sensitivity and specificity	0.105	0.111
21.464	0.279	Maximum training sensitivity plus specificity	0.105	0.000
3.492	0.057	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.267	0.000
12.486	0.173	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.152	0.000

Maxent model for Neusticomys peruvienis

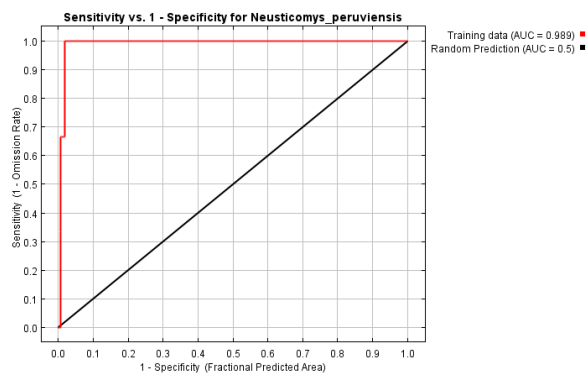
This page contains some analysis of the Maxent model for Neusticomys peruvienis, created Wed Jan 30 18:26:35 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.895 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

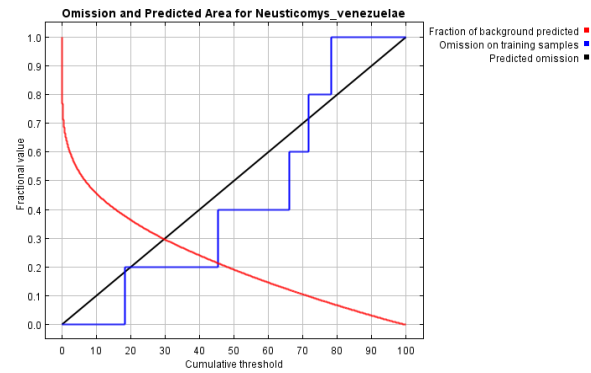
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.023	Fixed cumulative value 1	0.567	0.000
5.000	0.072	Fixed cumulative value 5	0.382	0.000
10.000	0.120	Fixed cumulative value 10	0.278	0.000
68.444	0.611	Minimum training presence	0.019	0.000
68.444	0.611	10 percentile training presence	0.019	0.000
68.444	0.611	Equal training sensitivity and specificity	0.019	0.000
68.444	0.611	Maximum training sensitivity plus specificity	0.019	0.000
5.648	0.080	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.365	0.000
14.907	0.177	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.216	0.000

Maxent model for Neusticomys_venezuelae

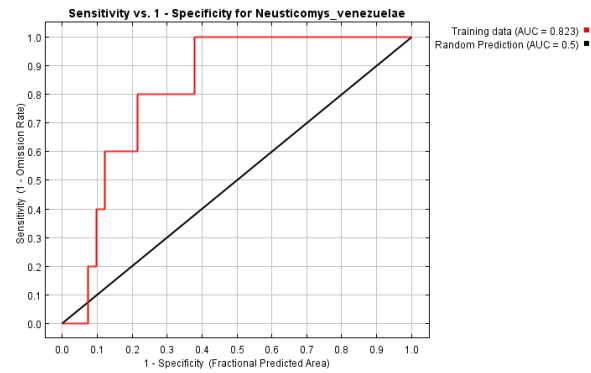
This page contains some analysis of the Maxent model for Neusticomys_venezuelae, created Wed Jan 30 18:26:52 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.779 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

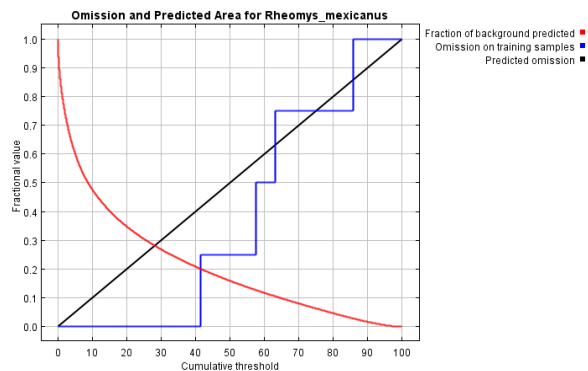
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.086	Fixed cumulative value 1	0.656	0.000
5.000	0.222	Fixed cumulative value 5	0.530	0.000
10.000	0.323	Fixed cumulative value 10	0.456	0.000
18.223	0.411	Minimum training presence	0.378	0.000
18.223	0.411	10 percentile training presence	0.378	0.000
45.292	0.534	Equal training sensitivity and specificity	0.214	0.200
18.223	0.411	Maximum training sensitivity plus specificity	0.378	0.000
3.651	0.184	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.560	0.000
3.490	0.180	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.564	0.000

Maxent model for Rheomys mexicanus

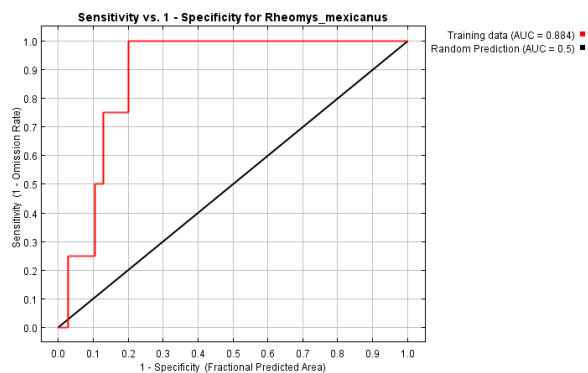
This page contains some analysis of the Maxent model for Rheomys mexicanus, created Wed Jan 30 18:27:08 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.789 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

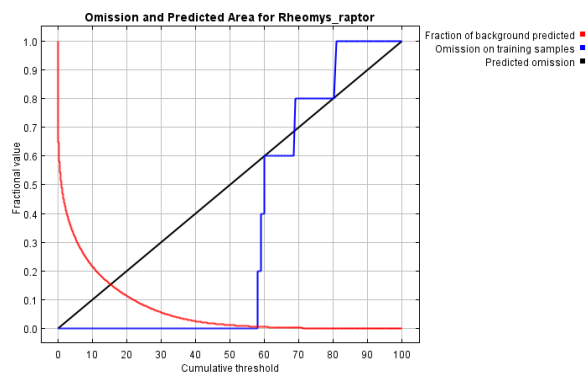
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.056	Fixed cumulative value 1	0.821	0.000
5.000	0.133	Fixed cumulative value 5	0.601	0.000
10.000	0.238	Fixed cumulative value 10	0.476	0.000
41.470	0.514	Minimum training presence	0.201	0.000
41.470	0.514	10 percentile training presence	0.201	0.000
41.490	0.514	Equal training sensitivity and specificity	0.201	0.250
41.470	0.514	Maximum training sensitivity plus specificity	0.201	0.000
7.209	0.181	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.534	0.000
6.456	0.164	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.554	0.000

Maxent model for Rheomys_raptor

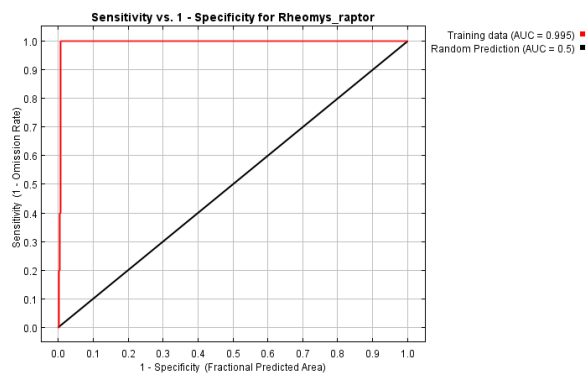
This page contains some analysis of the Maxent model for Rheomys_raptor, created Wed Jan 30 18:27:25 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.925 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

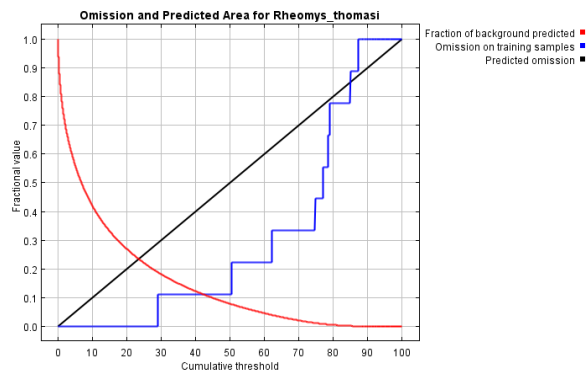
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.010	Fixed cumulative value 1	0.498	0.000
5.000	0.034	Fixed cumulative value 5	0.316	0.000
10.000	0.060	Fixed cumulative value 10	0.216	0.000
58.048	0.626	Minimum training presence	0.007	0.000
58.048	0.626	10 percentile training presence	0.007	0.000
58.048	0.626	Equal training sensitivity and specificity	0.007	0.000
58.048	0.626	Maximum training sensitivity plus specificity	0.007	0.000
5.518	0.036	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.303	0.000
23.033	0.128	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.093	0.000

Maxent model for Rheomys_thomasi

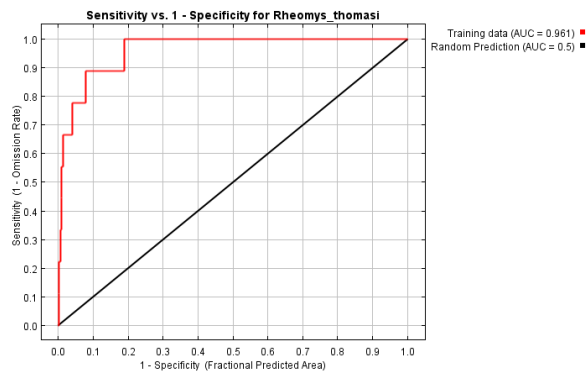
This page contains some analysis of the Maxent model for Rheomys_thomasi, created Wed Jan 30 18:27:42 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.841 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.



Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 \times \text{training omission rate} + .04 \times \text{cumulative threshold} + 1.6 \times \text{fractional predicted area}$.

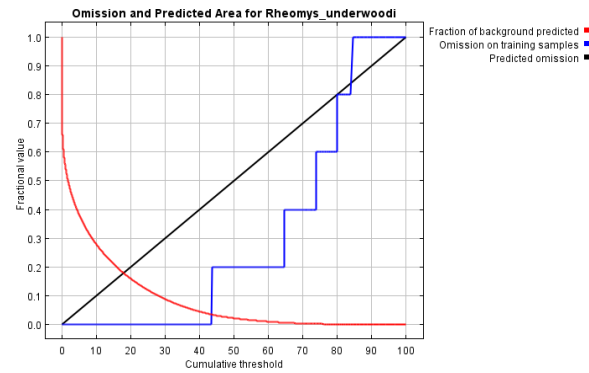
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.027	Fixed cumulative value 1	0.793	0.000
5.000	0.075	Fixed cumulative value 5	0.561	0.000
10.000	0.123	Fixed cumulative value 10	0.420	0.000
29.139	0.293	Minimum training presence	0.189	0.000
29.139	0.293	10 percentile training presence	0.189	0.000
42.555	0.394	Equal training sensitivity and specificity	0.111	0.111
29.139	0.293	Maximum training sensitivity plus specificity	0.189	0.000
8.339	0.108	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.458	0.000
17.286	0.195	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.302	0.000

Maxent model for Rheomys_underwoodi

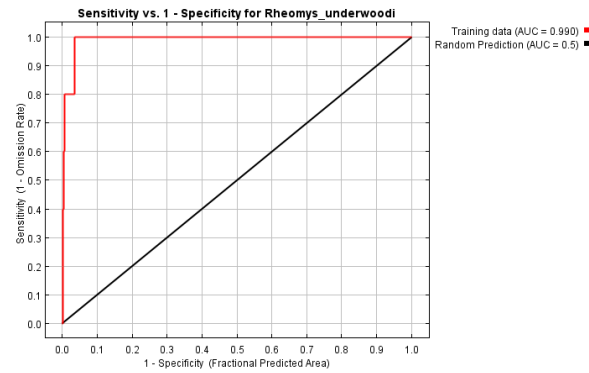
This page contains some analysis of the Maxent model for Rheomys_underwoodi, created Wed Jan 30 18:28:00 COT 2013 using Maxent version 3.3.3e. If you would like to do further analyses, the raw data used here is linked to at the end of this page.

Analysis of omission/commission

The following picture shows the omission rate and predicted area as a function of the cumulative threshold. The omission rate is calculated both on the training presence records, and (if test data are used) on the test records. The omission rate should be close to the predicted omission, because of the definition of the cumulative threshold.



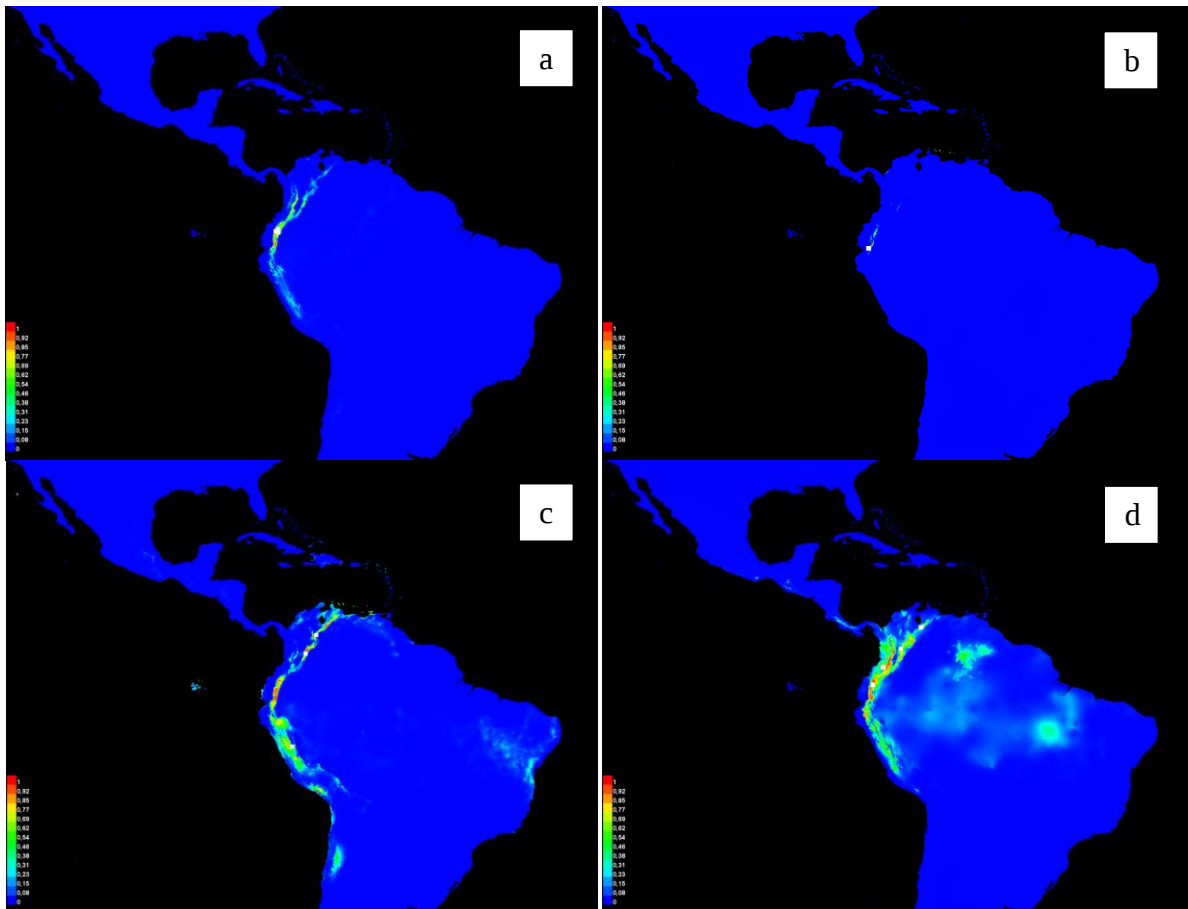
The next picture is the receiver operating characteristic (ROC) curve for the same data. Note that the specificity is defined using predicted area, rather than true commission (see the paper by Phillips, Anderson and Schapire cited on the help page for discussion of what this means). This implies that the maximum achievable AUC is less than 1. If test data is drawn from the Maxent distribution itself, then the maximum possible test AUC would be 0.908 rather than 1; in practice the test AUC may exceed this bound.

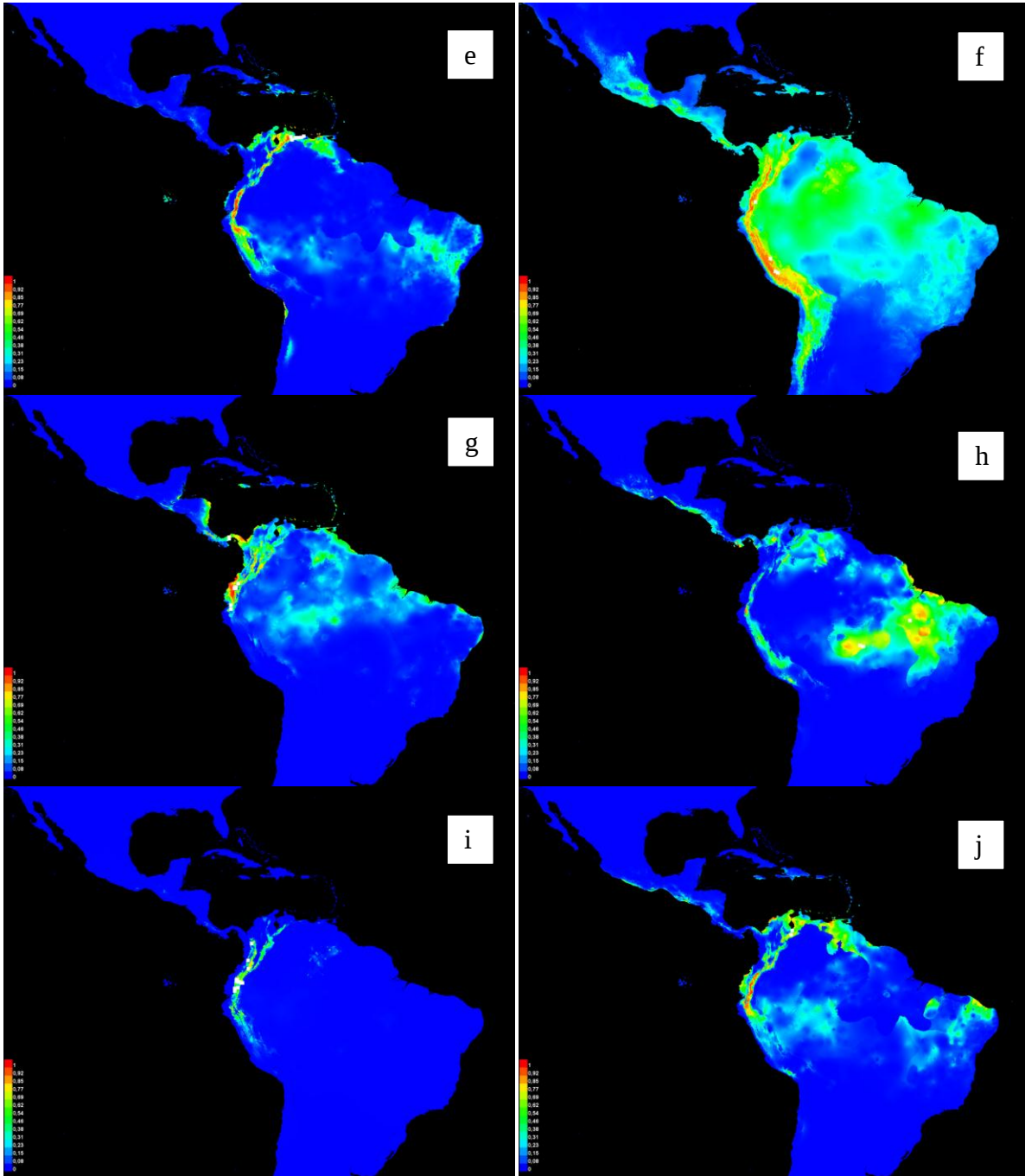


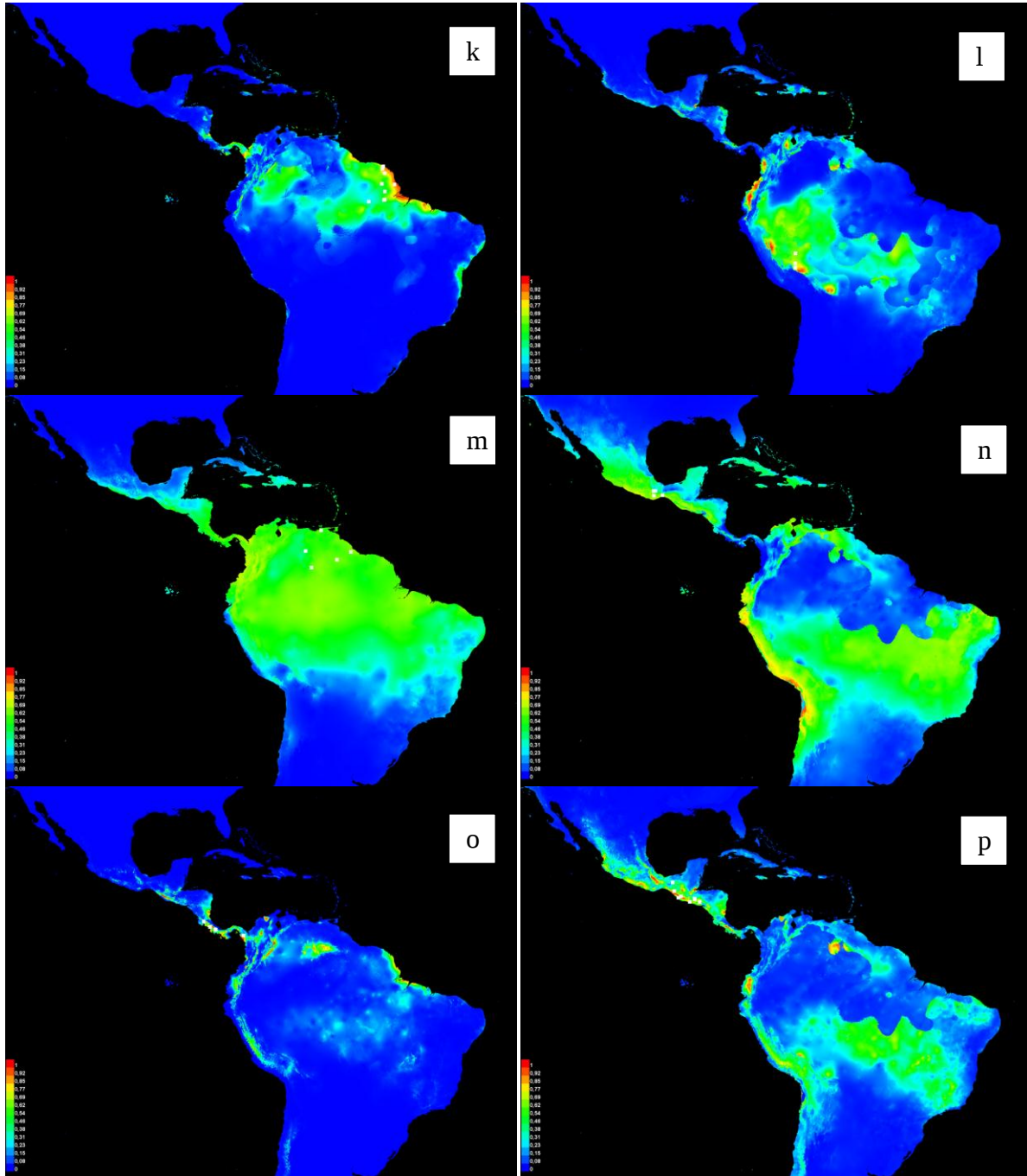
Some common thresholds and corresponding omission rates are as follows. If test data are available, binomial probabilities are calculated exactly if the number of test samples is at most 25, otherwise using a normal approximation to the binomial. These are 1-sided p-values for the null hypothesis that test points are predicted no better than by a random prediction with the same fractional predicted area. The "Balance" threshold minimizes $6 \times \text{training omission rate} + .04 \times \text{cumulative threshold} + 1.6 \times \text{fractional predicted area}$.

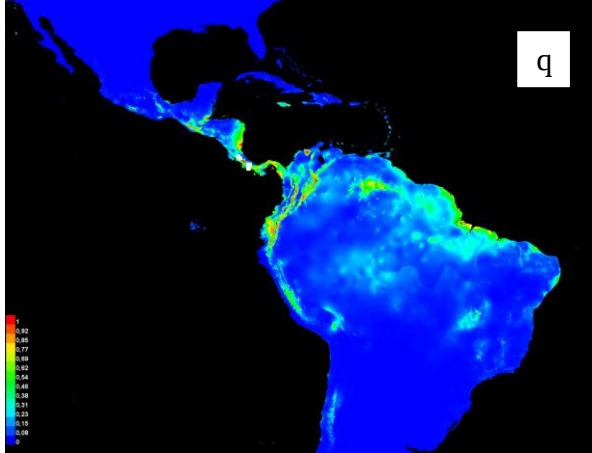
Cumulative threshold	Logistic threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate
1.000	0.018	Fixed cumulative value 1	0.547	0.000
5.000	0.049	Fixed cumulative value 5	0.382	0.000
10.000	0.079	Fixed cumulative value 10	0.279	0.000
43.508	0.350	Minimum training presence	0.035	0.000
43.508	0.350	10 percentile training presence	0.035	0.000
43.508	0.350	Equal training sensitivity and specificity	0.035	0.000
43.508	0.350	Maximum training sensitivity plus specificity	0.035	0.000
5.526	0.052	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.368	0.000
22.669	0.150	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.137	0.000

7.6. Anexo 6: Modelos de distribución potencial preparados en el software libre Maxent, con los datos históricos de presencia obtenidos de varias fuentes: * representa las especies endémicas. Las especies están distinguidas por la abreviatura del género y la especie. a) *Anotomys leander, b) *Chibchanomys orcesi**, c) *Chibchanomys trichotis*, d) *Ichthyomys hydrobates*, e) *Ichthyomys pittieri**, f) *Ichthyomys stolzmanni*, g) *Ichthyomys tweedii*, h) *Neusticomys ferreirai**, i) *Neusticomys monticolus*, j) *Neusticomys mussoi**, k) *Neusticomys oyapocki*, l) *Neusticomys peruviansis**, m) *Neusticomys venezuelae*, n) *Rheomys mexicanus**, o) *Rheomys raptor*, p) *Rheomys thomasi*, q) *Rheomys underwoodi***











7.7. Anexo 7: muestra las estimaciones de las contribuciones relativas de las variables ambientales en el modelo de Maxent.

Anotomys leander

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO5	47.7	0
BIO3	23.7	0
BIO4	8.9	0
BIO7	5	0
BIO10	4.6	0
BIO15	3.9	0
BIO9	3.2	0
BIO16	2.8	0
BIO8	0.2	0
BIO2	0	0
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	0
BIO18	0	0
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	1.2
BIO15	0	2.6
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	14.4
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	78
BIO3	0	3.9
BIO2	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Chibchanomys orcesi

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO5	55.9	0
BIO7	33.3	0
BIO18	5.4	0
BIO13	1.5	0
BIO19	1.1	0
BIO8	1.1	0
BIO3	0.7	0
BIO9	0.5	0
BIO16	0.4	0
BIO11	0.1	0
BIO15	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	0.2
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	1
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	98.9
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	0
BIO4	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Chibchanomys trichotis

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable Percent contribution Permutation importance

BIO4	38.7	0
BIO13	33.4	0
BIO10	16	0
BIO5	4.9	0
BIO15	3.4	0
BIO3	1.7	0
BIO6	1.5	0
BIO9	0.4	0
BIO3	0	1
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	0
BIO18	0	0
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0.1
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	23.7
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0
BIO7	0	0
BIO6	0	0.7
BIO5	0	0
BIO4	0	74.5
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Ichthyomys hydrobates

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO4	55	0
BIO10	18.5	0
BIO3	11.4	0
BIO5	10.7	0
BIO1	2.8	0
BIO2	1.1	0
BIO18	0.3	0
BIO11	0.2	0
BIO5	0	0
BIO4	0	79.1
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	0.5
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	20.5
BIO1	0	0
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0
BIO7	0	0
BIO6	0	0
BIO6	0	0



Ichthyomys pittieri

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO4	45.3	0
BIO13	33.7	0
BIO19	10.8	0
BIO15	4.3	0
BIO17	3.1	0
BIO7	2.7	0
BIO3	0.1	0
BIO18	0	0
BIO8	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	7.1
BIO18	0	0
BIO17	0	7.2
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	5.9
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	20
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	2.4
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	57.5
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Ichthyomys stolzmanni

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO10	32.2	0
BIO4	32	0
BIO3	23.1	0
BIO8	5.8	0
BIO5	4.9	0
BIO2	1.7	0
BIO1	0.3	0
BIO11	0	0
BIO4	0	24.6
BIO3	0	54.1
BIO2	0	9.1
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	0
BIO18	0	0
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0
BIO7	0	0
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	12.2



Ichthyomys tweedii

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO7	46.4	0
BIO18	21.9	0
BIO14	12.4	0
BIO4	11.2	0
BIO17	5	0
BIO3	2.7	0
BIO5	0.2	0
BIO1	0.1	0
BIO15	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	6.9
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0.1
BIO14	0	13.2
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	60.5
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0.3
BIO4	0	19



Neusticomys ferreirai

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO4	56.3	0
BIO14	21.9	0
BIO18	11.9	0
BIO12	4.5	0
BIO16	3.6	0
BIO2	1.4	0
BIO10	0.4	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	67.5
BIO3	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	5.6
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	8.5
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	6.6
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	9.6
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	2.2
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0
BIO7	0	0
BIO6	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Neusticomys monticolus

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO4	48.8	0
BIO10	23.5	0
BIO1	14.9	0
BIO17	4.9	0
BIO3	1.6	0
BIO6	1.5	0
BIO18	1.4	0
BIO13	1.1	0
BIO7	1	0
BIO15	0.9	0
BIO11	0.4	0
BIO16	0	0
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	0.3
BIO17	0	0.2
BIO16	0	0
BIO15	0	0.1
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0.2
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	2.7
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0.1
BIO6	0	0.2
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	95.3
BIO3	0	0.9
BIO2	0	0
BIO2	0	0



Neusticomys mussoi

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO3	38.8	0
BIO19	29.7	0
BIO4	19.5	0
BIO7	9.3	0
BIO18	2.1	0
BIO2	0.4	0
BIO8	0.1	0
BIO5	0	0
BIO4	0	75.3
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	24
BIO18	0	0.3
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0.3
BIO7	0	0
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Neusticomys oyapocki

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO2	20.9	0
BIO6	18.9	0
BIO19	16.4	0
BIO18	14.3	0
BIO4	10.5	0
BIO7	6.7	0
BIO12	6	0
BIO16	3.3	0
BIO15	1.8	0
BIO9	0.6	0
BIO1	0.5	0
BIO11	0.2	0
BIO3	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	8.3
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	19.5
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	2.1
BIO9	0	0
BIO8	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	22.6
BIO3	0	0
BIO2	0	21.3
BIO19	0	0
BIO18	0	26.2
BIO17	0	0



Neusticomys peruvienis

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO18	60.4	0
BIO4	25.6	0
BIO19	9	0
BIO15	2.2	0
BIO1	1.8	0
BIO2	0.8	0
BIO8	0.1	0
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	50.2
BIO3	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	1.8
BIO19	0	14.5
BIO18	0	32.4
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0.9
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	0.2
BIO7	0	0
BIO7	0	0
BIO6	0	0
BIO6	0	0



Neusticomys venezuelae

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO4	94	0
BIO7	6	0
BIO8	0	0
BIO7	0	17.8
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	79.9
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	2.3
BIO3	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	0
BIO19	0	0
BIO18	0	0
BIO18	0	0
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Rheomys mexicanus

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO19	46.1	0
BIO4	35.4	0
BIO15	17.8	0
BIO9	0.7	0
BIO3	0	0
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	23.6
BIO3	0	0.4
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	59.2
BIO18	0	0
BIO18	0	0
BIO17	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	13
BIO9	0	3.8
BIO8	0	0
BIO8	0	0
BIO7	0	0
BIO7	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0
BIO13	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Rheomys raptor

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO13	46.8	0
BIO4	15.1	0
BIO5	12.5	0
BIO17	11.5	0
BIO10	3.6	0
BIO1	3.4	0
BIO7	2.2	0
BIO12	2	0
BIO16	1.8	0
BIO8	1.2	0
BIO19	0	0
BIO3	0	0
BIO18	0	0
BIO18	0	0
BIO17	0	34.7
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	0.3
BIO12	0	36.5
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	17.5
BIO7	0	7
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	3.9
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	0.2



Rheomys thomasi

Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO13	63.2	0
BIO19	26.2	0
BIO4	3.3	0
BIO15	3.1	0
BIO17	2.6	0
BIO8	0.9	0
BIO7	0.6	0
BIO18	0	0
BIO4	0	1.8
BIO3	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	0
BIO2	0	0
BIO19	0	33.6
BIO18	0	0
BIO17	0	0
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	56.1
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	2.6
BIO7	0	6
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO5	0	0
BIO12	0	0
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO10	0	0
BIO1	0	0
BIO1	0	0



Rheomys underwoodi

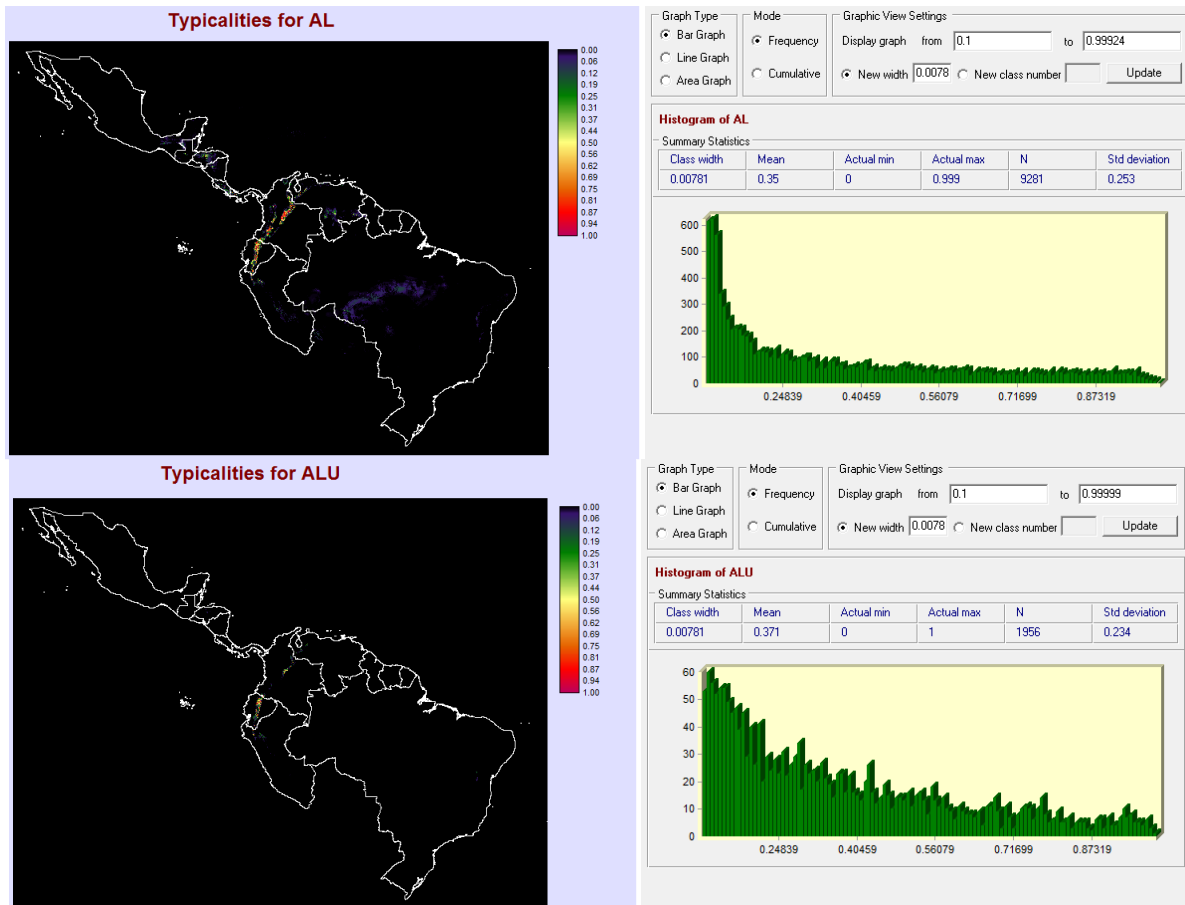
Analysis of variable contributions

The following table gives estimates of relative contributions of the environmental variables to the Maxent model. To determine the first estimate, in each iteration of the training algorithm, the increase in regularized gain is added to the contribution of the corresponding variable, or subtracted from it if the change to the absolute value of lambda is negative. For the second estimate, for each environmental variable in turn, the values of that variable on training presence and background data are randomly permuted. The model is reevaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC is shown in the table, normalized to percentages. As with the variable jackknife, variable contributions should be interpreted with caution when the predictor variables are correlated.

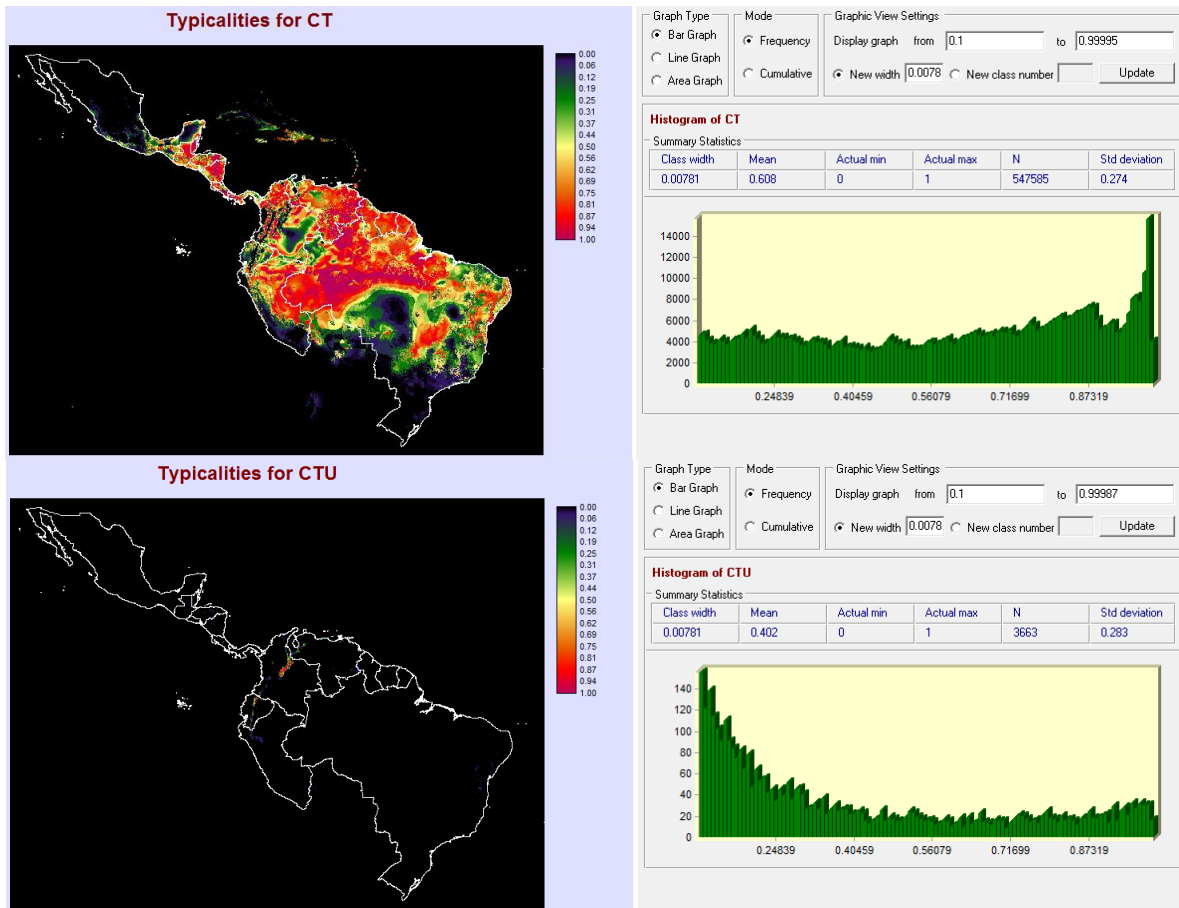
Variable	Percent contribution	Permutation importance
BIO5	28.2	0
BIO13	24.2	0
BIO4	18	0
BIO7	15	0
BIO14	5.9	0
BIO2	4.8	0
BIO17	2	0
BIO8	0.9	0
BIO19	0.6	0
BIO10	0.3	0
BIO12	0.1	0
BIO18	0	0
BIO18	0	0
BIO17	0	6.5
BIO16	0	0
BIO16	0	0
BIO15	0	0
BIO15	0	0
BIO14	0	0
BIO13	0	39.6
BIO12	0	0
BIO11	0	0
BIO11	0	0
BIO10	0	0
BIO9	0	0
BIO9	0	0
BIO8	0	34.9
BIO7	0	4.1
BIO6	0	0
BIO6	0	0
BIO5	0	0
BIO4	0	9
BIO3	0	0
BIO3	0	0
BIO2	0	5.5
BIO19	0	0.4
BIO1	0	0
BIO1	0	0

7.8. Anexo 8: Mapas de confianza de áreas de distribución coherente expresada mediante la tipicidad de Mahalanobis. * especies endémicas.

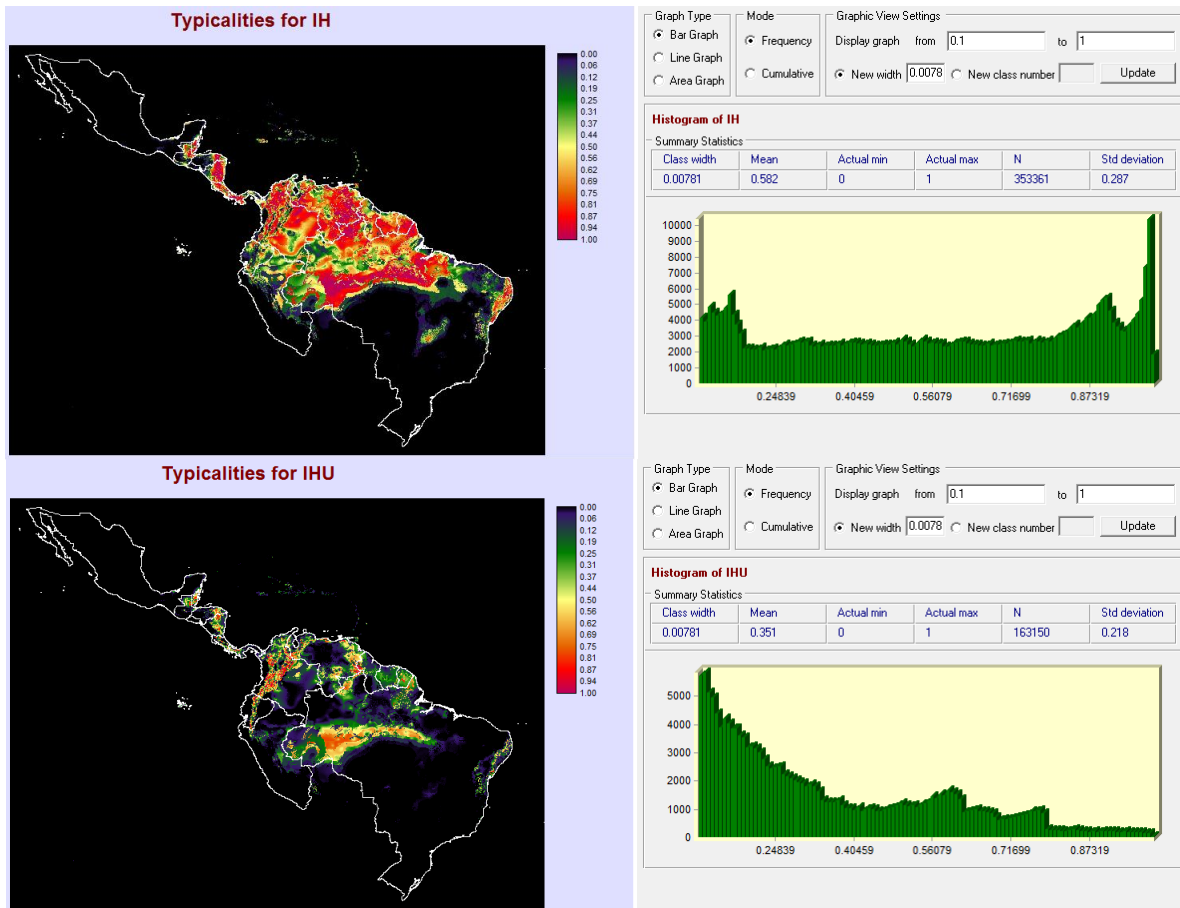
*Anotomys leander**



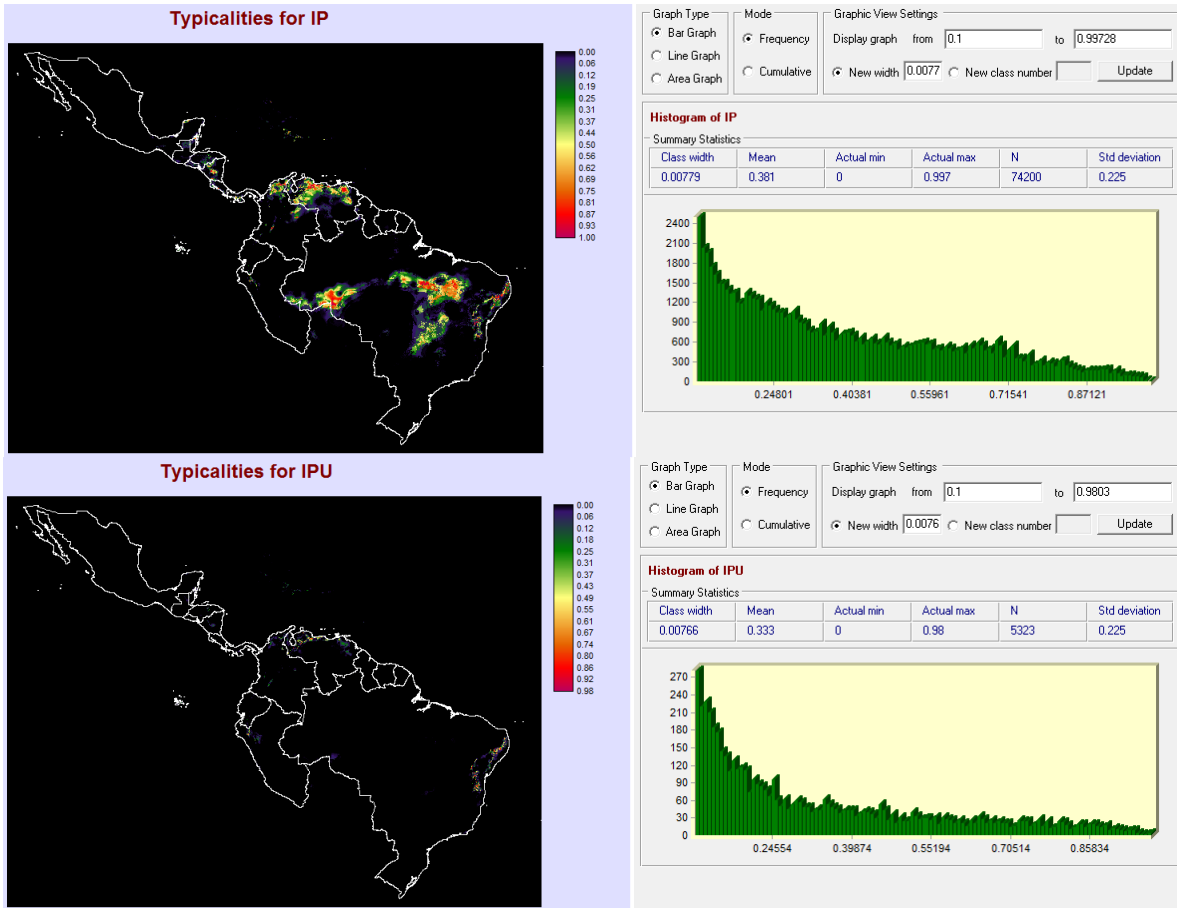
Chibchanomys trichotis



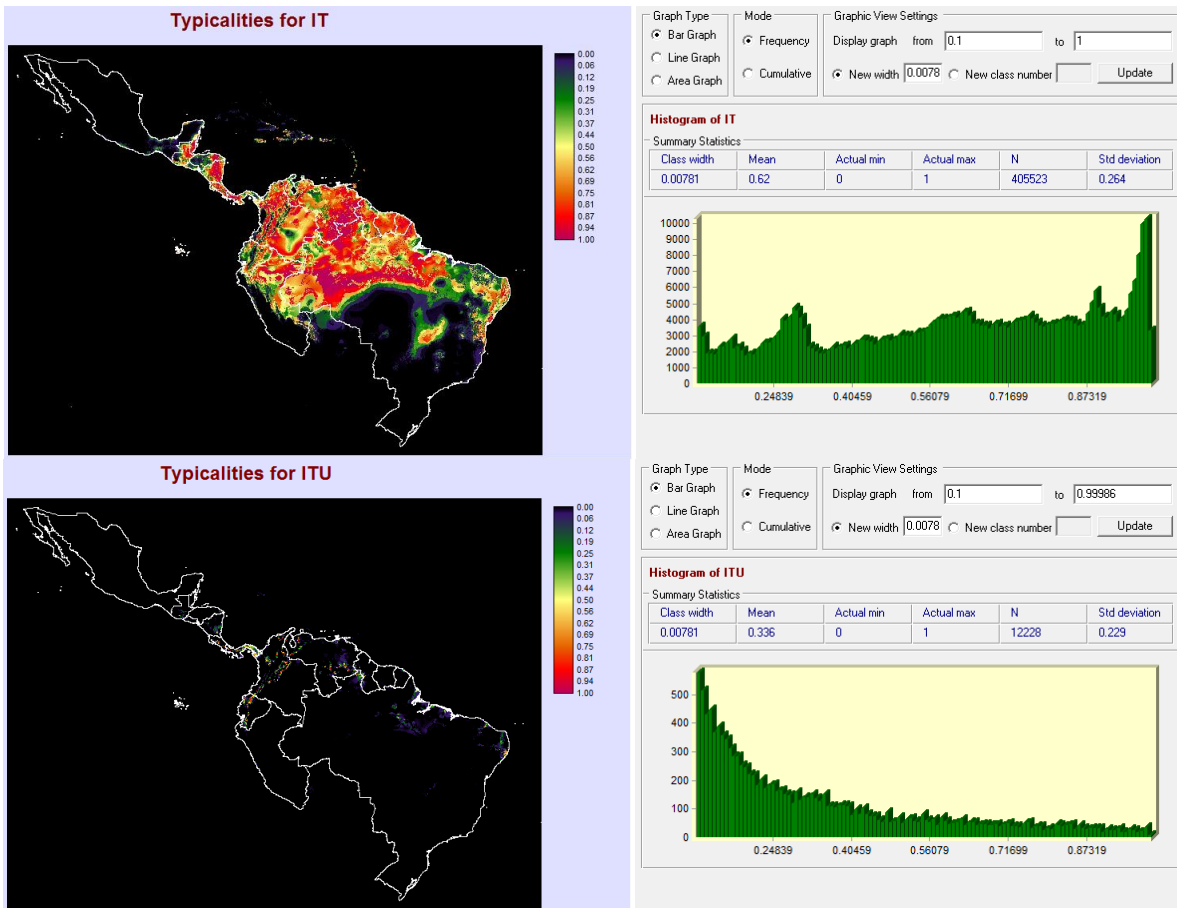
Ichthyomys hydrobates



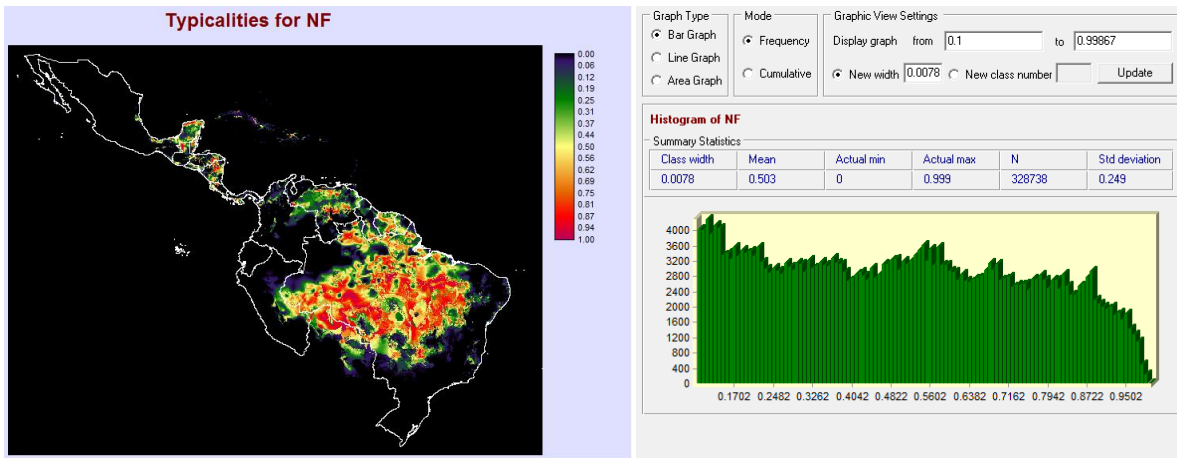
*Ichthyomys pittieri**



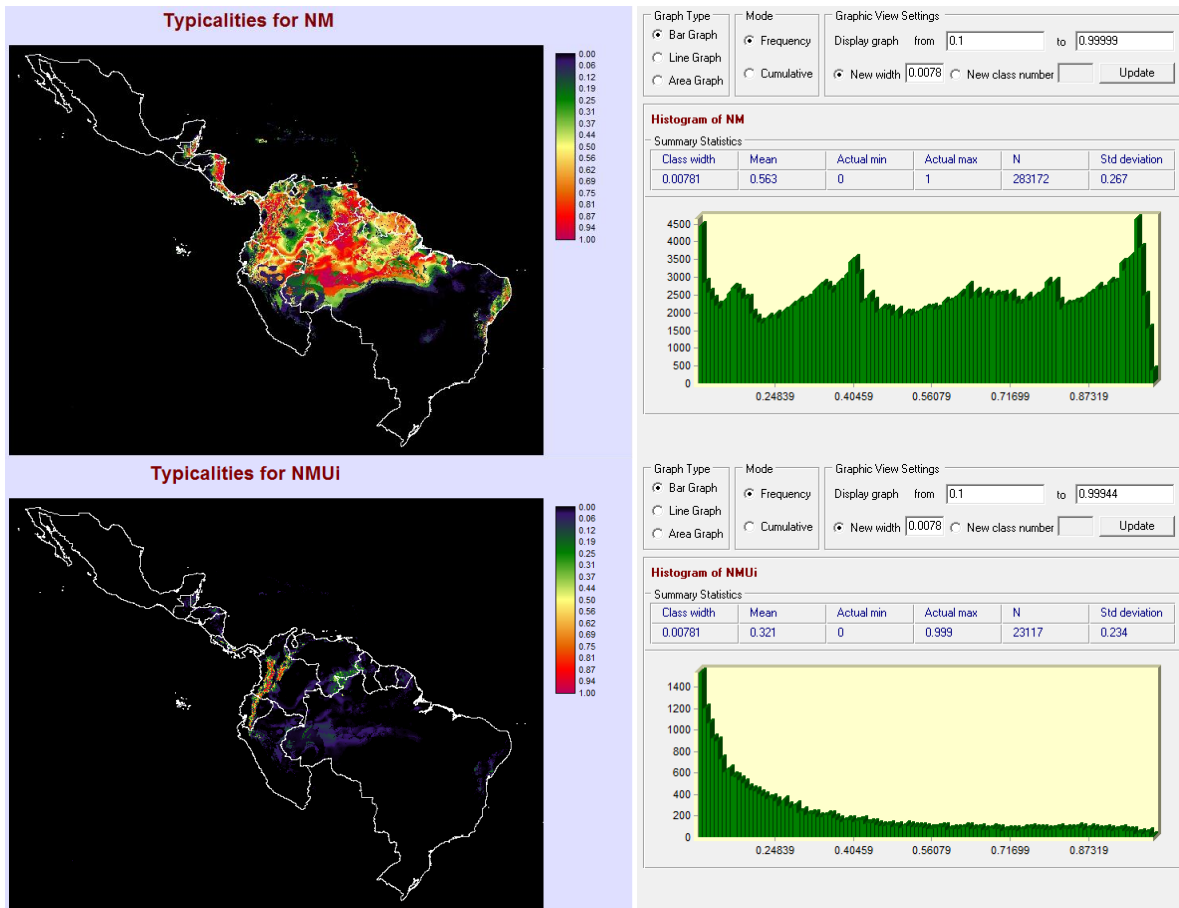
Ichthyomys tweedii



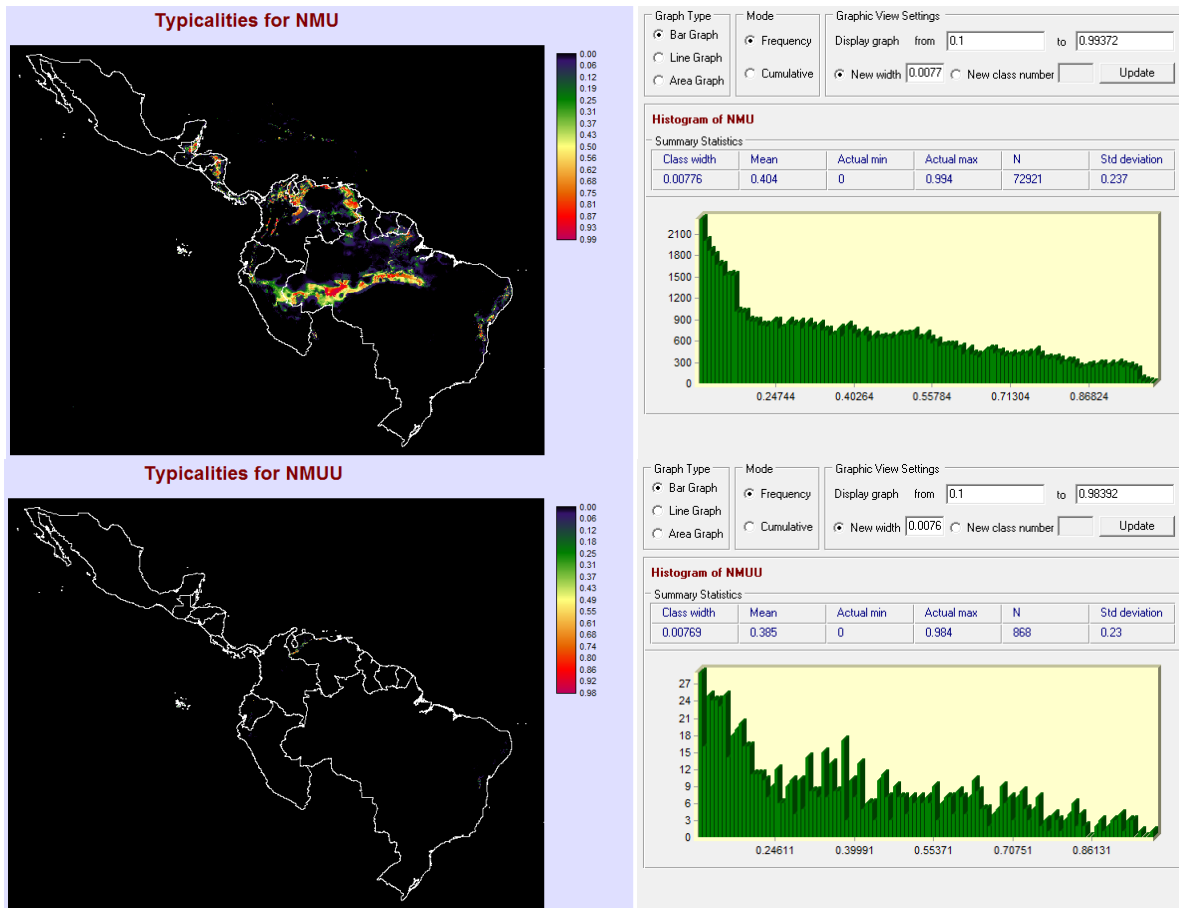
*Neusticomys ferreirai**



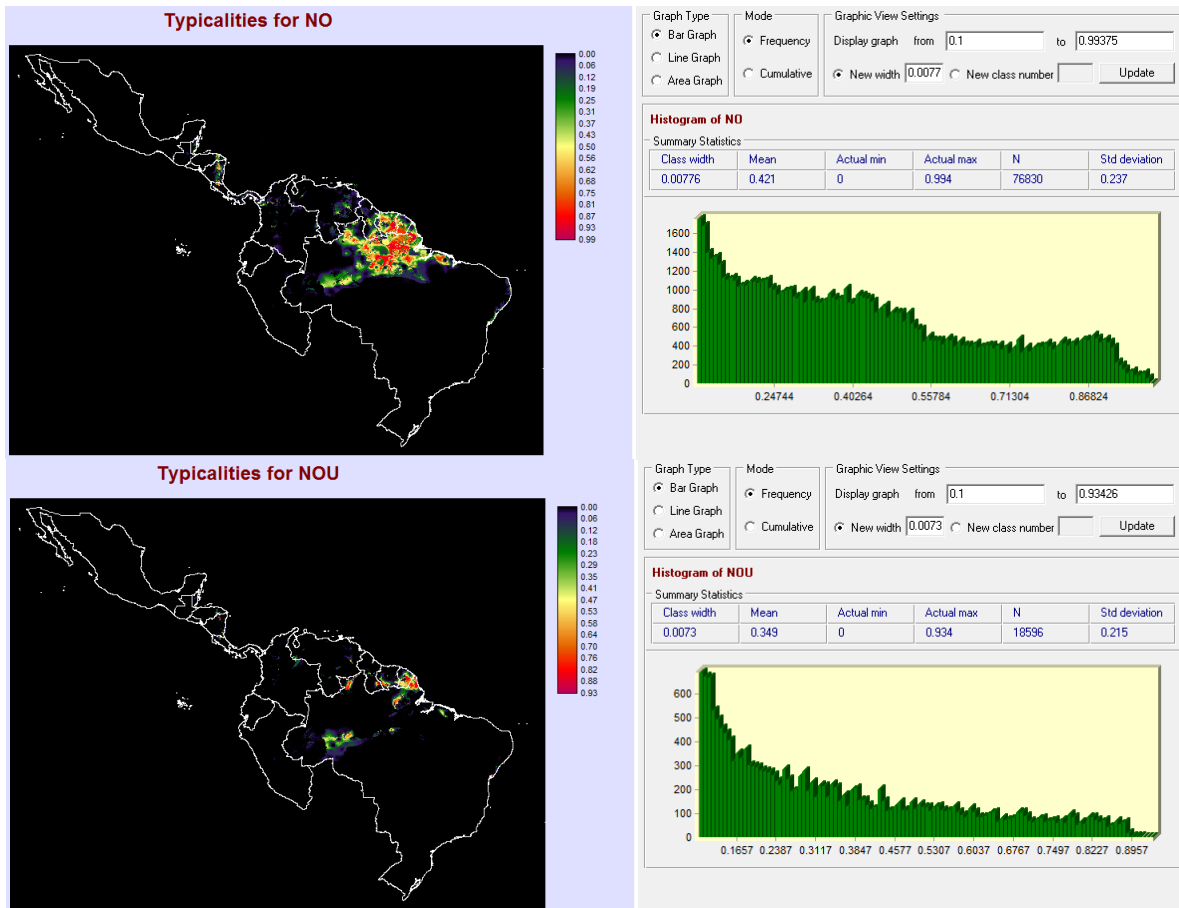
Neusticomys monticolus



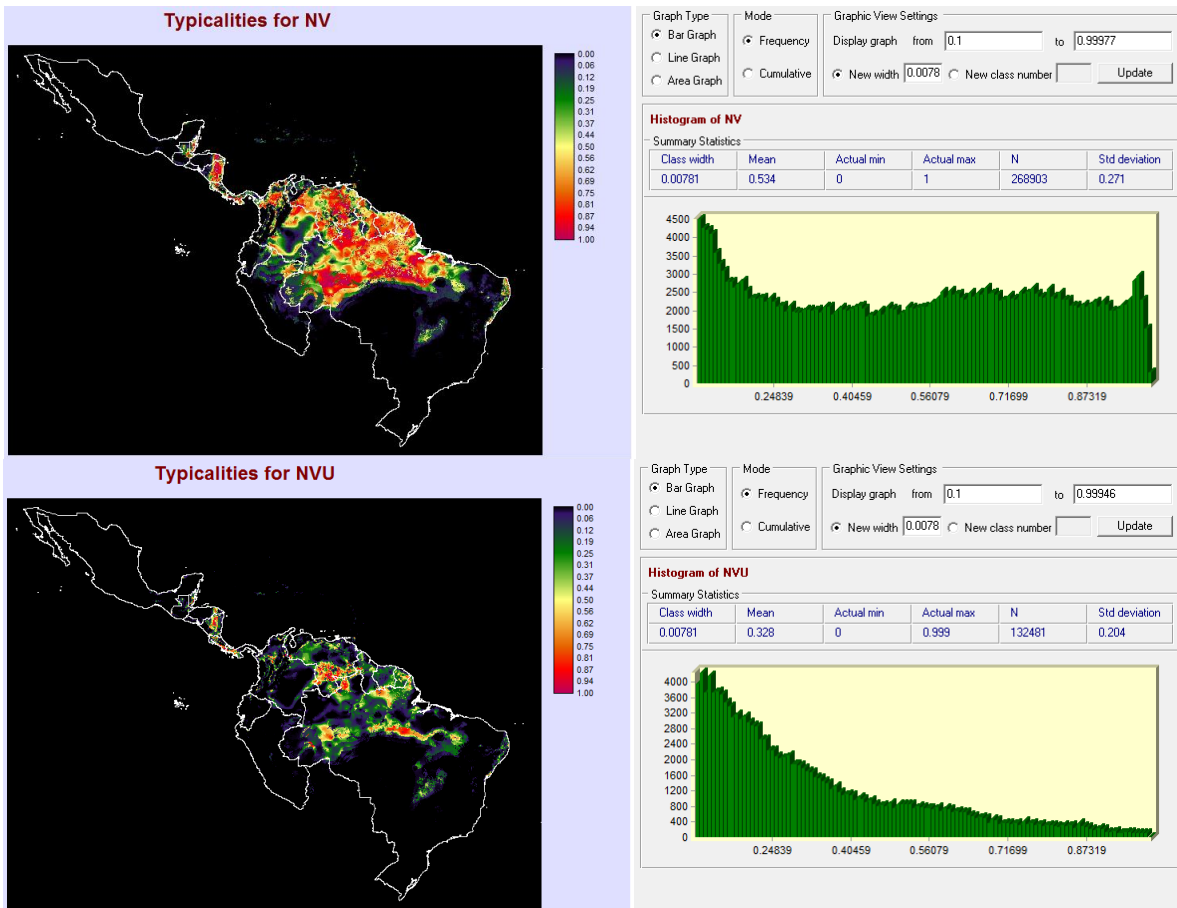
*Neusticomys mussoi**



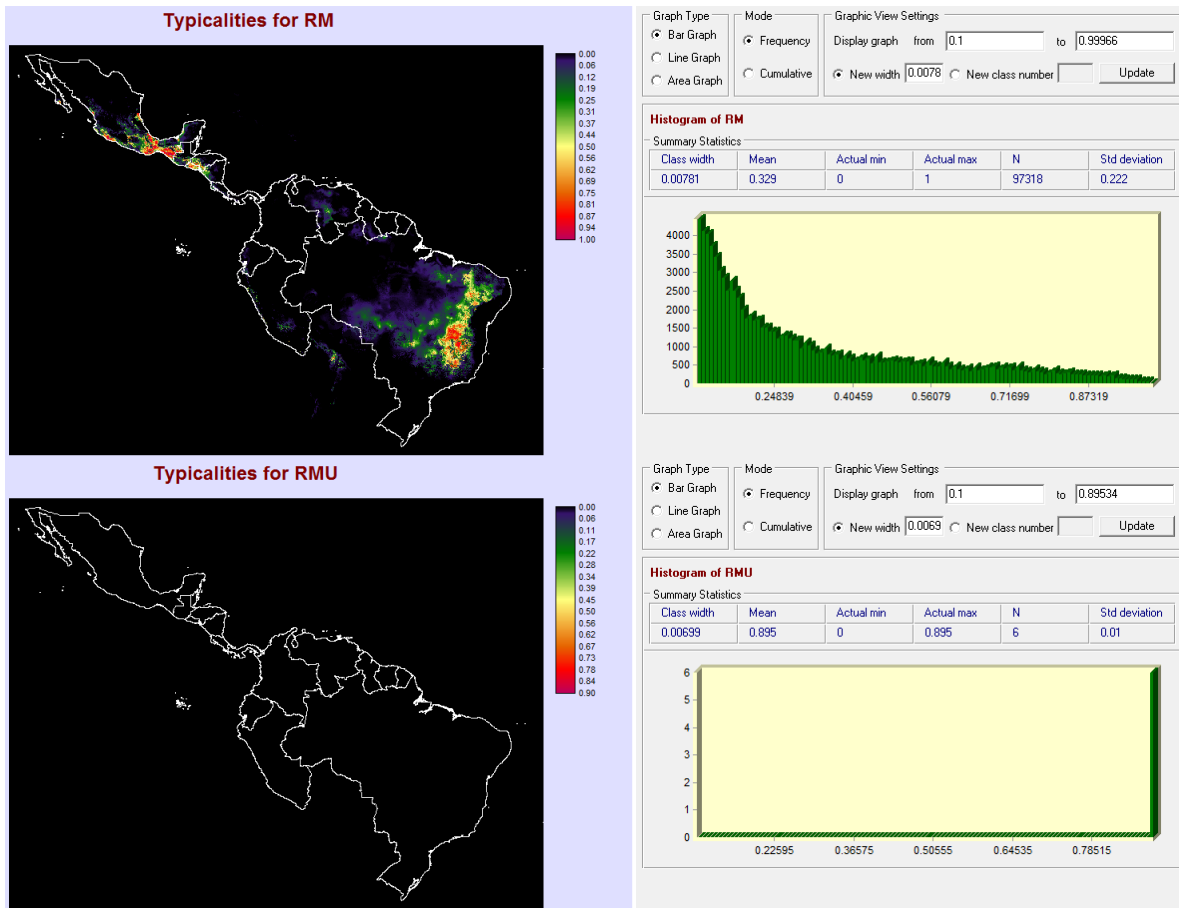
Neusticomys oyapocki



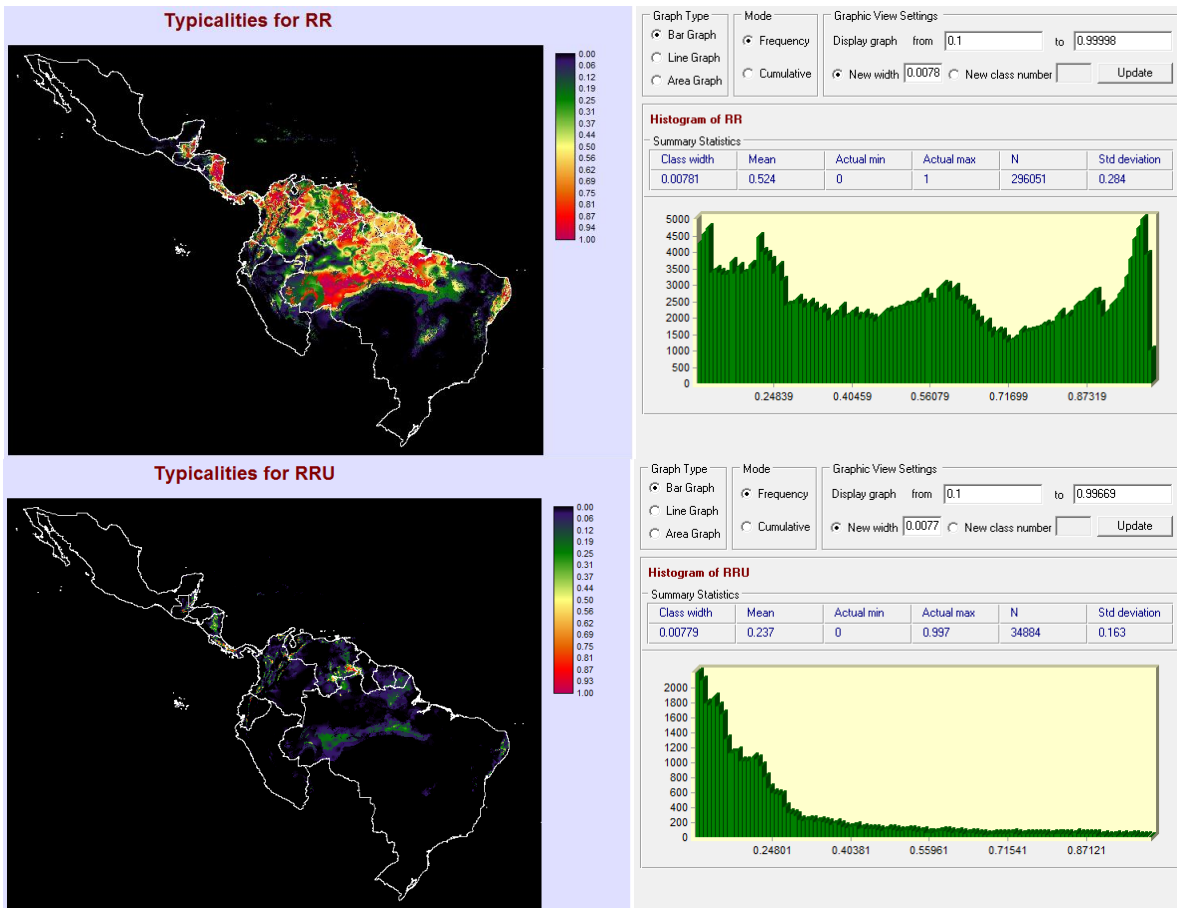
Neusticomys venezuelae



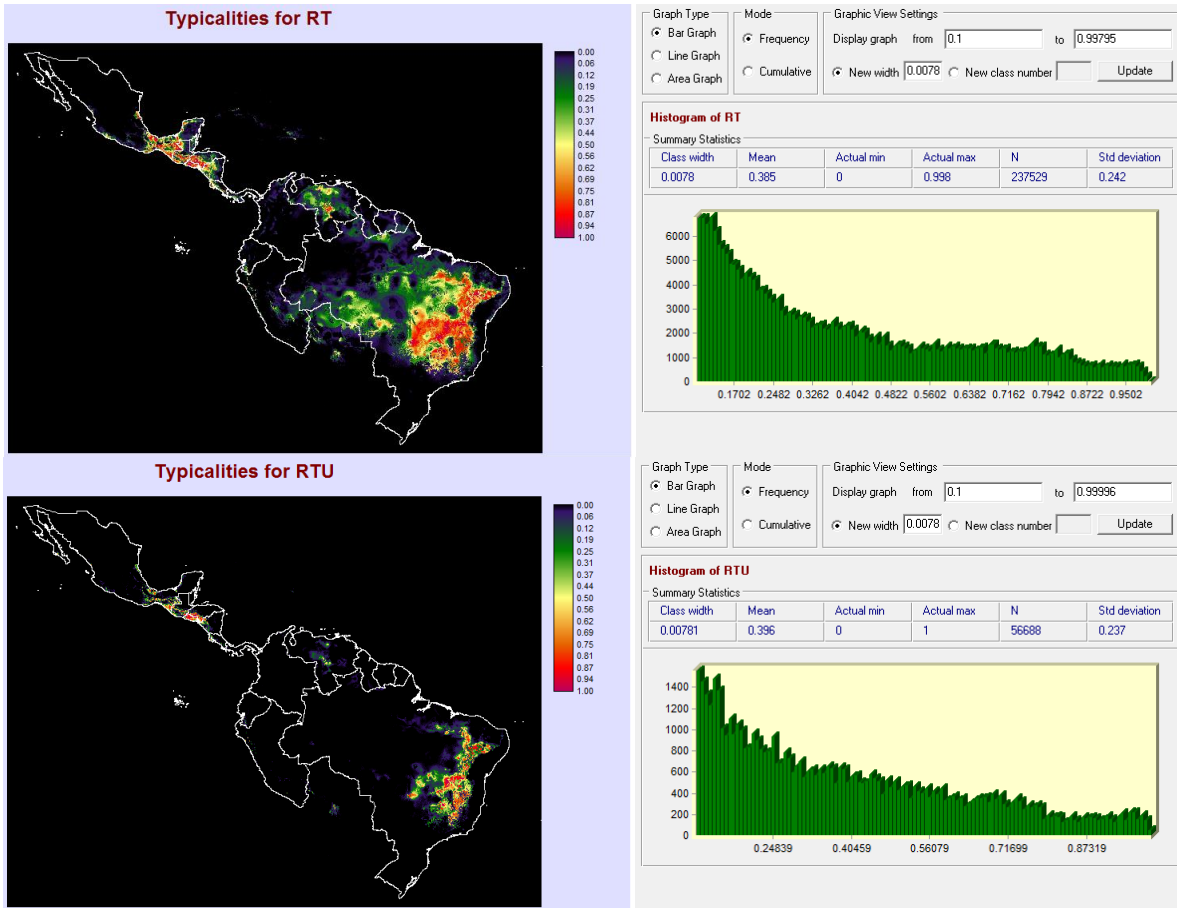
*Rheomys mexicanus**



Rheomys raptor



Rheomys thomasi



Rheomys underwoodi

