

Morfometría craneal y modelamiento de nicho de la ardilla de cola roja
(*Syntheosciurus granatensis*) en Colombia

Jhoann Sebastián Villarreal Calderón

Trabajo de Grado para Optar al Título de Biólogo

Director

Víctor Hugo Serrano Cardozo

Doctor en Ciencias Biológicas

Codirectora

Martha Patricia Ramírez Pinilla

Doctora en Ciencias Biológicas

Codirector

Javier Enrique Colmenares Pinzón

Magíster en Biología

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Biología

Bucaramanga

2023

Dedicatoria

Este trabajo que representa la culminación de uno de los procesos más importantes de mi vida va dedicado a mi mamá, mi papá, y mis hermanos. Gracias a ellos no sería quien soy, y gracias a ellos no estaría donde estoy. Cada paso valioso que doy, cada logro que alcanzo no es solo mío, es de ellos también, porque me han animado, escuchado, inspirado y lo más importante me han apoyado. Gracias a mi familia pude conseguir entrar, avanzar y terminar una carrera universitaria hermosa, de la que me fui enamorando a través del tiempo y la cual respeto profundamente. Por ellos y por mí espero representar de la mejor manera lo que implica tener el título profesional de Biólogo.

Agradecimientos

Aunque sé que nunca leerá esto y no lo entenderá le quiero agradecer a mi perro, Mateo, porque él inconscientemente me dio mucho ánimo y energía en los días y noches que me la pase estudiando y haciendo trabajos, el verlo al lado mío acompañándome era ese tanque de energía que necesitaba y gracias a él me esforzaba un poco más.

Agradezco a todos los amigos que hice en estos años y a aquellas personas que les tengo un gran cariño y les deseo lo mejor: Duban, Ari, Erika, Luis, Víctor, Silvia, Olga, Sofía, Masciel, Arturo, Carina, Jesús, Cristian y Julia, aprendí de ustedes y me hicieron disfrutar mucho de los momentos que viví en la carrera.

A Cristina por todos estos años de amistad, por hacerme reír, por seguirme la cuerda, por ser un apoyo siempre, por mostrarme una visión diferente de las cosas y por hacerme sentir que siempre estará ahí para cuando necesite un consejo. Una de las razones por la que recordaré estos años con tanta alegría y aprecio es porque pude estudiar esta carrera con ella.

Al profesor Víctor Hugo Serrano por su orientación, su carisma y por el amor y profesionalismo con el que enseña, por hacer ver fácil lo que en un inicio parece difícil, aprendí mucho de usted tanto para el mundo científico como para la vida. A la profesora Martha Patricia Ramírez por enseñarme la importancia de cuidar los pequeños detalles al momento de hacer las cosas. Y a Javier Colmenares por todos los conocimientos que me transmitió y me hizo adentrarme un poco más en la rama de la mastozoología.

Finalmente, a la Universidad Industrial de Santander, por darme la oportunidad de poder cumplir una de las metas en mi vida. A la Escuela de Biología y al Grupo de Estudios en Biodiversidad (GEBIO) por darme las herramientas para poder conocer y aprender sobre esta hermosa ciencia.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	12
1. Objetivos.....	15
1.1 Objetivo general.....	15
1.2. Objetivos específicos	15
2. Competencias.....	16
3. Cuerpo de trabajo.....	17
3.1 Métodos.....	17
3.1.1 Muestreo y clasificación de cráneos	17
3.1.2 Recopilación de datos morfométricos.....	17
3.1.3 Análisis de datos morfométricos.....	19
3.1.4 Modelamiento de nicho ecológico.....	20
3.1.5 Análisis de datos climáticos.....	21
3.1.6 Relación entre variables morfométricas y ambientales	22
3.2 Resultados	22
3.2.1 Alometría del cráneo.....	22
3.2.2 Variación del cráneo	24
3.2.2.1 Variación del cráneo dorsal	24
3.2.2.2 Variación del cráneo ventral	26
3.2.2.3 Variación del cráneo lateral	28
3.2.3 Dimorfismo sexual.....	30
3.2.4 Diferencias craneales entre clústeres geográficos.....	31

3.2.5 Modelamiento de nicho ecológico	36
3.2.6 Diferencias ambientales entre clústeres geográfico	37
3.2.7 Relación entre variables morfométricas y ambientales	39
3.3 Discusión.....	43
4. Conclusiones	50
Referencias Bibliográficas	51
Apéndices.....	58

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. Regresiones entre la forma del cráneo y el logaritmo natural del tamaño del centroide en cada grupo geográfico.....	23
Tabla 2. ANOVA de Procrustes entre sexos para tres vistas craneales	30
Tabla 3. ANOVA de Procrustes entre grupos geográficos para tres vistas craneales	31
Tabla 4. Pvalores de las distancias de Procrustes y de las distancias de Mahalanobis entre grupos geográficos a 10.000 permutaciones para la vista dorsal.....	34
Tabla 5. Pvalores de las distancias de Procrustes y de las distancias de Mahalanobis entre grupos geográficos a 10.000 permutaciones para la vista ventral	35
Tabla 6. Pvalores de las distancias de Procrustes y de las distancias de Mahalanobis entre grupos geográficos a 10.000 permutaciones para la vista lateral	35
Tabla 7. Resumen del análisis de función discriminante.....	37
Tabla 8. Distancias entre grupos geográficos para las condiciones climáticas actuales.....	38
Tabla 9. Distancias entre grupos geográficos para las condiciones climáticas en el LGM	39
Tabla 10. Coeficiente RV y su pvalor para las tres vistas craneales de <i>S. granatensis</i> con las condiciones climáticas del presente y del LGM	39

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. Localidades de los especímenes de la ardilla de cola roja, <i>Syntheosciurus granatensis</i> , utilizados en el presente estudio	18
Figura 2. Ilustración del montaje estandarizado para la toma de imágenes craneales.....	19
Figura 3. Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre las coordenadas de Procrustes en vista dorsal del cráneo.....	24
Figura 4. Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre los residuales de la regresión en vista dorsal del cráneo.....	25
Figura 5. Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre las coordenadas de Procrustes en vista ventral del cráneo.....	27
Figura 6. Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre las coordenadas de Procrustes en vista lateral del cráneo.....	28
Figura 7. Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre los residuales de la regresión en vista lateral del cráneo.....	29
Figura 8. Análisis de variables canónicas de las morfologías de los cráneos en relación al grupo geográfico para la vista dorsal	32
Figura 9. Análisis de variables canónicas de las morfologías de los cráneos en relación al grupo geográfico para la vista ventral	33
Figura 10. Análisis de variables canónicas de las morfologías de los cráneos en relación al grupo geográfico para la vista lateral	33
Figura 11. Mapas de idoneidad predicha (según Maxent) para <i>S. granatensis</i> en Colombia en el presente (A) y en el LGM (B).....	36

Figura 12. Regresión de mínimos cuadrados parciales de dos bloques para la vista dorsal de <i>S. granatensis</i> con las condiciones actuales (A) y del LGM (B)	40
Figura 13. Regresión de mínimos cuadrados parciales de dos bloques para la vista ventral de <i>S. granatensis</i> con las condiciones actuales (A) y del LGM (B)	41
Figura 14. Regresión de mínimos cuadrados parciales de dos bloques para la vista lateral de <i>S. granatensis</i> con las condiciones actuales (A) y del LGM (B)	42

Lista de Apéndices

	pág.
Apéndice A. Lista de especímenes de la ardilla de cola roja, <i>Syntheosciurus granatensis</i> , depositados en la Colección Mastozoológica de la Universidad Industrial de Santander (UIS-MHN-M) utilizados en el presente estudio.....	58
Apéndice B. <i>Landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> en la vista dorsal (a), ventral (b) y lateral (c) del cráneo en <i>Syntheosciurus granatensis</i> basados en Lu <i>et al.</i> (2014).	61
Apéndice C. Definición de <i>landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> de Lu <i>et al.</i> (2014).....	62

Resumen

Título: Morfometría craneal y modelamiento de nicho de la ardilla de cola roja (*Syntheosciurus granatensis*) en Colombia*

Autor: Jhoann Sebastián Villarreal Calderón**

Palabras Clave: Morfometría geométrica, variables climáticas, Sciuridae, taxonomía integrativa

Descripción: La taxonomía actual de la ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*, se basa en una pobre diagnosis morfológica que posiblemente no refleja su historia evolutiva. Por evidencia molecular, se propuso que la especie pudiera representar cuatro unidades evolutivas bien diferenciadas. Se ha sugerido que la morfometría y los análisis ecológicos, bajo un enfoque de taxonomía integrativa, ofrecen evidencia complementaria para diagnosticar este tipo de linajes genéticamente diferenciados. En este trabajo se evaluó la morfometría craneal de *S. granatensis*, con relación a los nichos ecológicos a lo largo de su rango distribucional en Colombia. Se realizaron análisis de morfometría geométrica para las vistas dorsal, ventral y lateral del cráneo. Se caracterizó el nicho ecológico presente y pasado de *S. granatensis* en Colombia y se evaluó si existe correlación entre las variables morfológicas y ambientales. Se encontraron diferencias significativas en la forma del cráneo, lo cual proporciona evidencia adicional que corrobora que *S. granatensis* podría ser un complejo de especies crípticas. Por otro lado, el nicho idóneo de *S. granatensis* abarca un amplio rango, desde las tierras bajas del noroeste colombiano hasta los bosques húmedos de los Andes, confirmando su tolerancia altitudinal. Durante el Último Máximo Glacial, el nicho estuvo restringido a los sistemas montañosos, habitando principalmente los Andes. La baja representatividad de localidades en los grupos no permitió que la evidencia climática apoyara la hipótesis del “complejo *granatensis*”. Finalmente, el clima parece no representar un factor importante que explique la variación en la forma del cráneo de *S. granatensis* en Colombia.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Biología. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo. Doctor en Ciencias Biológicas. Codirectora: Martha Patricia Ramírez Pinilla. Doctora en Ciencias Biológicas. Codirector: Javier Enrique Colmenares Pinzón. Magíster en Biología

Abstract

Title: Geometric morphometric and niche modeling of the red-tailed squirrel (*Syntheosciurus granatensis*) in Colombia*

Author(s): Jhoann Sebastián Villarreal Calderón**

Key Words: Geometric morphometrics, climatic variables, Sciuridae, integrative taxonomy

Description: The current taxonomic classification of the red-tailed squirrel, *Syntheosciurus granatensis*, is based on a deficient morphological diagnosis that fails to reflect the evolutionary reality of the species. Molecular evidence has indicated that *S. granatensis* may represent a cryptic species complex comprising up to four different species. In this context, under an integrative taxonomy approach, morphometrics and ecological analyses has been proposed as an approach for discriminating genetically differentiated species. In this study, we evaluated the cranial morphometrics of *S. granatensis* across its distribution range in Colombia, in relation to ecological niches. Geometric morphometric analyses were performed for dorsal, ventral, and lateral views of the skull. We characterized the present and past ecological niche of *S. granatensis* in Colombia and evaluated the correlation between morphological and environmental variables. Our results show significant differences in skull shape, providing further evidence in support of the hypothesis that *S. granatensis* is a cryptic species complex. Furthermore, we found that the ecological niche of *S. granatensis* spans a wide range, from the lowlands of northwest Colombia to the humid forests in the Andes, confirming its altitudinal tolerance. During the Last Glacial Maximum, the niche was restricted to mountain systems, particularly in the Andes. However, due to the low representativeness of localities, climatic evidence failed to support the "*granatensis* complex" hypothesis. Finally, our findings suggest that climate is not a significant factor explaining the variation in skull shape of *S. granatensis* in Colombia.

* Degree Work

** Science Faculty. Biology School. Biology. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo. PhD in Biological Sciences. Co-director: Martha Patricia Ramírez Pinilla. PhD in Biological Sciences. Co-director: Javier Enrique Colmenares Pinzón. Master in Biology

Introducción

En las últimas dos décadas, varios biólogos evolutivos han respaldado el concepto de “Linaje general” propuesto por De Queiroz (2007), en el que las especies son linajes que están evolucionando independientemente de otros linajes (Padiá *et al.*, 2010). En lugar de utilizar un único criterio como la morfología, se emplean múltiples líneas de evidencia para la delimitación de especies, tales como, genética, ecología, etología, entre otros (Vázquez-López *et al.*, 2020).

En mastozoología, el análisis de la variación en la forma del cráneo permite el reconocimiento de unidades evolutivas independientes (dos Reis *et al.*, 2002). Los análisis estadísticos de la morfometría geométrica permiten distinguir la variación interespecífica entre mamíferos (Martínez-Borrego *et al.*, 2022). Además, la utilización de datos ecológicos, como el modelamiento de nicho, ofrece un gran potencial para la delimitación de especies (Wiens y Graham, 2005; Zhao *et al.*, 2019).

En roedores se ha demostrado que los factores ambientales pueden influir en la variación morfológica del cráneo (Caumul y Polly, 2005; Kang *et al.*, 2020; Kang *et al.*, 2021). Puesto que las adaptaciones a distintos ambientes conducen a diferentes historias evolutivas (Kang *et al.*, 2020; Wiens, 2004), lo cual permite una distinción y comparación intra e interespecífica (Ventura y Gosálbez, 1992).

La ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*, pertenece a la tribu Sciurini de la familia Sciuridae (Pečnerová y Martínková, 2012). Es uno de los mamíferos más comunes en el Neotrópico, se distribuye desde Nicaragua hasta el norte de Perú (de Vivo y Carmignotto, 2015). En Colombia se pueden encontrar en todo el territorio nacional, exceptuando la Orinoquía, y

pueden habitar en bosques, zonas fragmentadas, cultivos y áreas urbanizadas (Alberico *et al.*, 2000; Romero-Oviedo, 2020).

La especie *S. granatensis* fue asignada por un diagnóstico morfológico, sin embargo, es un taxón que presenta alta variación en la coloración del pelaje. Esto ha llevado a que se generen diferentes propuestas taxonómicas que varían principalmente en el número de subespecies (de Vivo y Carmignotto, 2015; Nitikman, 1985; Thorington *et al.*, 2012, p. 52-54). En 2019, Colmenares-Pinzón realizó un estudio que estimó las relaciones genéticas y evolutivas de la ardilla de cola roja, cuyos resultados lo llevaron a proponer que esta especie podría ser un complejo de especies crípticas denominado “complejo *granatensis*”.

En dicho estudio, los especímenes de *S. granatensis* formaron cuatro grupos distintos, cada uno con haplotipos propios y separados por numerosos pasos mutacionales en los marcadores *Cytb* y *D-loop*. Además, presentaron un patrón de agrupamiento geográfico en Colombia y Centroamérica. De igual manera, la ardilla de cola roja representó cuatro grupos monofiléticos con alto soporte estadístico, usando marcadores moleculares. También, se destacó que estos grupos han evolucionado de manera independiente desde el Pleistoceno, acumulándose distancias en el *Cytb* que alcanzan hasta un 10%, valor que se encuentra por encima de las distancias interespecíficas de especies hermanas de la tribu Sciurini (Colmenares-Pinzón, 2019). Por esta razón, Colmenares-Pinzón (2019) plantea que *S. granatensis* podría ser un complejo de especies crípticas que representan cuatro especies diferentes, cada una con cierta tendencia geográfica en Colombia y Centroamérica. Por lo tanto, se propone una nueva clasificación taxonómica para la ardilla de cola roja, basado en el epíteto específico más antiguo que se le puede asignar a cada clado, *Syntheosciurus granatensis* (norte de Colombia), *Syntheosciurus gerrardi* (Centroamérica

y occidente de Colombia), *Syntheosciurus chrysuros* (Cordillera Oriental) y *Syntheosciurus variabilis* (Valle del Magdalena).

En el presente trabajo se desea corroborar la hipótesis taxonómica propuesta por Colmenares-Pinzón (2019) mediante un enfoque de taxonomía integrativa que emplee datos de morfometría geométrica del cráneo para evaluar si se contempla la misma separación de especímenes de *S. granatensis* en Colombia que la obtenida con datos moleculares. Asimismo, se espera establecer si las variables ambientales influyen en la morfología craneal de la ardilla de cola roja en Colombia. Por lo tanto, el objetivo es evaluar la morfometría craneal de la ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*, con relación a los nichos ecológicos a lo largo de su rango distribucional en Colombia.

1. Objetivos

1.1 Objetivo general

Evaluar la morfometría craneal de la ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*, con relación a los nichos ecológicos a lo largo de su rango distribucional en Colombia.

1.2 Objetivos específicos

Analizar la morfometría craneal de la ardilla de cola roja, *S. granatensis*, a lo largo de su rango distribucional en Colombia.

Caracterizar los nichos ecológicos del presente y pasado de la ardilla de cola roja, *S. granatensis*, a lo largo de su rango distribucional en Colombia.

Relacionar los nichos ecológicos a lo largo del rango de distribución con la morfometría craneal de la ardilla de cola roja, *S. granatensis*.

2. Competencias

Adquiere destreza en las técnicas de toma de datos morfométricos utilizando cráneos de especímenes depositados en la Colección Mastozoológica de la Universidad Industrial de Santander.

Demuestra una adecuada comprensión de las pruebas estadísticas necesarias para evaluar la morfología craneal de la ardilla de cola roja a lo largo de su rango distribucional en Colombia.

Implementa de manera apropiada el paquete Wallace en R para el modelamiento de nicho presente y pasado de la ardilla de cola roja en Colombia.

Interpreta correctamente los resultados obtenidos en las pruebas estadísticas y el modelamiento de nicho dándoles un significado biológico.

Realiza una búsqueda exhaustiva y eficiente de la literatura disponible sobre la biología de la ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*.

Elabora un informe científico en el formato de la biblioteca de la Universidad Industrial de Santander.

3. Cuerpo de trabajo

3.1 Métodos

3.1.1 Muestreo y clasificación de cráneos

Se examinaron 59 cráneos de especímenes de *Syntheosciurus granatensis* depositados en la Colección Mastozoológica de la Universidad Industrial de Santander (UIS-MHN-M), Bucaramanga, Santander, Colombia. Solo se utilizaron cráneos con todos los molares emergidos, para excluir los cráneos juveniles. Estudios previos sugieren que no existe dimorfismo sexual en *S. granatensis* (Nitikman, 1985), sin embargo, esta afirmación se basa solamente en caracteres fenotípicos y métricos. Por lo tanto, los especímenes se clasificaron según su sexo, con el objetivo de evaluar si existe dimorfismo sexual en la forma del cráneo.

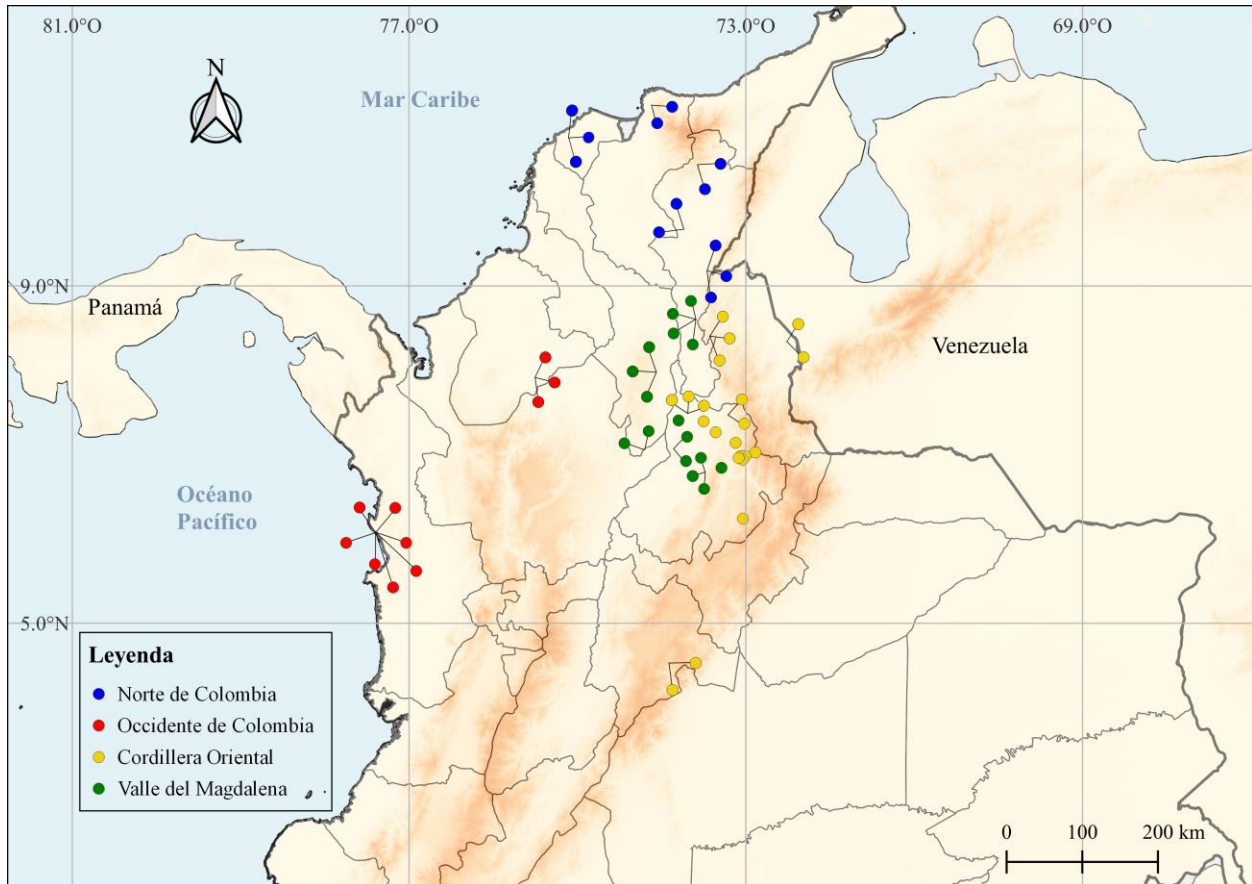
De igual manera, se usaron las localidades y coordenadas geográficas originales de las etiquetas adheridas a los especímenes, correspondientes a 27 localidades diferentes que abarcan gran parte del rango de distribución de la especie en Colombia. Los especímenes se agruparon en cuatro clústeres geográficos según lo reportado por Colmenares-Pinzón (2019): norte de Colombia, occidente de Colombia, Cordillera Oriental y el Valle del Magdalena (Figura 1). La clasificación de los especímenes se hizo sin considerar el sexo del ejemplar. Las coordenadas geográficas se rectificaron contra la distribución conocida de *S. granatensis* (de Vivo y Carmignotto, 2015), para reducir los errores de georreferenciación (Apéndice A).

3.1.2 Recopilación de datos morfométricos

Para realizar los análisis mediante morfometría geométrica, se fotografió cada cráneo en vista dorsal, ventral y lateral. Las imágenes digitales de los cráneos se tomaron con una cámara digital Nikon D5100. Se estandarizó la toma de imágenes para prevenir el problema de sustituir estructuras en 3D por imágenes en 2D (Figura 2). Por lo tanto, se mantuvo la misma distancia

Figura 1

*Localidades de los especímenes de la ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*, utilizados en el presente estudio*

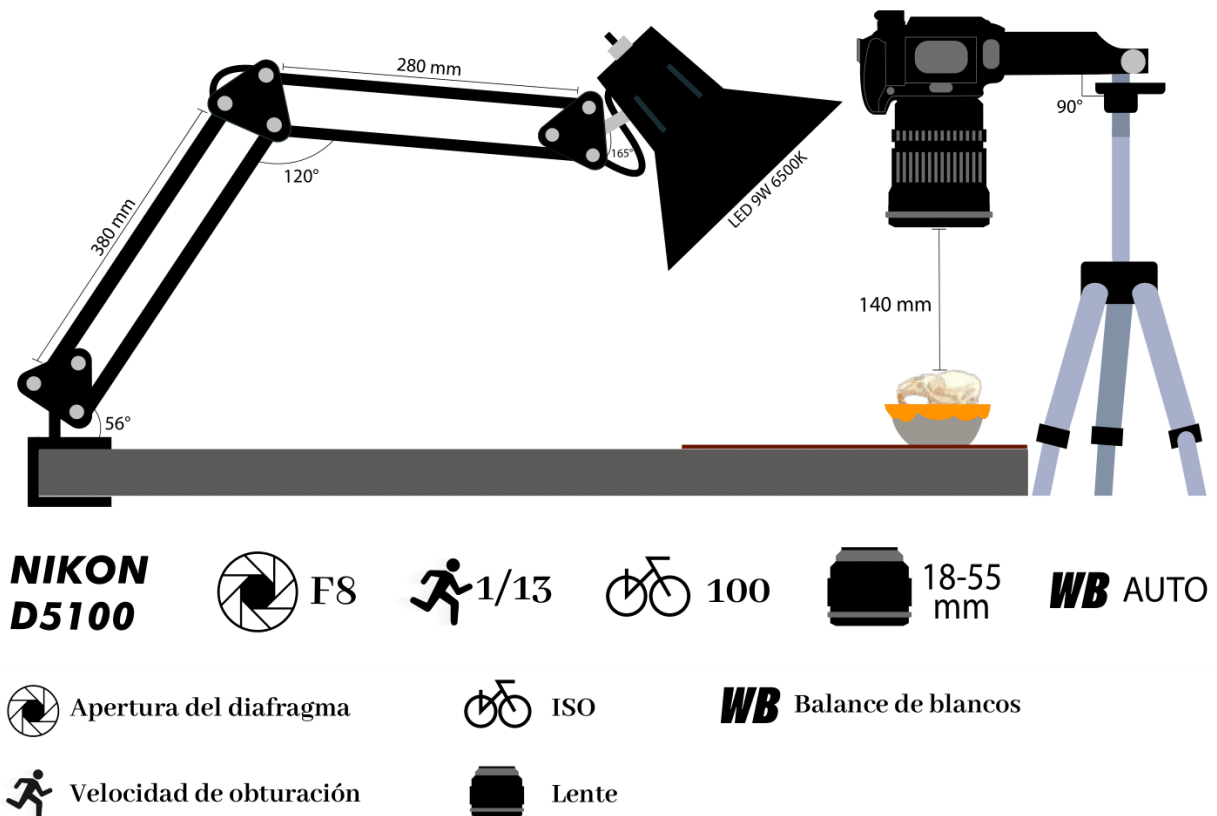


(140 mm) y el mismo ángulo entre el cráneo y el lente de la cámara. La escala se colocó para cada foto situando una regla paralela al eje longitudinal del cráneo. Para el presente trabajo se empleó el término *landmark*, para hacer referencia a un punto anatómico homólogo ubicado en un sitio específico del cráneo, el cual se puede reconocer en cada muestra del estudio (Webster y Sheets, 2010). De igual forma, se definió *semilandmark* como un punto que aportó información de la curvatura del cráneo (Webster y Sheets, 2010). La digitalización de *landmarks* se realizó con el software tpsDigitizing v2.16 (Rohlf, 2010) y tpsUtility v1.82 (Rohlf, 2008), ubicando los *landmarks* en el lado izquierdo en vista dorsal y ventral, y con los caninos dispuestos a la izquierda

en vista lateral. Si el lado asignado a tomar las medidas se encontraba dañado, se procedió a digitalizar los *landmarks* en el lado contrario. Los *landmarks* y *semilandmarks* para las tres vistas fueron seleccionados con base en lo documentado por Lu *et al.* (2014) sobre otros roedores esciúridos, los cuales seleccionaron 8 *landmarks* y 3 *semilandmarks* para describir el cráneo dorsal, 18 *landmarks* y 10 *semilandmarks* para el cráneo ventral, y 8 *landmarks* y 7 *semilandmarks* para el cráneo en vista lateral (Apéndice [B](#) y [C](#)).

Figura 2

Ilustración del montaje estandarizado para la toma de imágenes craneales



3.1.3 Análisis de datos morfométricos

Los análisis geométricos y estadísticos morfométricos se realizaron con el programa MorphoJ v1.07 (Klingenberg, 2011). Se inició verificando la correcta digitalización y ubicación

de los *landmarks* en cada fotografía. Asimismo, se superpuso los *landmarks* para eliminar los efectos de rotación, translación y diferencia de escala utilizando el análisis de Procrustes generalizado (APG) para cada vista. Se evaluó si existía alometría entre los cráneos de *S. granatensis* por medio de una regresión entre las coordenadas de Procrustes (variable dependiente) y el tamaño del centroide transformado en logaritmo natural (variable independiente); se permutó la regresión 10.000 veces. Con la finalidad de visualizar la variación del cráneo en la muestra, se generó una matriz de covarianza con las coordenadas de Procrustes y una con los residuales de la regresión, las cuales fueron utilizadas para el análisis de componentes principales (ACP). Para determinar si existían diferencias en la forma y el tamaño del cráneo entre sexos y entre clústeres geográficos se empleó un ANOVA de Procrustes. Además, para cada vista craneal se empleó un análisis de variables canónicas (AVC) para comparar la forma del mismo entre grupos geográficos y un análisis de función discriminante para comparar la forma entre sexos. Todos los análisis se permutaron a 10.000 interacciones por pares.

Para todas las pruebas estadísticas generadas en los análisis morfométricos se usó el criterio de significancia de alfa menor o igual a 0,05 ($p \leq 0,05$) (García y del Valle-Alvarez, 2022).

3.1.4 Modelamiento de nicho ecológico

Para estimar la idoneidad del hábitat actual y pasado para *S. granatensis*, se llevó a cabo un modelado de nicho ecológico utilizando el algoritmo de Maxent v3.4.1 (Phillips *et al.*, 2005) del paquete Wallace v1.9.3-10 (Kass *et al.*, 2022) en el lenguaje de programación R v4.2.2 (R Core Team, 2022), para las condiciones actuales y para la época más cercana al Pleistoceno inferior (~1,80 Ma) según la disponibilidad de datos de los predictores ambientales relacionados con temperatura y precipitación. Las variables ambientales fueron descargadas a una resolución espacial de 30 *arc-second*. Se utilizaron variables climáticas actuales de la base de datos ráster

WorldClim v2.0 y datos paleoclimáticos del Último Máximo Glacial (LGM, por sus siglas en inglés) de CHELSA Climate v2.1 (Karger *et al.*, 2017). Para excluir las variables altamente correlacionadas y redundantes, se realizó un análisis de correlación de Spearman (r_s) en el programa Statistica v7.0 (StatSoft, 2004). Cuando las parejas de variables estuvieron altamente correlacionadas ($r_s \geq 0,75$), se eligió solo una de las variables.

Se descargaron las ocurrencias de la ardilla de cola roja para Colombia del Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF, por sus siglas en inglés) (GBIF.org). Se buscaron ocurrencias con el nombre científico actual (*Syntheosciurus granatensis*) y con los nombres científicos anteriores (*Sciurus granatensis*, *Notosciurus granatensis*, *Guerlinguetus granatensis* y *Mesososciurus granatensis*). Solo se tuvo en cuenta las ocurrencias de especímenes preservados en colecciones biológicas y en museos de historia natural. Para reducir los errores de georreferenciación, se rectificaron las ocurrencias contra la distribución conocida de *S. granatensis* (de Vivo y Carmignotto, 2015). Las ocurrencias se partitionaron con el método de *jackknife*.

Con las variables predictoras seleccionadas se generó un fondo ambiental, el cual permite considerar regiones con condiciones ambientales adecuadas para la especie, para esto se realizó un fondo con la información extraída de 10.000 puntos aleatorios dentro de la extensión del área de estudio (Colombia). Para construir el modelo, se usaron las clases de entidad lineal y cuadrática, así como un multiplicador de regularización entre 0,5 y 4 con un valor de paso de 0,5. El modelo más óptimo fue seleccionado utilizando el peso de Akaike corregido (wAICc) y el delta de Akaike corregido (Δ AICc) (Quintero-Melecio *et al.*, 2021). Se consideró que los modelos con wAICc > 0,1 y Δ AICc < 0,2 son igualmente plausibles (Burnham y Anderson, 2002).

3.1.5 Análisis de datos climáticos

Los análisis de los datos climáticos se realizaron con el programa Statistica v7.0 (StatSoft, 2004). Se utilizaron las variables que fueron previamente seleccionadas para realizar el fondo ambiental. Se extrajeron los valores de las variables climáticas para cada localidad mediante la función “Muestra de valores ráster” en el programa QGIS v3.22.9 (QGIS.org, 2023) y se estandarizaron. Posteriormente, para determinar si existían diferencias climáticas entre los grupos geográficos en las condiciones actuales y las condiciones del pasado se realizó un análisis discriminante en el que el clúster geográfico fue la variable de agrupamiento, puesto que, el análisis discriminante maximiza la variación entre grupos con relación a la existente dentro de los grupos (Javidkar *et al.*, 2005). Se utilizó el criterio de significancia de alfa menor o igual a 0,05 ($p \leq 0,05$) (García y del Valle-Alvarez, 2022).

3.1.6 Relación entre variables morfométricas y ambientales

Las covariaciones entre la forma del cráneo y las variables climáticas se analizaron empleando regresiones de mínimos cuadrados parciales (PLS, por sus siglas en inglés) de dos bloques en el programa MorphoJ v1.07 (Klingenberg, 2011). El primer bloque correspondió a las variables de coordenadas de Procrustes, con los *landmarks* previamente alineados por medio del análisis de Procrustes generalizado (APG). Mientras que el segundo bloque correspondió a la matriz de variables ambientales estandarizada realizada previamente. El PLS se realizó para cada vista craneal, tanto para las condiciones ambientales del presente como para las condiciones del Último Máximo Glacial. El análisis se permutó 10.000 veces y se usó el criterio de significancia de alfa menor o igual a 0,05 ($p \leq 0,05$) (García y del Valle-Alvarez, 2022).

3.2 Resultados

3.2.1 Alometría del cráneo

El análisis de regresión arrojó resultados significativos, evidenciando la dependencia de la forma en relación al tamaño en vista dorsal ($p = 0,024$) y lateral ($p < 0,001$). Pero con una baja

incidencia en ambos casos, ya que solo el 4,42% y el 7,55% de las formas fueron predichas por el tamaño en vista dorsal y lateral, respectivamente. Esto implica que el 95,58% de las variaciones morfológicas en vista dorsal y el 92,45% en vista lateral no fueron explicadas por el tamaño y conformaron los residuos de la regresión. Por el contrario, la vista ventral no presentó alometría (1,93%; $p = 0,485$). Es destacable que al realizar la regresión al interior de cada clúster geográfico no se observó alometría en ninguna vista craneal en ningún grupo ($p > 0,05$) (Tabla 1).

Tabla 1

Regresiones entre la forma del cráneo y el logaritmo natural del tamaño del centroide en cada grupo geográfico

Grupo geográfico	SC total	SC predicho	SC residual	%predicho	pvalor
Norte de Colombia					
Dorsal	0,0132	0,0010	0,0122	7,576	0,444
Ventral	0,0127	0,0009	0,0118	7,086	0,724
Lateral	0,0172	0,0015	0,0157	8,721	0,446
Occidente de Colombia					
Dorsal	0,0099	0,0007	0,0092	7,071	0,711
Ventral	0,0115	0,0011	0,0104	9,565	0,539
Lateral	0,0105	0,0007	0,0097	6,666	0,839
Cordillera Oriental					
Dorsal	0,0148	0,0007	0,0141	4,729	0,545
Ventral	0,0305	0,0025	0,0280	8,196	0,114
Lateral	0,0321	0,0034	0,0287	10,592	0,056
Valle del Magdalena					
Dorsal	0,0128	0,0012	0,0116	9,375	0,199
Ventral	0,0139	0,0009	0,0130	6,475	0,373
Lateral	0,0214	0,0028	0,0186	13,028	0,062

Nota. SC total: Suma de cuadrados totales, SC predicho: Suma de cuadrados predicho, SC residual:

Suma de cuadrados residuales, %predicho: Porcentaje de la forma predicho por el tamaño.

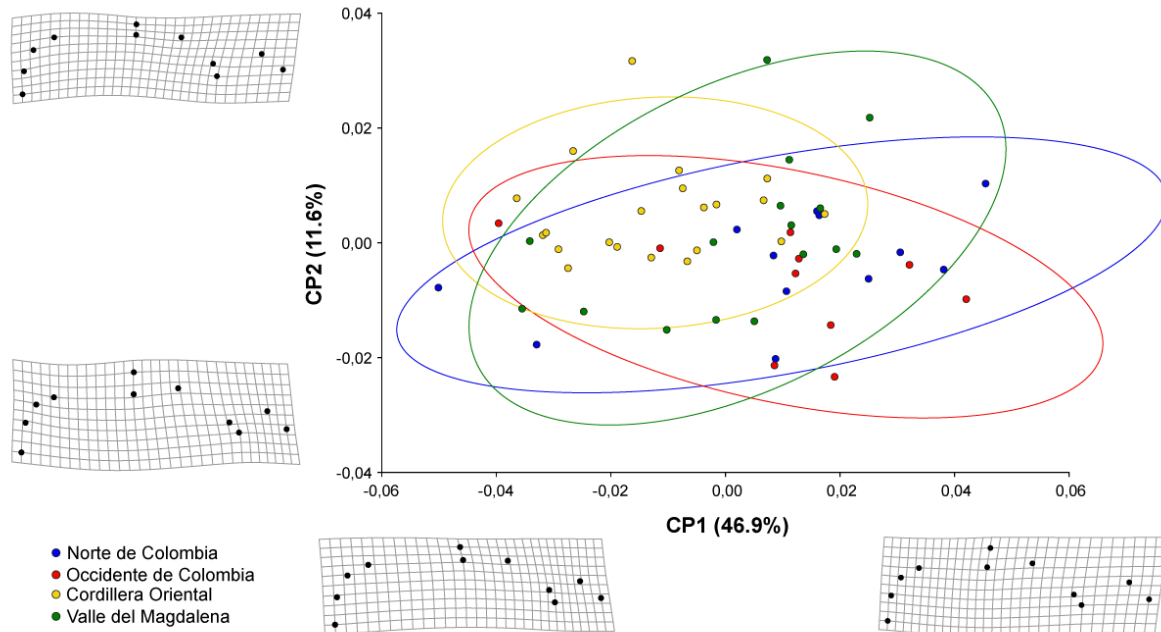
3.2.2 Variación del cráneo

El análisis de componentes principales permitió observar una variabilidad moderada en todas las vistas craneales, ya que en vista dorsal y ventral se necesitaron considerar cinco y nueve componentes respectivamente, para explicar más del 80% de la variación, tanto con efecto alométrico, como sin efecto del mismo. Para la vista lateral, se requirió tener presente seis componentes para describir más del 80% de la variación cuando la forma dependía del tamaño, sin embargo, cuando se retiró dicha dependencia, el número de componentes a tener en cuenta aumentó a siete.

3.2.2.1 Variación del cráneo dorsal. En la Figura 3 se muestra un diagrama de dispersión bidimensional basado en los dos primeros componentes, el primer componente principal (CP1) resumió el 46,9% de las variaciones correspondientes a la longitud de la parte anterior del cráneo y a la base posterior del proceso postorbitario. De este modo, en los puntajes positivos se observó cráneos más alargados y con el proceso postorbitario más ancho en la base posterior. Por su parte, hacia los puntajes negativos se contemplaron cráneos más angostos y con el proceso postorbitario más estrecho en la base posterior. El segundo componente (CP2) resumió el 11,6% de las variaciones que corresponden al desplazamiento de la sutura entre el hueso nasal y el hueso frontal. Por lo tanto, hacia valores positivos se observaron cráneos con un hueso nasal más largo y hacia valores negativos cráneos con un hueso nasal más angosto.

Figura 3

Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre las coordenadas de Procrustes en vista dorsal del cráneo

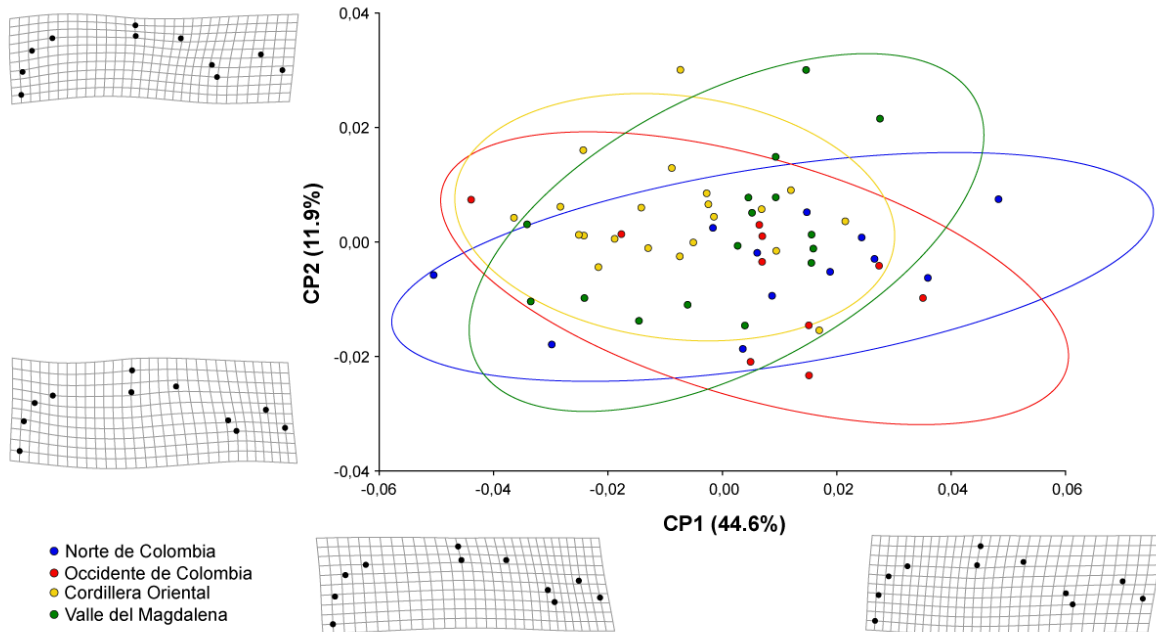


Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico. Las cuadrículas de la malla de deformación representan la variación mínima y máxima de los cambios de forma cráneo en los ejemplares a lo largo del primer y segundo componente.

Al eliminar la alometría (Figura 4), se contempló que el primer componente explicó el 44,6% de la variación, mientras que el segundo componente explicó el 11,9% de esta. Ambos componentes estuvieron relacionados y se comportaron de la misma manera a los eigenvectores que se formaron cuando se tenía presente el efecto alométrico.

Figura 4

Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre los residuales de la regresión en vista dorsal del cráneo



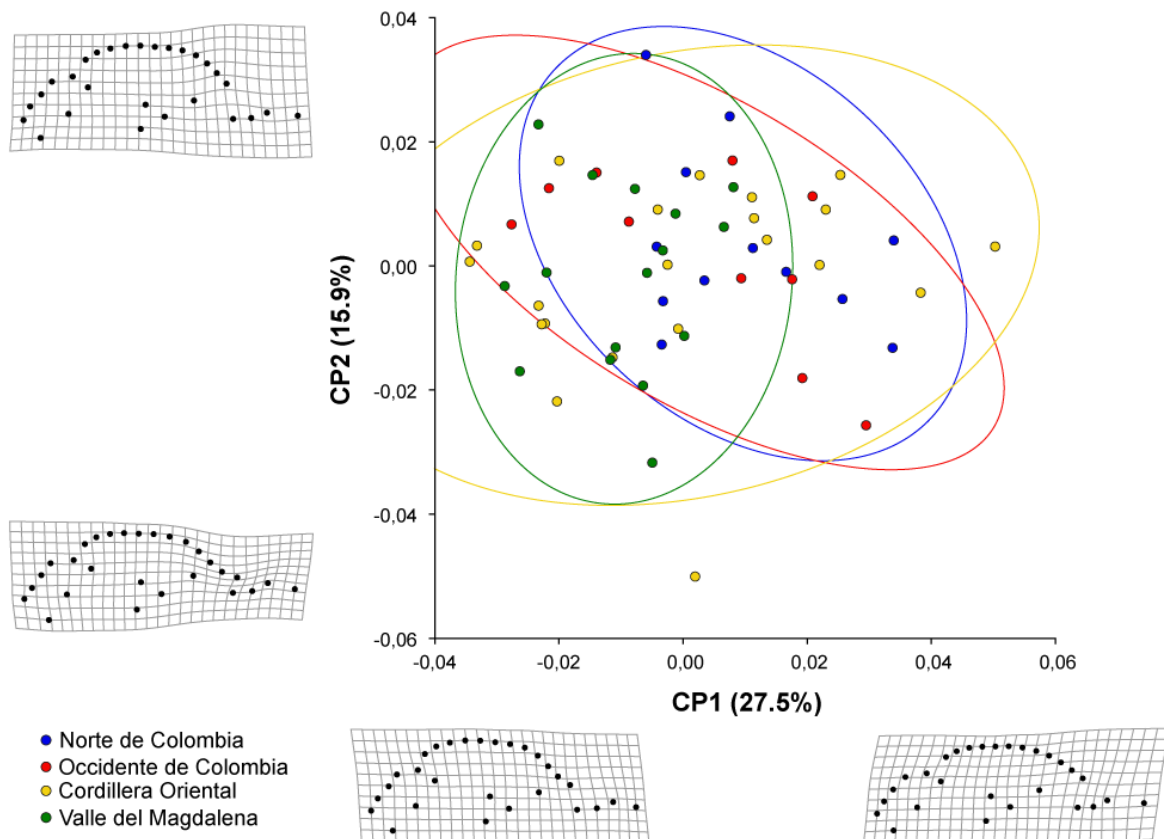
Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico. Las cuadrículas de la malla de deformación representan la variación mínima y máxima de los cambios de forma cráneo en los ejemplares a lo largo del primer y segundo componente.

3.2.2.2 Variación del cráneo ventral. La Figura 5 está conformada por el primer componente principal (expone el 27,5% de la variación de la forma) junto con el segundo componente (15,9%), los cuales generaron una representación gráfica de la variación de la forma del cráneo en vista ventral. El primer componente no se asoció fuertemente a la variación en algún *landmark* en específico, sin embargo, podría ayudar a describir los cambios que se presentaron en la parte posterior del arco cigomático, así como en el extremo posterior del alvéolo del incisivo. Los cráneos en el extremo negativo del CP1 exhibieron un arco cigomático más convexo y alargado ubicándose de manera casi paralela a la punta anterior del meato auditivo externo, de igual manera, el alvéolo del incisivo se encontraba más alejado de la punta anterior del premaxilar. En contraste, los cráneos en el extremo positivo del CP1 mostraron un arco cigomático menos

convexo y alargado, así como el alvéolo del incisivo más cercano a la punta anterior del premaxilar. El segundo componente describió los cambios de forma relacionados con el contorno del arco cigomático, donde los cráneos en valores negativos expusieron mayor concavidad en la zona anterior del arco cigomático con respecto a los cráneos que se ubicaron en los valores positivos.

Figura 5

Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre las coordenadas de Procrustes en vista ventral del cráneo

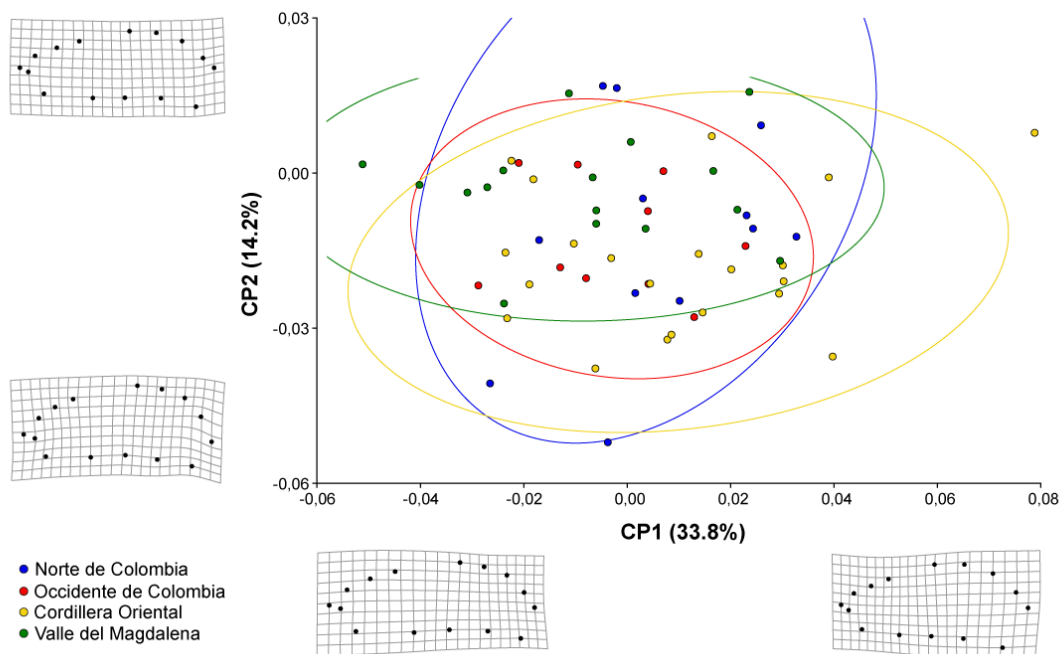


Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico. Las cuadrículas de la malla de deformación representan la variación mínima y máxima de los cambios de forma cráneo en los ejemplares a lo largo del primer y segundo componente.

3.2.2.3 Variación del cráneo lateral. Para la vista lateral del cráneo, el primer componente explicó el 33,8% de la variación, mientras que, el segundo componente explicó el 14,2% (Figura 6). El CP1 describió los cambios con respecto a la longitud y ancho del cráneo. De esta forma, puntajes negativos implicaron cráneos más cortos y angostos, mientras que puntajes positivos exhibieron cráneos más largos y anchos. El CP2 se relacionó con el punto más posterior del parietal, así como con el contorno nasal y la bóveda craneal. Como resultado se obtuvo que cráneos ubicados en el extremo negativo del componente presentaron una bóveda craneal y un contorno nasal más curvo, donde el punto más posterior del parietal se extendía más allá de la mitad del plano transversal. En tanto que, los cráneos localizados en el extremo positivo contemplaron una bóveda craneana y un contorno nasal más plano, por lo que el punto más posterior del parietal se ubicó en la mitad del plano transversal.

Figura 6

Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre las coordenadas de Procrustes en vista lateral del cráneo

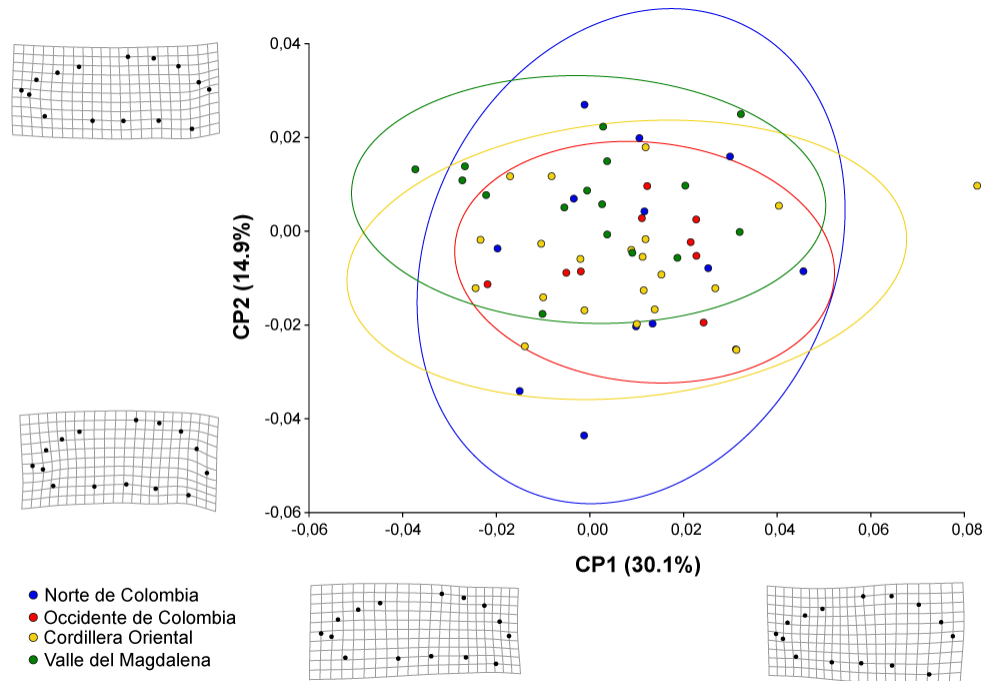


Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico. Las cuadrículas de deformación representan la variación mínima y máxima en la forma del cráneo a lo largo del primer y segundo componente.

Al realizar el ACP a partir de la matriz de covarianza de los residuales de la regresión, se encontró que el primer componente principal describió el 30,1% de la variación en la forma, sumado al 14,9% que describió el segundo componente principal (Figura 7). Al eliminar el efecto del tamaño en la forma del cráneo, se contempló que los valores positivos del primer componente explicaron una bóveda craneal más curva, así como una bulla timpánica más alargada lo que genera un aumento en la longitud del cráneo en la parte posterior. Al contrario de lo exhibido por los cráneos situados en los valores negativos, en los que su bóveda craneal era más plana y su bulla timpánica más corta. El segundo componente explicó la longitud del hueso nasal, así como el desplazamiento en el plano transversal del punto más posterior del parietal. El extremo positivo correspondió a un cráneo con el hueso nasal más estrecho y el parietal presenta una prominencia en su parte posterior. El extremo negativo indicó cráneos con nasales más anchos y la parte posterior del parietal es una continuidad de la curvatura de la bóveda craneal.

Figura 7

Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) sobre los residuales de la regresión en vista lateral del cráneo



Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico. Las cuadrículas de la malla de deformación representan la variación mínima y máxima de los cambios de forma cráneo en los ejemplares a lo largo del primer y segundo componente.

3.2.3 Dimorfismo sexual

Las hembras y machos de *Syntheosciurus granatensis* no mostraron dimorfismo sexual en la forma y el tamaño del cráneo para las vistas dorsal y lateral (Tabla 2). Para la vista ventral, se presentaron diferencias significativas en la forma ($F_{52,2860} = 1,41$; $p = 0,030$) pero no en el tamaño ($F_{1,55} = 0,84$; $p = 0,364$).

Tabla 2

ANOVA de Procrustes entre sexos para tres vistas craneales

	Dorsal		Ventral		Lateral	
	F	P(param)	F	P(param)	F	P(param)
Tamaño del centroide	0,58	0,448	0,84	0,364	0,03	0,857

Forma, ANOVA Procrustes	0,33	0,997	1,41	0,030	0,87	0,654
-------------------------	------	-------	------	--------------	------	-------

Nota. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

Para abordar y corroborar los resultados del ANOVA de Procrustes con respecto a la forma del cráneo entre sexos, se aplicó el procedimiento de análisis de función discriminante. Los resultados confirmaron que no existe diferencias en la forma entre sexos para la vista dorsal (T^2 - T cuadrado- de Hotelling = 13,33; $p = 0,936$) y lateral (T^2 de Hotelling = 63,06; $p = 0,229$). Asimismo, contradujo las diferencias en la forma ventral del cráneo (T^2 de Hotelling = 1584,85; $p = 0,229$). En consecuencia, no se distinguió entre sexos para realizar los análisis morfométricos.

3.2.4 Diferencias craneales entre clústeres geográficos

Los análisis de ANOVA de Procrustes revelaron diferencias significativas en el tamaño del centroide entre los cuatro grupos geográficos (Norte de Colombia, Occidente de Colombia, Cordillera Oriental y el Valle del Magdalena) (Tabla 3). Este mismo análisis aplicado en relación a la forma propiamente dicha también arrojó diferencias significativas para las tres vistas craneales (Tabla 3).

Tabla 3

ANOVA de Procrustes entre grupos geográficos para tres vistas craneales

	Dorsal		Ventral		Lateral	
	F	P(param)	F	P(param)	F	P(param)
Tamaño del centroide	3,50	0,0213	4,80	0,0049	9,43	<,0001
Forma, ANOVA Procrustes	3,66	<,0001	2,33	<,0001	2,57	<,0001

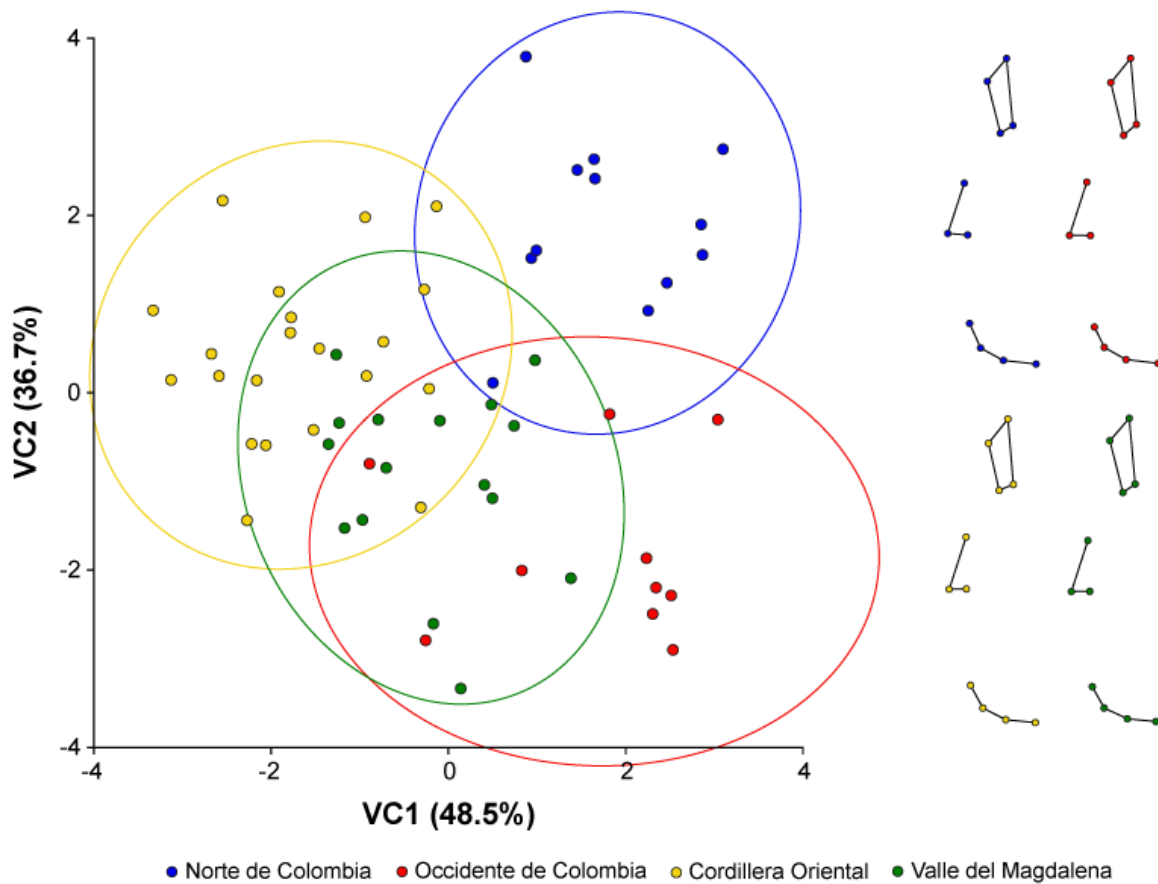
Nota. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

El análisis de variantes canónicas en relación con los cuatro grupos geográficos permitió observar que las variantes canónicas uno y dos explicaron el 85,2% de las variaciones entre grupos para la vista dorsal (48,5% y 36,7% respectivamente), el 80,2% para la vista ventral (54,4% y

25,8%) y el 78,4% de las variaciones para la vista lateral (44,2% y 34,2%). En las figuras 8, 9 y 10 se puede observar la distribución de las morfologías de los cráneos en relación con los grupos geográficos para la vista dorsal, ventral y lateral, correspondientemente, así como, la forma del cráneo consenso para cada grupo geográfico.

Figura 8

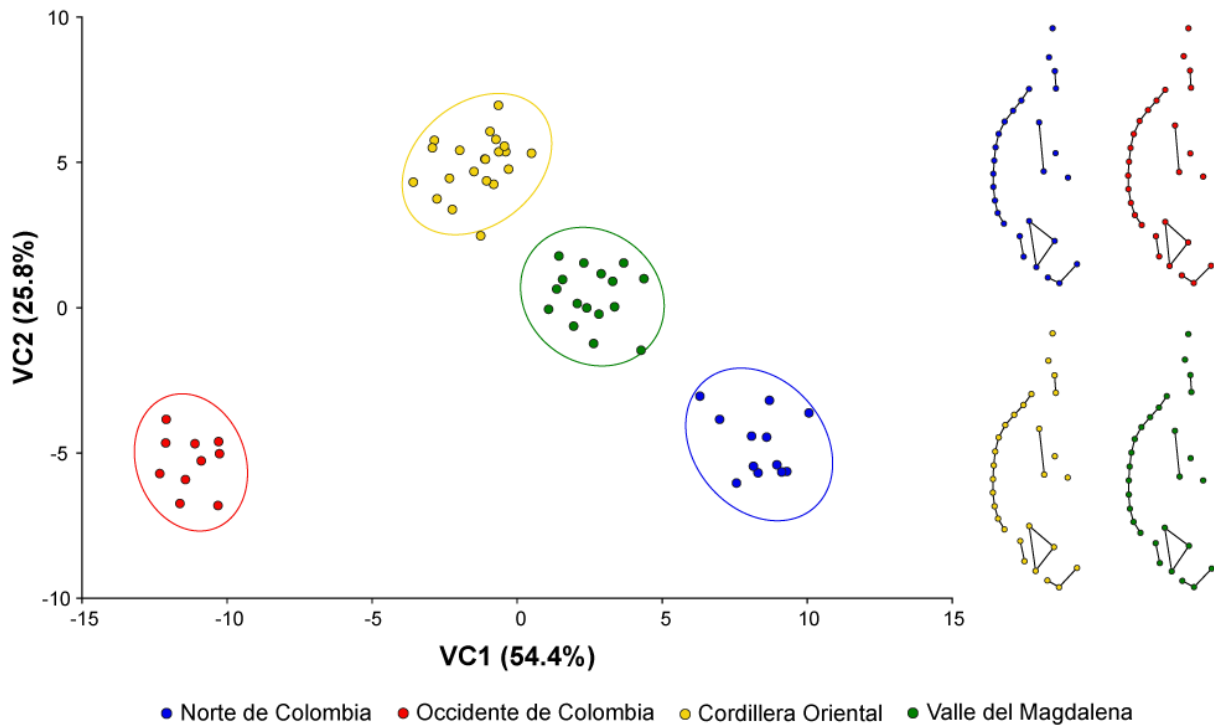
Análisis de variables canónicas de las morfologías de los cráneos en relación al grupo geográfico para la vista dorsal



Nota. Las elipses representan el intervalo de confianza del 0,95. A la derecha del AVC se observa la forma del cráneo consenso para cada grupo. El color corresponde al asignado en la leyenda para cada clúster geográfico.

Figura 9

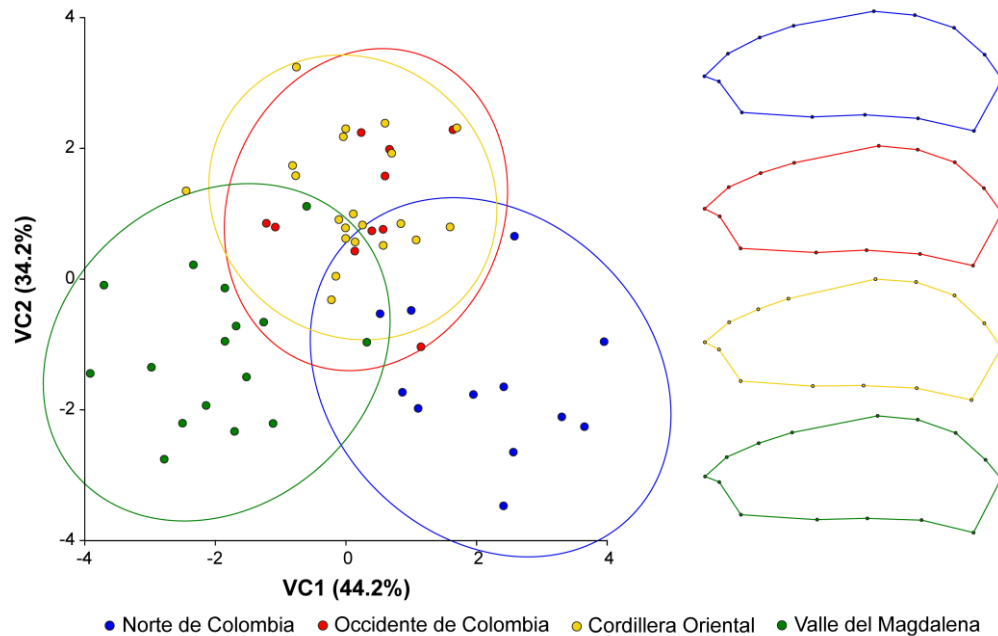
Análisis de variables canónicas de las morfologías de los cráneos en relación al grupo geográfico para la vista ventral



Nota. Las elipses representan el intervalo de confianza del 0,95. A la derecha del AVC se observa la forma del cráneo consenso para cada grupo. El color corresponde al asignado en la leyenda para cada clúster geográfico.

Figura 10

Análisis de variables canónicas de las morfologías de los cráneos en relación al grupo geográfico para la vista lateral



Nota. Las elipses representan el intervalo de confianza del 0,95. A la derecha del AVC se observa la forma del cráneo consenso para cada grupo. El color corresponde al asignado en la leyenda para cada clúster geográfico.

Del mismo modo, en las tablas 4, 5 y 6 se observan las diferencias estadísticas entre estos grupos a través de las distancias de Mahalanobis, las cuales fueron significativas para las tres vistas craneales entre todos los pares de grupos geográficos ($p \leq 0,05$). Igualmente, se pueden observar las diferencias estadísticas a través de las distancias de Procrustes, las cuales presentaron diferencias significativas entre algunos de los grupos geográficos. Esto plantea el rechazo de la hipótesis nula acerca de la no diferencia entre cada par de grupos y, por tanto, permite comprobar la existencia de diferencias en la forma del cráneo de *S. granatensis* entre grupos geográficos de Colombia.

Tabla 4

Pvalores de las distancias de Procrustes y de las distancias de Mahalanobis entre grupos geográficos a 10.000 permutaciones para la vista dorsal

	Norte de Colombia	Occidente de Colombia	Cordillera Oriental	Valle del Magdalena
Norte de Colombia	-	0,2902	0,0008	0,0731
Occidente de Colombia	<,0001	-	0,0003	0,0998
Cordillera Oriental	<,0001	<,0001	-	0,0061
Valle del Magdalena	<,0001	<,0001	<,0001	-

Nota. Encima de la diagonal, pvalores de las distancias de Procrustes. Debajo de la diagonal, pvalores de las distancias de Mahalanobis. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

Tabla 5

Pvalores de las distancias de Procrustes y de las distancias de Mahalanobis entre grupos geográficos a 10.000 permutaciones para la vista ventral

	Norte de Colombia	Occidente de Colombia	Cordillera Oriental	Valle del Magdalena
Norte de Colombia	-	0,0466	0,0328	<,0001
Occidente de Colombia	<,0001	-	0,1516	0,0129
Cordillera Oriental	<,0001	<,0001	-	0,0297
Valle del Magdalena	<,0001	<,0001	<,0001	-

Nota. Encima de la diagonal, pvalores de las distancias de Procrustes. Debajo de la diagonal, pvalores de las distancias de Mahalanobis. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

Tabla 6

Pvalores de las distancias de Procrustes y de las distancias de Mahalanobis entre grupos geográficos a 10.000 permutaciones para la vista lateral

	Norte de Colombia	Occidente de Colombia	Cordillera Oriental	Valle del Magdalena
Norte de Colombia	-	0,1822	0,0276	0,0034
Occidente de Colombia	<,0001	-	0,1037	0,0487
Cordillera Oriental	<,0001	<,0001	-	0,0297
Valle del Magdalena	<,0001	<,0001	<,0001	-

Nota. Encima de la diagonal, pvalores de las distancias de Procrustes. Debajo de la diagonal, pvalores de las distancias de Mahalanobis. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

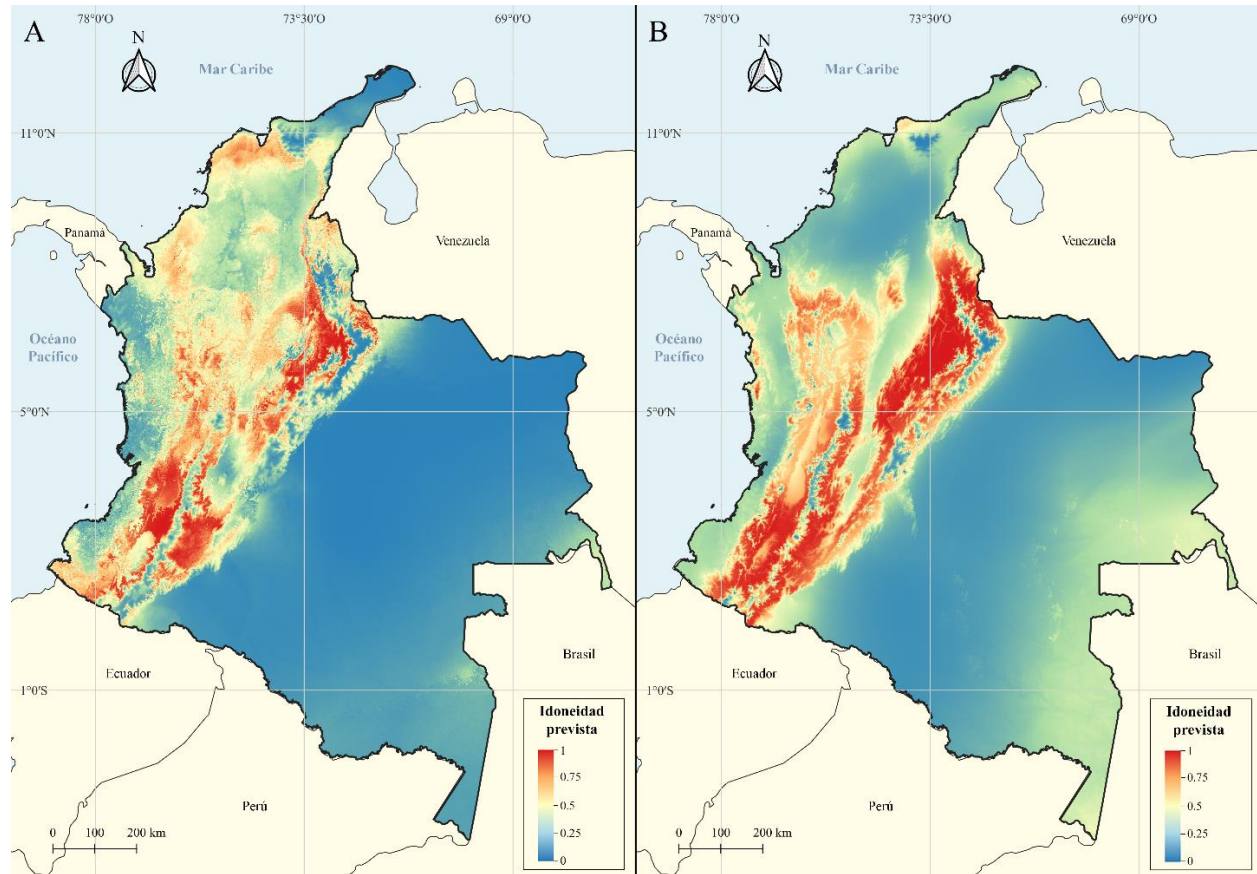
3.2.5 Modelamiento de nicho ecológico

Se obtuvieron un total de 483 registros de *S. granatensis* para Colombia, los cuales se distribuyeron en 122 localidades distintas (incluyendo las 27 localidades del presente trabajo). Para la construcción del modelo tanto para el presente como para el Último Máximo Glacial (LGM) se utilizaron ocho variables bioclimáticas, previo análisis de la colinealidad: BIO1 (Temperatura media anual), BIO2 (Intervalo medio diurno), BIO3 (Isotermalidad), BIO4 (Estacionalidad de la temperatura), BIO12 (Precipitación anual), BIO14 (Precipitación del mes más seco), BIO15 (Estacionalidad de la precipitación) y BIO18 (Precipitación del trimestre más cálido).

El área de probable ocurrencia de la ardilla de cola roja para el presente y para el LGM en Colombia se muestra en la Figura 11. El modelo indicó que la especie tiene condiciones adecuadas a lo largo de la cordillera de los Andes y el valle del Magdalena, habitando principalmente bosques andinos y subandinos húmedos, bosques fragmentados, zonas con vegetación secundaria y agrosistemas ganaderos y de cultivos. Para el Último Máximo Glacial, se restringió la idoneidad a la cordillera de los Andes, sin embargo, se exhibió zonas en la serranía de San Lucas y en la serranía del Baudó con alta idoneidad ($> 0,75$). Por lo tanto, el hábitat idóneo para *S. granatensis* en el LGM fueron los bosques andinos y subandinos.

Figura 11

Mapas de idoneidad predicha (según Maxent) para S. granatensis en Colombia en el presente (A) y en el Último Máximo Glacial (B)



3.2.6 Diferencias ambientales entre clústeres geográficos

Al aplicar el análisis discriminante se observó que existen diferencias en las condiciones climáticas entre los grupos geográficos para el presente ($F_{24,139} = 10,568$; $p < 0,000$) y el pasado ($F_{24,139} = 23,499$; $p < 0,000$). El análisis permitió identificar un conjunto de cinco y seis variables con suficiente capacidad de discriminación para las condiciones actuales y del Último Máximo Glacial, respectivamente (Tabla 7). Al realizar el análisis entre pares se obtuvo diferencias significativas entre todos los pares de grupos geográficos para el presente (Tabla 8) y el pasado (Tabla 9).

Tabla 7

Resumen del análisis de función discriminante

	Lambda de Wilks	Lambda parcial	F-remove (3,48)	pvalor	Tolerancia	1 - Tolerancia (R ²)
Presente						
BIO 01	0,055	0,906	1,670	0,186	0,306	0,694
BIO 02	0,062	0,808	3,800	0,016	0,588	0,412
BIO 03	0,054	0,917	1,443	0,242	0,163	0,837
BIO 04	0,058	0,863	2,541	0,067	0,249	0,751
BIO 12	0,094	0,527	14,374	0,000	0,311	0,689
BIO 14	0,070	0,712	6,470	0,001	0,228	0,772
BIO 15	0,081	0,613	10,092	0,000	0,616	0,384
BIO 18	0,080	0,626	9,567	0,000	0,571	0,429
LGM						
BIO 01	0,010	0,894	1,907	0,141	0,410	0,590
BIO 02	0,017	0,544	13,427	0,000	0,098	0,902
BIO 03	0,016	0,579	11,649	0,000	0,117	0,883
BIO 04	0,015	0,627	9,507	0,000	0,629	0,371
BIO 12	0,011	0,834	3,176	0,032	0,147	0,853
BIO 14	0,014	0,667	7,984	0,000	0,131	0,869
BIO 15	0,013	0,730	5,924	0,002	0,178	0,822
BIO 18	0,010	0,920	1,382	0,259	0,261	0,739

Nota. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$). BIO1, Temperatura media anual; BIO2, Intervalo medio diurno; BIO3, Isotermalidad; BIO4, Estacionalidad de la temperatura, BIO12, Precipitación anual; BIO14, Precipitación del mes más seco; BIO15, Estacionalidad de la precipitación; BIO18, Precipitación del trimestre más cálido.

Tabla 8

Distancias entre grupos geográficos para las condiciones climáticas actuales

	Norte de Colombia	Occidente de Colombia	Cordillera Oriental	Valle del Magdalena
Norte de Colombia	-	14,986	14,728	7,412
Occidente de Colombia	< ,0000	-	19,379	10,584
Cordillera Oriental	< ,0000	< ,0000	-	5,618
Valle del Magdalena	< ,0000	< ,0000	0,0000	-

Nota. Por encima de la diagonal se contemplan los valores F, por debajo de la diagonal los p valores. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

Tabla 9

Distancias entre grupos geográficos para las condiciones climáticas en el LGM

	Norte de Colombia	Occidente de Colombia	Cordillera Oriental	Valle del Magdalena
Norte de Colombia	-	37,899	25,287	22,664
Occidente de Colombia	<,0000	-	53,942	38,938
Cordillera Oriental	<,0000	<,0000	-	6,686
Valle del Magdalena	<,0000	<,0000	0,0000	-

Nota. Por encima de la diagonal se contemplan los valores F, por debajo de la diagonal los p valores. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

3.2.7 Relación entre variables morfométricas y ambientales

El análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS) de dos bloques entre las ocho variables bioclimáticas y la forma del cráneo extrajeron ocho pares de vectores para todos los casos. De igual forma, se contempló una baja covariación entre la matriz de coordenadas de Procrustes y la matriz de variables ambientales, pero esta fue significativa en casi todos los casos (Tabla 10).

Tabla 10

Coefficiente RV y su pvalor para las tres vistas craneales de S. granatensis con las condiciones climáticas del presente y del LGM

Vista	Coefficiente RV	pvalor
Presente		
Dorsal	0,101	0,098
Ventral	0,172	0,006
Lateral	0,136	0,034
LGM		
Dorsal	0,169	0,002
Ventral	0,188	0,001
Lateral	0,147	0,010

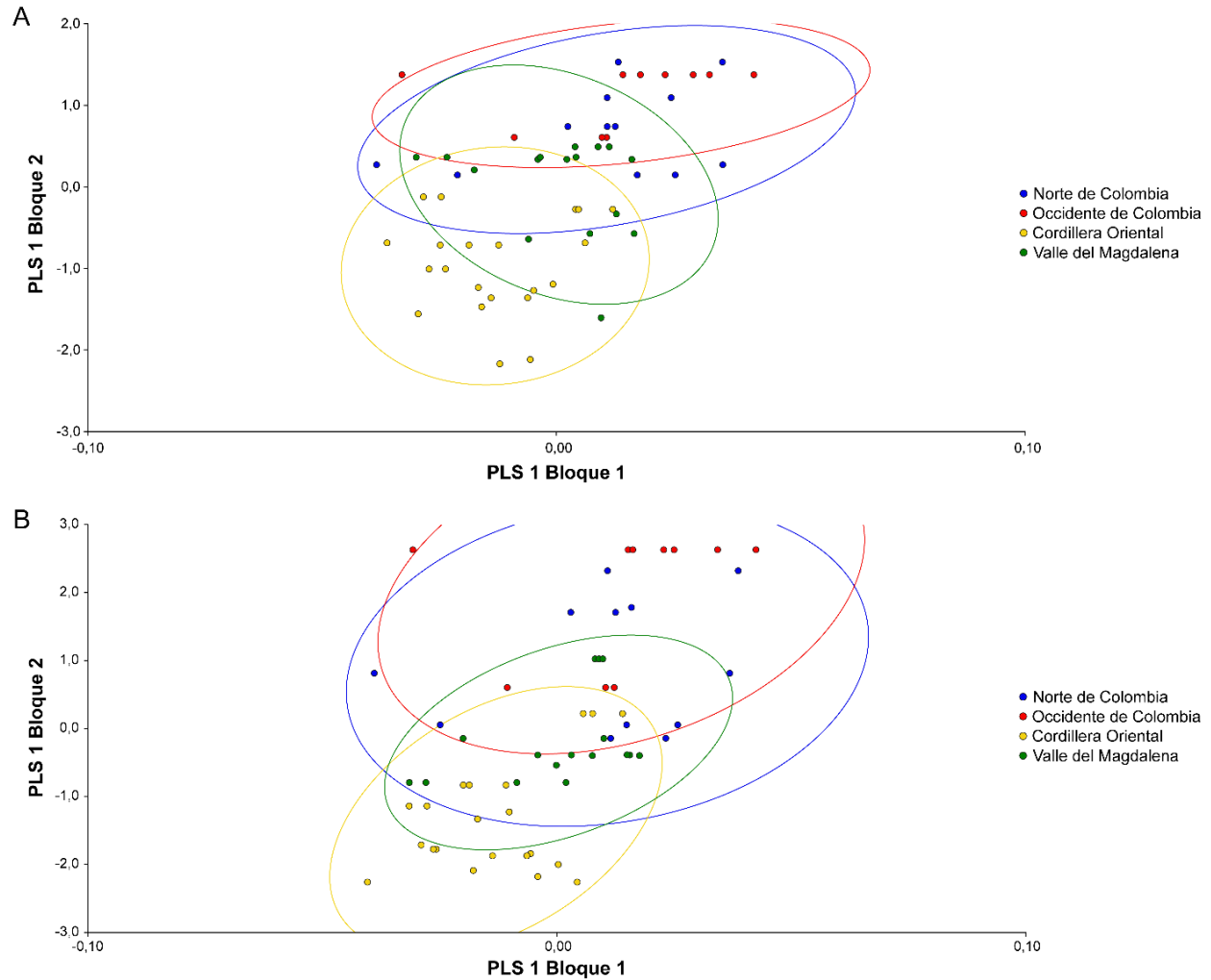
Nota. Los valores en negrita indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

Para el cráneo en vista dorsal, el mayor porcentaje de la covariación para las condiciones actuales se resume en el coeficiente PLS1 (44,51%), con una correlación de 0,49 siendo significativa ($p = 0,026$), que se puede visualizar en la Figura 12A. Cuando se realizó el PLS con las condiciones ambientales del pasado, el PLS1 explicó una mayor covariación (76,39%), con una correlación moderada de 0,58 y significativa ($p = 0,002$) (Figura 12B). El cráneo en vista ventral presentó el mismo comportamiento, el PLS1 expuso el 51,16% y el 69,78% de la covariación para las condiciones del presente y del LGM, respectivamente. La correlación en ambos casos fue moderada (0,61 y 0,58) y significativa ($p = 0,004$ y $p = 0,009$). El diagrama de dispersión con el PLS1 del bloque de forma versus el PLS1 del bloque de variables climáticas, para el cráneo en vista ventral se puede contemplar en la Figura 13. Con respecto al cráneo en vista lateral, el coeficiente PLS1 resumió el 43,56% para las condiciones actuales, con una correlación de 0,50 pero esta no fue significativa ($p = 0,089$). Por otro lado, el coeficiente PLS1 para las condiciones en el Último Máximo Glacial explicó el 56,93% de la covariación, con una correlación de 0,54 siendo significativa ($p = 0,012$). En la Figura 14 se puede observar la covariación entre la forma del cráneo en vista lateral y las condiciones ambientales de ambas épocas.

Estos resultados indicaron una baja pero significativa covariación entre los dos subconjuntos de variables definidas, por ende, se obtuvo una baja integración entre la morfología del cráneo de *Syntheosciurus granatensis* y las variables ambientales.

Figura 12

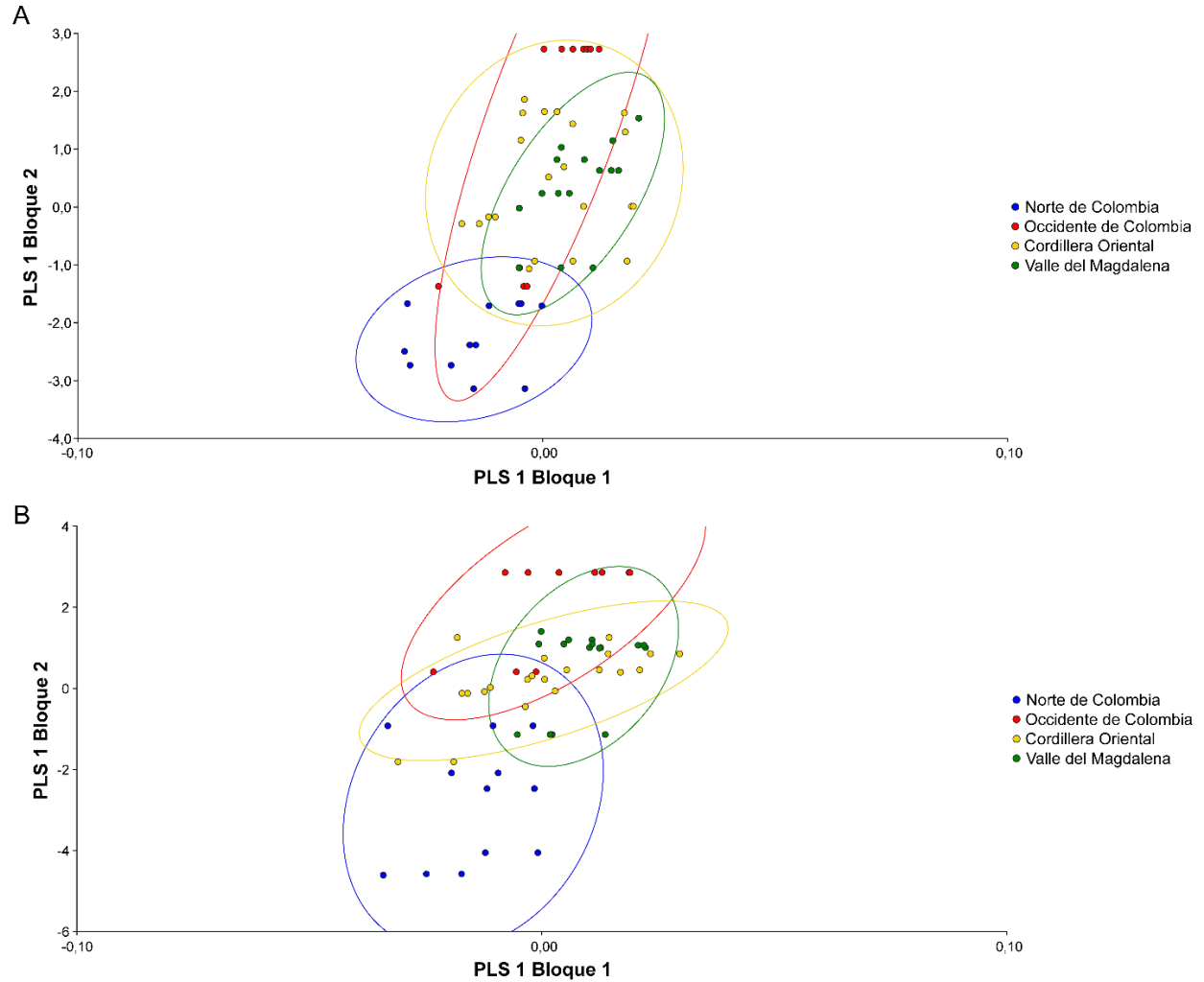
Regresión de mínimos cuadrados parciales de dos bloques para la vista dorsal de S. granatensis con las condiciones actuales (A) y del LGM (B)



Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico.

Figura 13

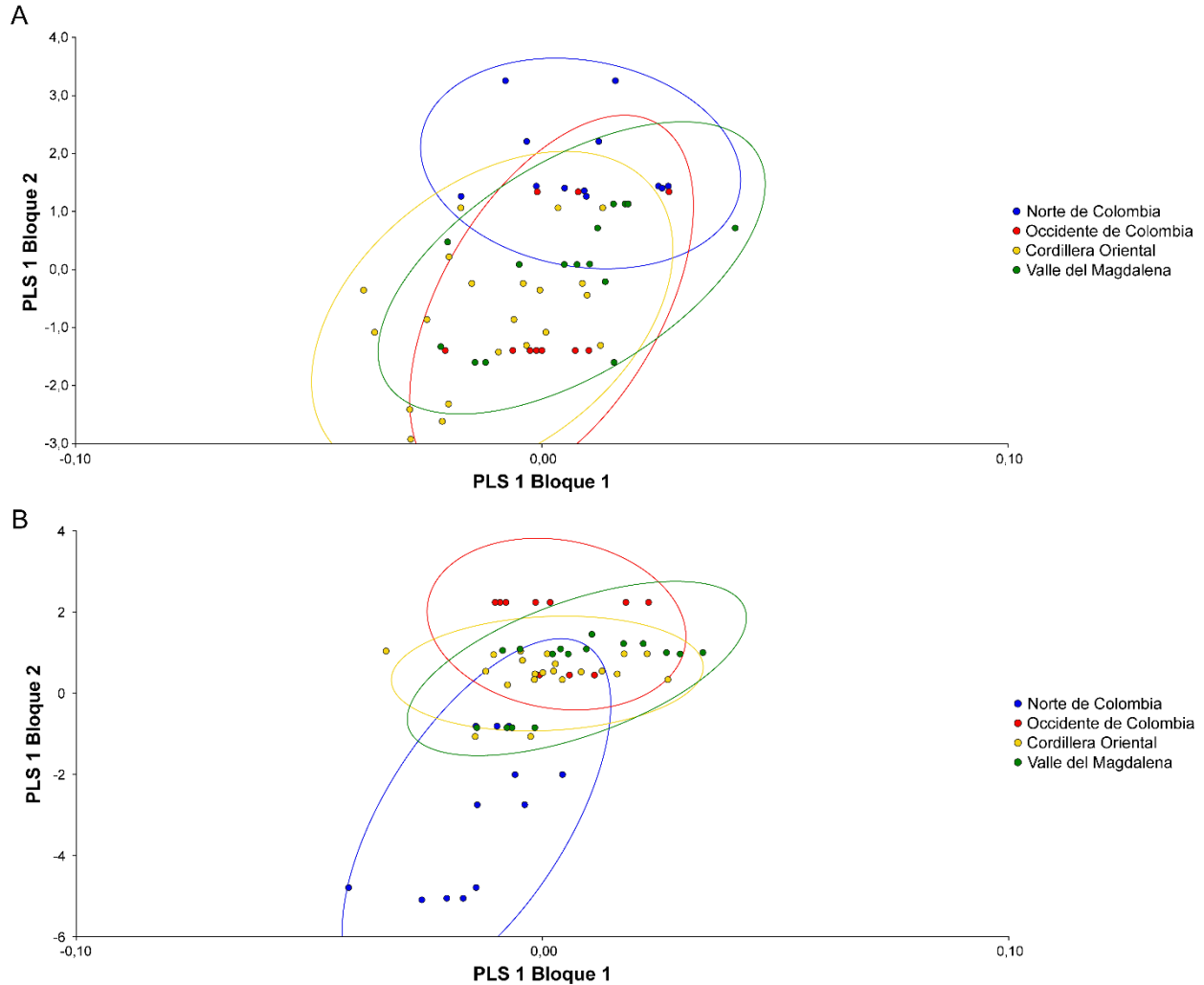
Regresión de mínimos cuadrados parciales de dos bloques para la vista ventral de S. granatensis con las condiciones actuales (A) y del LGM (B)



Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico.

Figura 14

Regresión de mínimos cuadrados parciales de dos bloques para la vista lateral de S. granatensis con las condiciones actuales (A) y del LGM (B)



Nota. Las elipses de confianza son de 0,95 y el color corresponde al asignado en la leyenda para cada grupo geográfico.

3.3 Discusión

Mediante el análisis de regresión se evidenció la presencia de alometría en la vista dorsal y lateral. Sin embargo, cuando se examinaron los datos dentro de cada grupo geográfico, no se evidenciaron relaciones alométricas en ninguna vista craneal. Esto indica que la dependencia de la forma del cráneo con respecto al tamaño de *S. granatensis* no está asociada a un clúster geográfico específico, sino a casos particulares en todo el conjunto de datos.

Según las mediciones craneales realizadas por Wilson (2013), los esciúridos presentaron una alometría baja en comparación con los histricomorfos y los muroideos, y señaló que esta familia se encuentra más cercana a la isometría que a la alometría. En un estudio posterior realizado por Lu *et al.* (2014), se llevó a cabo un análisis de morfometría geométrica en el cráneo y mandíbula de varias especies de la familia Sciuridae, encontrando que el porcentaje más alto de alometría se presentaba en la vista lateral (38,88%) y el más bajo en la vista ventral (11,72%). Aunque nuestros resultados difieren de estos valores, probablemente debido a que nuestro estudio se realizó a nivel intraespecífico en lugar de interespecífico, se destaca que se mantuvo el patrón general, siendo la vista lateral la que presentó un mayor porcentaje de alometría (7,55%) y la vista ventral la menor (1,93%).

Por otro lado, los resultados obtenidos en este estudio muestran la ausencia de dimorfismo sexual en las tres vistas craneales de *Syntheosciurus granatensis*, lo que corrobora lo reportado por Nitikman (1985). A la fecha no se ha reportado dimorfismo sexual en la otra especie perteneciente al género, *Syntheosciurus brochus* (Wells y Giacalone, 1985), pero esta afirmación se basa solo en caracteres fenotípicos, por lo que se requiere un análisis de morfometría geométrica para corroborar dicha información. Schulte-Hostedde (2007) señaló que las ardillas diurnas arborícolas suelen exhibir un patrón mixto de dimorfismo sexual, aunque se han encontrado excepciones como la ardilla de pino amarillo, *Tamias amoenus*, la ardilla roja euroasiática, *Sciurus vulgaris* y algunas ardillas del género *Callosciurus* (Biswas *et al.*, 2020). En este sentido, los datos fenotípicos y métricos previamente reportados junto con los datos morfométricos geométricos aquí trabajados sugieren incluir a la ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*, en la lista de ardillas arborícolas que no presentan dimorfismo sexual.

No obstante, se han reportado casos en otros roedores (García y del Valle, 2022) y cánidos (Schutz *et al.*, 2009) en los que la morfometría geométrica no arroja evidencia de dimorfismo sexual en cráneos, pero sí en la pelvis. Por tanto, es recomendable añadir otras estructuras óseas además del cráneo en los análisis, ya que esto mejora la caracterización morfológica de los organismos (García y del Valle, 2022).

El ACP reveló cierta superposición en la forma del cráneo en las vistas dorsal, ventral y lateral, lo que indica que no se observaron agrupaciones discretas de los diferentes grupos geográficos. Sin embargo, es importante señalar que el objetivo del ACP no es discriminar entre grupos, puesto que el análisis asume que los datos representan una muestra de una población, por lo que no se garantiza encontrar diferencias entre grupos, incluso si existen (Strauss, 2010).

De acuerdo a la dispersión de las observaciones entre los ejes CP1 y CP2, se observó que los cráneos de *S. granatensis* asignados a la Cordillera Oriental fueron los que presentaron una mayor dispersión, es decir, la mayor diversidad de formas en las tres vistas craneales, posiblemente esta tendencia se deba al mayor tamaño de la muestra ($n = 22$). Sin embargo, se destaca que los cráneos asignados al Norte de Colombia, a pesar de ser el segundo grupo con menor representatividad en la muestra ($n = 12$), presentaron la mayor variedad de formas en la vista dorsal a lo largo del eje CP1 (Figura 3 y 4). Esto indica que dichos cráneos presentan altas variaciones en la longitud de la parte anterior del cráneo y en la base posterior del proceso postorbitario, lo que sugiere que las posibles causas de esta variación deben ser evaluadas en detalle en futuros análisis.

Estas variaciones en la forma del cráneo fueron cuantificadas a través del ANOVA de Procrustes y del análisis de variantes canónicas (AVC). El ANOVA indicó una diferencia significativa en cuanto al tamaño del centroide y la forma entre los cuatro grupos geográficos. Por otro lado, a diferencia de lo obtenido en el ACP, el análisis de variantes canónicas señaló

diferencias significativas en la forma del cráneo para las tres vistas craneales entre todos los grupos geográficos. Esto se explica porque, aunque el ACP y el AVC son procedimientos similares, el AVC se centra en describir las diferencias entre los grupos, buscando ejes que optimicen dichas diferencias en relación con la varianza interna del grupo (Charlin y Hernández, 2016; Zelditch *et al.*, 2014).

Cuando se compararon las medias grupales, se observó que las distancias de Mahalanobis fueron significativas para las tres vistas craneales entre todos los pares de grupos geográficos, mientras que las distancias de Procrustes señalaron diferencias significativas entre algunos grupos. Esta disparidad entre las distancias de Mahalanobis y de Procrustes se debe a que, aunque ambas indican similitud o diferencia entre las formas, cada una mide las distancias de forma diferente (Charlin y Hernández, 2016). La distancia de Mahalanobis mide la distancia teniendo en cuenta la varianza y la correlación entre las variables (Slice *et al.*, 2009). En cambio, la distancia de Procrustes se refiere a la distancia euclidiana entre dos conjuntos de coordenadas de forma de Procrustes (Mitteroecker y Gunz, 2009). Por lo tanto, las distancias de Mahalanobis priorizan la discriminación entre grupos de datos, y la distancia de Procrustes se enfoca en comparar conjuntos de datos en términos de su forma y orientación (Charlin y Hernández, 2016).

En general, los resultados mostraron cuatro grupos derivados de la forma de las estructuras óseas craneales en la población de *S. granatensis* en Colombia. La discriminación más efectiva se observó en la vista ventral del cráneo (Figura 9). Ya se ha reportado en otros roedores que el lado ventral del cráneo suele presentar mayor poder de discriminación con respecto al lado dorsal (Martínez *et al.*, 2022; Martínez y Di Cola, 2011), aquí la vista ventral presentó mayor poder discriminatorio en relación con la vista dorsal y lateral. Los análisis por pares sugieren que los cráneos de las ardillas en la Cordillera Oriental y el Valle del Magdalena son los más diferenciados

entre los grupos, sin parecerse entre sí en sus dimensiones óseas. Mientras tanto, los cráneos del Occidente de Colombia tienden a ser más similares al resto.

Aunque existen diferencias estadísticamente significativas en las variaciones morfológicas del cráneo entre los grupos geográficos, no es posible hacer una descripción detallada del cráneo para cada uno de ellos ya que estas variaciones no presentan caracteres craneales discretos para el diagnóstico en el “complejo *granatensis*”, situación que se ha presentado en otros estudios de morfometría geométrica en roedores del género *Calomys* (Boroni *et al.*, 2017) y *Reithrodontomys* (Martínez *et al.*, 2022). No obstante, se destaca que las estructuras óseas que presentaron mayor variación en los cráneos de *S. granatensis* aquí estudiados son la longitud de los nasales, el grosor de la parte posterior del proceso postorbitario, la curvatura de la zona anterior del arco cigomático y del contorno nasal. La bóveda craneana fue redondeada e inflada en todos los cráneos siendo este un carácter conservado en las ardillas arborícolas (Lu *et al.*, 2014).

A pesar de que los análisis morfométricos demuestran que hay diferencias estadísticamente significativas entre los cráneos de los cuatro grupos geográficos, se observó una superposición en la forma y el tamaño del cráneo, lo que podría llevar a subestimar el número de especies contenidas en el "complejo *granatensis*". En conclusión, la variación morfológica documentada con morfometría geométrica para *S. granatensis* en Colombia proporciona una línea de evidencia adicional que corrobora la hipótesis taxonómica propuesta por Colmenares-Pinzón (2019).

En relación al nicho ecológico de la ardilla de cola roja, se ha reportado en la especie una alta tolerancia al gradiente altitudinal, observándose en todos los biomas presentes en su distribución, partiendo de altitudes de cero metros y llegando a los 3800 metros (Alberico *et al.*, 2000; Nitikman, 1985). En este estudio, se analizaron cráneos colectados desde 25 metros de altitud (en Bahía Solano, Chocó) hasta los 2550 metros de altitud (en Santa Bárbara, Santander),

por lo que se abarcó gran parte del rango altitudinal de la especie. El modelado de nicho actual (Figura 11A) confirmó la tolerancia altitudinal de la especie, encontrándose zonas altamente idóneas (>0.75) desde las tierras bajas del noroeste colombiano hasta los bosques húmedos en la Cordillera de los Andes. Sin embargo, es importante señalar que en Colombia la ardilla de cola roja no se encuentra por encima de los 3000 metros de altitud debido a que el ecosistema predominante es el páramo, el cual se encuentra por encima del límite arbóreo y es inhabitable para cualquier especie arborícola, como *S. granatensis* (Morales-Rivas *et al.*, 2007).

Nuestros resultados confirman que a lo largo de su distribución *S. granatensis* se asocia con diversos tipos de vegetación tales como bosques andinos y subandinos, zonas fragmentadas, agrosistemas y áreas urbanizadas (Alberico *et al.*, 2000; Romero-Oviedo, 2020). En 2015, de Vivo y Carmignotto indicaron que la ardilla de cola roja se encuentra más relacionada con la Cordillera de los Andes, no obstante, los ecosistemas andinos son los ecosistemas más impactados en Colombia por la deforestación y la agricultura (Harden, 2006; Rodríguez *et al.*, 2013). Por lo tanto, es posible que el bosque disponible para la especie sea menor que el estimado con el modelado de nicho ecológico.

El modelado sugiere que durante el Último Máximo Glacial (LGM), la distribución de *S. granatensis* se limitó a la cordillera de los Andes y a algunas regiones aisladas en la serranía de San Lucas y del Baudó. Según los registros paleoecológicos, Colombia experimentó bajas temperaturas y poca precipitación durante el LGM, por lo que parece que la vegetación de tierras bajas era más sensible a los cambios en la humedad (Marchant *et al.*, 2004). Estos cambios podrían ser la explicación de porque las tierras bajas no fueron idóneas para *S. granatensis*, restringiendo su distribución a las zonas montañosas durante el Último Máximo Glacial. Por otro lado, se ha reportado que de manera general los cambios altitudinales de la vegetación fueron similares entre

las tres cordilleras (Hooghiemstra y van der Hammen, 2004), donde los páramos estuvieron más extendidos en la cordillera (van der Hammen, 1974). El modelado de nicho ambiental indica que, durante el Último Máximo Glacial, el bosque montano fue el bioma más idóneo para *S. granatensis*, y la extensión de dicho ecosistema parece haber dependido principalmente de la temperatura (Hooghiemstra y van der Hammen, 2004; Marchant *et al.*, 2004; Wille *et al.* 2001).

El análisis discriminante revela la posible existencia de diferencias en las condiciones climáticas entre los grupos geográficos tanto para el presente como para el pasado. Sin embargo, es necesario analizar estos resultados con precaución, puesto que los 59 cráneos examinados provienen de 27 localidades distintas, debido a que varios especímenes comparten las mismas coordenadas de colecta. Este sesgo resultó en una menor cantidad de muestras por grupo geográfico en el análisis, siendo el Occidente de Colombia el más afectado, con solo dos coordenadas diferentes. Por lo tanto, aunque se encontraron diferencias climáticas significativas entre los grupos geográficos, la falta de representatividad de cada grupo no permite considerarlo como una evidencia sólida que respalde la hipótesis taxonómica del "complejo *granatensis*" propuesta por Colmenares-Pinzón (2019).

Aunque los resultados son significativos, el clima parece no representar un factor determinante que explique la variación en la forma del cráneo, ya que en los análisis de mínimos cuadrados parciales se destacó la baja covariación (< 0.20) entre la matriz de coordenadas de Procrustes y las variables climáticas. Sin embargo, la morfología del cráneo no solo depende de las condiciones abióticas del entorno, sino también de factores bióticos como la dieta, la depredación y la competencia, entre otras (Jóhannesdóttir *et al.*, 2017). Por lo que, para entender cómo varía la forma del cráneo en los mamíferos al interior de una especie se requiere tener en cuenta múltiples factores de manera simultánea (Meloro *et al.*, 2014). Se ha reportado en otros

esciúridos que la dieta y la filogenia son los parámetros más influyentes en la variación de la forma del cráneo (Caumul y Polly, 2005). Esta tendencia no es exclusiva de la familia Sciuridae, ya que estudios en primates y múridos también revelaron que el clima no es el principal responsable de la variación en la forma del cráneo (Cardini y Elton, 2009; Hulme-Beaman *et al.*, 2018; Marroig y Cheverud, 2005). Por lo tanto, se necesitan estudios futuros que contemplen otros factores, como variables bióticas, que puedan explicar la diversidad de formas del cráneo en *S. granatensis* en Colombia. Además, es necesario ampliar el muestreo, aumentando el número de localidades, para corroborar o refutar lo obtenido en este estudio.

4. Conclusiones

Estos resultados son evidencia clara de que los análisis morfométricos geométricos detectaron diferencias morfológicas significativas en el cráneo de *Syntheosciurus granatensis* en Colombia, lo que sugiere la necesidad de una revisión taxonómica de la especie, en concordancia con la evidencia genética y filogenética reportada por Colmenares-Pinzón (2019). La evidencia climática no es concluyente en apoyo a la hipótesis del "complejo *granatensis*" debido a la baja representatividad de las localidades por grupo, por lo tanto ampliar el tamaño de la muestra podría derivar en resultados más sólidos para este factor. Bajo la perspectiva de la taxonomía integrativa, ningún criterio es necesario ni suficiente para describir una especie, por lo que realizar estudios de morfometría geométrica en otras estructuras óseas, como la mandíbula, pueden proporcionar información valiosa sobre la historia evolutiva de la especie. Además, se sugieren evaluar otros criterios de delimitación, como las diferencias en el nicho biótico, diferencias en el comportamiento y/o si existe aislamiento reproductivo entre los grupos, para una delimitación taxonómica más completa y precisa.

Referencias bibliográficas

- Alberico, M., Cadena, A., Hernández-Camacho, J., y Muñoz-Saba, Y. (2000). Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana*, 1(1), 43-75. <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/56>
- Biswas, J. K., Oshida, T., y Motokawa, M. (2020). Sexual dimorphism and variability of craniomandibular morphology in the Japanese giant flying squirrel, *Petaurista leucogenys* (Rodentia: Sciuridae). *Zoologischer Anzeiger*, 285, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.01.003>
- Boroni, N. L., Lobo, L. S., Romano, P. S. R., y Lessa, G. (2017). Taxonomic identification using geometric morphometric approach and limited data: an example using the upper molars of two sympatric species of *Calomys* (Cricetidae: Rodentia). *Zoologia (Curitiba)*, 34. <https://doi.org/10.3897/zoologia.34.e19864>
- Burnham, K. P., y Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multi Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (2a ed.). Springer Science + Business Media.
- Cardini, A., y Elton, S. (2009). Geographical and taxonomic influences on cranial variation in red colobus monkeys (Primates, Colobinae): introducing a new approach to ‘morph’monkeys. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 248-263. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00432.x>
- Caumul, R., y Polly, P. D. (2005). Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59(11), 2460-2472. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00955.x>
- Charlin, J., y Hernández, M. I. (2016). Morfometría geométrica y representaciones rupestres: explorando las aplicaciones de los métodos basados en *landmarks*. *Arqueología*, 22(1), 103-125. <https://doi.org/10.34096/arqueologia.t22.n1.2467>

- Colmenares-Pinzón, J. E. (2019). *Elucidando los patrones de variación genética y fenotípica de la ardilla de cola roja "Notosciurus granatensis" en Colombia* [Tesis de maestría, Universidad Industrial de Santander]. Biblioteca virtual UIS. https://uids-primo.hosted.exlibrisgroup.com/permalink/f/1gjmsqs/uids_bucaramanga186973
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879–886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- de Vivo, M. y Carmignotto, A. (2015). Family Sciuridae G. Fischer, 1817. En Patton, J., Pardiñas, U. y D'Elía, G. (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2. Rodents* (pp. 1-47). University of Chicago Press.
- dos Reis, S. F., Duarte, L. C., Monteiro, L. R., y Von-Zuben, F. J. (2002). Variación geográfica en la morfología craneal en *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Descriptores geométricos y patrones de variación de la forma. *Journal of Mammalogy*, 83(2), 333–344, [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0333:GVICMI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0333:GVICMI>2.0.CO;2)
- García, F., y del Valle-Alvarez, M. (2022). Morphological variation in bony structures of *Hylaeamys seuanezi* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in Southern Bahia, Brazil. *Mammalia*, 86(1), 88-102. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2021-0070>
- GBIF.org (8 febrero 2023). GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.sdsb4k>
- Harden, C. P. (2006). Human impacts on headwater fluvial systems in the northern and central Andes. *Geomorphology*, 79 (3-4), 249–263. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.06.021>
- Hooghiemstra, H., y Van der Hammen, T. (2004). Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 173-181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1420>

- Hulme-Beaman, A., Cucchi, T., Evin, A., Searle, J. B., y Dobney, K. (2018). Exploring *Rattus praetor* (Rodentia, Muridae) as a possible species complex using geometric morphometrics on dental morphology. *Mammalian Biology*, 92, 62-67. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.04.002>
- Javidkar, M., Darvish, J., y Bakhtiari, A. R. (2005). Discriminant analysis of dental and cranial characteristics in the wood mice *Apodemus hyrcanicus* and *A. hermonensis* (Rodentia, Muridae) from Iran. *Zoology in the Middle East*, 35(1), 5-12. <https://doi.org/10.1080/09397140.2005.10638097>
- Jóhannesdóttir, F., Magnier, B. R., Ramirez, C., y Searle, J. B. (2017). Range-wide variation in skull morphometry in the American red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus*. *Thermal Adaptation in the American Red Squirrel (Tamiasciurus hudsonicus)*, 63.
- Kang, Y., Su, J., Yao, B., Ji, W., Hegab, I. M., Hanafy, A. M., y Zhang, D. (2020). Geometric morphometric analysis of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*) revealed significant effects of environmental factors on skull variations. *Zoology*, 140, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125779>
- Kang, Y., Su, J., Yao, B., Wang, C., Zhang, D., y Ji, W. (2021). Interspecific skull variation at a small scale: The genus *Eospalax* exhibits functional morphological variations related to the exploitation of ecological niche. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(4), 902-917. <https://doi.org/10.1111/jzs.12459>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, P., y Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kass, J. M., Pinilla-Buitrago, G. E., Vilela, B., Aiello-Lammens, M. E., Muscarella, R., Merow C., y Anderson, R. P. (2022). *wallace: A Modular Platform for Reproducible Modeling of Species Niches and Distributions*. R package version 1.1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=wallace>

- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353-357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Lu, X., Ge, D., Xia, L., Huang, C., y Yang, Q. (2014). Geometric morphometric study of the skull shape diversification in Sciuridae (Mammalia, Rodentia). *Integrative zoology*, 9(3), 231-245. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12035>
- Marchant, R., Boom, A., Behling, H., Hooghiemstra, H., Melief, B., Geel, B. V., van der Hammen, T., y Wille, M. (2004). Colombian vegetation at the Last Glacial Maximum: a comparison of model-and pollen-based biome reconstructions. *Journal of Quaternary Science*, 19(7), 721-732. <https://doi.org/10.1002/jqs.878>
- Marroig, G., y Cheverud, J. M. (2005). Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution*, 59(5), 1128-1142. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01049.x>
- Martínez, J. J., y Di Cola, V. (2011). Geographic distribution and phenetic skull variation in two close species of *Graomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 250(3), 175-194. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2011.03.001>
- Martínez-Borrego, D., Arellano, E., Cruz, D., Gonzalez-Cózatl, F., Nava-García, E., y Rogers, D. (2022). Morphological and ecological data confirm *Reithrodontomys cherrii* as a distinct species from *Reithrodontomys mexicanus*. *Therya*, 13(1). <https://doi.org/10.12933/therya-22-1201>
- Meloro, C., Cáceres, N., Carotenuto, F., Passaro, F., Sponchiado, J., Melo, G. L., y Raia, P. (2014). Ecogeographical variation in skull morphometry of howler monkeys (Primates: Atelidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 253(4), 345-359. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2013.11.002>

- Mitteroecker, P., y Gunz, P. (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36, 235-247. <https://doi.org/10.1007/s11692-009-9055-x>
- Morales-Rivas M., Otero J., Van der Hammen T., Torres A., Cadena C. E., Pedraza C. A., Rodríguez N., Franco C. A., Betancourth J. C., Olaya E., Posada E. y Cárdenas L. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/35044>
- Nitikman, L. (1985). *Sciurus granatensis*. *Mammalian Species*, 246, 1-8. <https://doi.org/10.2307/3503822>
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., y Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7(1), 1-14. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- Pečnerová, P., y Martínková, N. (2012), Evolutionary history of tree squirrels (Rodentia, Sciurini) based on multilocus phylogeny reconstruction. *Zoologica Scripta*, 41(23), 211-219. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00528.x>
- Phillips, S. J. (2005). A brief tutorial on Maxent. *AT&T Research*, 190(4), 231-259.
- QGIS.org. (2023). *QGIS Geographic Information System*, Versión 3.22.9. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Quintero-Melecio, E., Rico, Y., Lira Noriega, A., y González Rodríguez, A. (2021). Molecular evidence and ecological niche modeling reveal an extensive hybrid zone among three *Bursera* species (section *Bullockia*). *PLOS ONE*, 16(11), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0260382>
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rodríguez, N., Armenteras-Pascual, D., y Alumbrosos, J. R. (2013). Land use and land cover change in the Colombian Andes: dynamics and future scenarios. *Journal of Land Use Science*, 8(2), 154-174. <https://doi.org/10.1080/1747423X.2011.650228>

- Rohlf, F. J. (2008). *tpsUtility*, Version 1.82. Department of Ecology and Evolution, State University. Stony Brook, New York.
- Rohlf, F. J. (2010). *tpsDig, Digitize Landmarks and Outlines*, Version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University. Stony Brook, New York.
- Romero-Oviedo, M. J. (2020). *Efecto de la fragmentación del paisaje sobre la diversidad de mamíferos terrestres en la vereda El Diamante, Tierralta-Córdoba* [Tesis de pregrado, Universidad de Córdoba]. Repositorio Universidad de Córdoba. <https://repositorio.unicordoba.edu.co/handle/ucordoba/3537>
- Schulte-Hostedde, A. I. (2007). Sexual size dimorphism in rodents. En J. O. Wolff y P. W. Sherman. (Eds.), *Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective* (pp. 115-128). University of Chicago Press.
- Schutz, H., Polly, P. D., Krieger, J. D., y Guralnick, R. P. (2009). Differential sexual dimorphism: size and shape in the cranium and pelvis of grey foxes (*Urocyon*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96 (2), 339–353. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01132.x>
- Slice, D. E., Bookstein, F. L., Marcus, L. F., y Rohlf, F. J. (12 de febrero de 2009). *A Glossary for Geometric Morphometrics*. SB Morphometrics. <https://www.sbmorphometrics.org/glossary/gloss1.html>
- StatSoft, Inc. (2004). *STATISTICA, data analysis software system*, Version 7.0. www.statsoft.com
- Strauss, R. (2010). Discriminating groups of organisms. En A. M. T. Elewa (Ed.), *Morphometrics for Nonmorphometricians* (pp. 73-91). Springer.
- Thorington, R., Koprowski, J., Steele, M., y Whatton, J. (2012). *Squirrels of the World* (1a ed.). Johns Hopkins University Press.
- van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1, 3-26. <https://doi.org/10.2307/3038066>

- Vázquez-López, M., Morrone, J. J., Ramírez-Barrera, S. M., López-López, A., Robles-Bello, S. M., y Hernández-Baños, B. E. (2020). Multilocus, phenotypic, behavioral, and ecological niche analyses provide evidence for two species within *Euphonia affinis* (Aves, Fringillidae). *ZooKeys*, 952, 129-157. <https://doi.org/10.3897/zookeys.952.51785>
- Ventura, J., y Gosálbez, J. (1992). Criterios para la determinación de la edad relativa en *Arvicola terrestris monticola* (Rodentia, Arvicolidae). *Miscelánea Zoológica*, 16, 197–206.
- Webster, M., y Sheets, H. (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. *The Paleontological Society Papers*, 16, 163-188. <https://doi.org/10.1017/S1089332600001868>
- Wells, N. M., y Giacalone, J. (1985). *Syntheosciurus brochus*. *Mammalian Species*, 249. <https://doi.org/10.2307/3504006>
- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193–197. <https://doi.org/10.1554/03-447>
- Wiens, J. J., y Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wille, M., Hooghiemstra, H., Behling, H., van der Borg, K., y Negret, A. J. (2001). Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50 kyr. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10, 61-77. <https://doi.org/10.1007/PL00006921>
- Wilson, L. A. (2013). Allometric disparity in rodent evolution. *Ecology and Evolution*, 3(4), 971-984. <https://doi.org/10.1002/ece3.521>
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., y Sheets, H. D. (2012). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. (2ª ed.). Elsevier Academic Press.
- Zhao, Q., Zhang, H., y Wei, J. (2019). Climatic niche comparison across a cryptic species complex. *PeerJ*, 7, e7042. <https://doi.org/10.7717/peerj.7042>

Apéndices

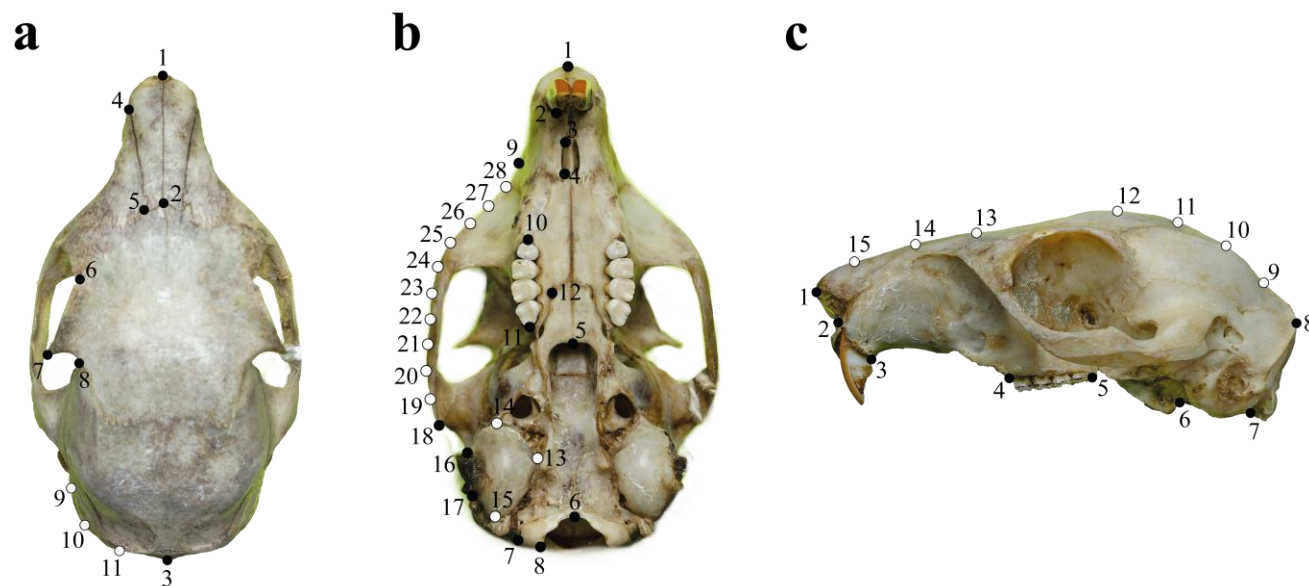
Apéndice A. Lista de especímenes de la ardilla de cola roja, *Syntheosciurus granatensis*, depositados en la Colección Mastozoológica de la Universidad Industrial de Santander (UIS-MHN-M) utilizados en el presente estudio

Grupo geográfico	Departamento	Municipio	Sexo	Número de catalogo
Norte de Colombia	Atlántico	Piojó	Macho	UIS-MHM-M-1144
	Atlántico	Piojó	Hembra	UIS-MHM-M-1145
	Atlántico	Piojó	Hembra	UIS-MHM-M-1146
	Cesar	Curumaní	Macho	UIS-MHM-M-1177
	Cesar	Curumaní	Macho	UIS-MHM-M-1178
	Cesar	Curumaní	Hembra	UIS-MHM-M-1179
	Cesar	El Paso	Hembra	UIS-MHM-M-1199
	Cesar	El Paso	Macho	UIS-MHM-M-1200
	Cesar	Pueblo bello	Macho	UIS-MHM-M-1188
	Cesar	Pueblo bello	Macho	UIS-MHM-M-1189
	Magdalena	Distrito de Santa Marta	Hembra	UIS-MHM-M-1142
	Magdalena	Distrito de Santa Marta	Macho	UIS-MHM-M-1143
Occidente de Colombia	Chocó	Bahía Solano	Macho	UIS-MHM-M-1163
	Chocó	Bahía Solano	Hembra	UIS-MHM-M-1164
	Chocó	Bahía Solano	Macho	UIS-MHM-M-1165
	Chocó	Bahía Solano	Macho	UIS-MHM-M-1166
	Chocó	Bahía Solano	Macho	UIS-MHM-M-1167
	Chocó	Bahía Solano	Desconocido	UIS-MHM-M-1168
	Chocó	Bahía Solano	Macho	UIS-MHM-M-1169
	Córdoba	Montelíbano	Macho	UIS-MHM-M-1182
	Córdoba	Montelíbano	Hembra	UIS-MHM-M-1183

Cordillera Oriental	Córdoba	Montelíbano	Hembra	UIS-MHM-M-1184
	Cundinamarca	Choachí	Macho	UIS-MHM-M-1186
	Cundinamarca	Choachí	Hembra	UIS-MHM-M-1187
	Norte de Santander	Ocaña	Macho	UIS-MHM-M-1149
	Norte de Santander	Ocaña	Macho	UIS-MHM-M-1159
	Norte de Santander	Ocaña	Macho	
	Norte de Santander	Puerto Santander	Desconocido	UIS-MHM-M-1174
	Norte de Santander	Puerto Santander	Macho	UIS-MHM-M-1175
	Santander	Bucaramanga	Macho	
	Santander	Coromoro	Macho	UIS-MHM-M-2095
	Santander	El Playón	Macho	UIS-MHM-M-1171
	Santander	El Playón	Macho	UIS-MHM-M-1172
	Santander	Mesa de los Santos	Macho	
	Santander	Piedecuesta	Hembra	UIS-MHM-M-1180
	Santander	Piedecuesta	Hembra	UIS-MHM-M-1181
	Santander	Piedecuesta	Macho	
	Santander	Sabana de Torres	Macho	UIS-MHM-M-0062
	Santander	Sabana de Torres	Macho	UIS-MHM-M-0063
	Santander	Sabana de Torres	Hembra	UIS-MHM-M-0081
	Santander	Sabana de Torres	Macho	UIS-MHM-M-1153
Santander	Santa Bárbara	Macho	UIS-MHM-M-1191	
Santander	Uribe Uribe	Macho	UIS-MHM-M-1134	
Valle del Magdalena	Bolívar	Cantagallo	Hembra	UIS-MHM-M-1737
	Bolívar	Cantagallo	Macho	UIS-MHM-M-1742
	Bolívar	Santa Rosa del Sur	Macho	UIS-MHM-M-1196
	Bolívar	Santa Rosa del Sur	Macho	UIS-MHM-M-1197
	Bolívar	Santa Rosa del Sur	Macho	UIS-MHM-M-1198
	Cesar	La Gloria	Hembra	UIS-MHM-M-1154
	Cesar	La Gloria	Macho	UIS-MHM-M-1155
	Cesar	La Gloria	Macho	UIS-MHM-M-1156

Cesar	La Gloria	Macho	UIS-MHM-M-1157
Santander	Barrancabermeja	Macho	UIS-MHM-M-1136
Santander	Barrancabermeja	Macho	UIS-MHM-M-1137
Santander	Puerto Wilches	Macho	UIS-MHM-M-1141
Santander	San Vicente de Chucurí	Hembra	UIS-MHM-M-1129
Santander	San Vicente de Chucurí	Hembra	UIS-MHM-M-1130
Santander	San Vicente de Chucurí	Macho	UIS-MHM-M-1135
Santander	Zapatoca	Macho	UIS-MHM-M-1151

Apéndice B. Landmarks y semilandmarks en la vista dorsal (a), ventral (b) y lateral (c) del cráneo en *Syntheosciurus granatensis* basados en Lu *et al.* (2014).



Nota. Landmarks, puntos negros. Semilandmarks, puntos blancos

Apéndice C. Definición de *landmarks* y *semilandmarks* de Lu *et al.* (2014)

<i>Landmarks</i>	Definición del <i>Landmarks</i>
Dorsal	
1	Punta anterior (medio sagital) de la nasal
2	Punto de encuentro entre nasal y frontal a lo largo del plano sagital medio
3	Punto más posterior del parietal a lo largo del plano sagital medio
4	Punta anterior de sutura entre nasal y premaxilar
5	Sutura entre nasal, frontal y premaxilar
6	Muesca supraorbitaria
7	Punta del proceso postorbitario del frontal
8	Base posterior del proceso postorbitario
9-11	<i>Semilandmark</i> : describen el contorno del occipucio
Ventral	
1	Punta anterior (medio sagital) del premaxilar
2	Extremo posterior del alvéolo incisivo
3-4	Extremidades del agujero incisivo
5	Punto más anterior en la fosa mesopterigoideo
6	Punto más anterior del agujero magno
7-8	Puntas laterales del cóndilo occipital
9	Punto más lateral de la tribuna a lo largo de la sutura entre el premaxilar y el maxilar
10-11	Extremo posterior y anterior de la hilera de dientes
12	Agujero palatino posterior
13	Punto más superficial lingual de la bulla timpánica
14	Punto más anterior de la bulla timpánica
15	Punto más posterior de la bulla timpánica
16-17	Punta anterior y posterior del meato auditivo externo
18	Punta posterior del arco cigomático
19-28	<i>Semilandmark</i> : que describen el contorno del hueso cigomático
Lateral	
1	Extremo anterior de la sutura entre nasales
2	Punto más anterior de la sutura entre nasales y premaxilares.
3	Punto entre el premaxilar y el extremo posterior del incisivo
4-5	Extremo posterior y anterior de la hilera de dientes
6	Punto de encuentro más ventral entre la bulla timpánica y el alisfenoides
7	Punto de encuentro más ventral entre la apófisis mastoides y la bulla timpánica
8	Punto más posterior del parietal a lo largo del plano medio sagital
9-15	<i>Semilandmarks</i> : describiendo la bóveda y el contorno nasal