



*Modelado de factores que influyen
en la distribución de roedores
en el Noroeste de la Patagonia*

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE

TESIS DOCTORAL DE TRINIDAD RUIZ BARLETT

DIRECTOR: Dr. Adrián Monjeau

CO DIRECTORES: Dra. Fabiana Laguna y Dr. Guillermo
Abramson

2021



Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Adrián, Fabiana y Guillermo por brindarme la oportunidad, la confianza y un lugar para realizar el doctorado. Gracias por su dedicación y consejos, siempre dispuestos y amables para poder realizar el doctorado, crecer en esta profesión y ampliar mis conocimientos.

A mi marido Ignacio y nuestros 3 hijos: Tomi, Paz y Benja, que crecieron durante esta etapa del doctorado, gracias por formar una familia tan linda! por sus demostraciones de cariño y acompañarme siempre. Por el apoyo en todo momento y en especial en este tiempo tan difícil que tocó concluir esta tesis, a los chicos por la paciencia y comprensión, que estando en casa sin clases por la pandemia este último año, dejaron que trabaje.

A mi familia, a mis padres, a mis hermanos, suegros, cuñados, mis primas, mis padrinos y muchos más que siempre están presentes, me acompañaron en esta etapa y me ayudaron. Como por ejemplo, mi mamá y mi suegra, siempre disponibles para viajar de lejos a cuidar a los chicos cuando tenía que realizar algún curso o para ir a un congreso, y poder dedicarme exclusivamente.

Al Dr. Gabriel Martin, por sus invalorable consejos y aportes en varios aspectos teóricos y metodológicos de la tesis.

A Ana Raskovsky por las lindísimas acuarelas de la carátula y del inicio de cada capítulo que le da un toque artístico al trabajo, y a Ailin Cáceres Pullol por el diseño original de la carátula y los inicios de cada capítulo.

A Darío Podesta por el aporte de sus fotos profesionales de algunas de las especies de roedores.

Al Dr. Udrizar Sauthier y a la Dra. Anahí Formoso por la enorme generosidad de compartir información de localidades de muestreo para este trabajo de tesis.

A Fundación Bariloche por el creativo ambiente de trabajo, darme un lugar, permitir que realice el doctorado y seguir ofreciéndome un lugar para el posdoctorado.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por otorgarme la beca, y a la Universidad Nacional del Comahue por poder cursar el doctorado.

A Melina, compañera del equipo de trabajo que compartimos, por su apoyo y brindar su ayuda en todo momento ante consultas o dudas.

A mis amigas de Mar del Plata de biología con quienes realizamos juntas esta carrera, y a pesar de que varias comenzamos nuevos caminos, algunas más lejos que otras, sigue estando esa amistad que nos unía para estudiar.

A Stella B., por su amistad, que a pesar de que la vida nos llevó a vivir cada vez más lejos una de otra, la amistad nunca se perdió y siempre está.

Gracias a todos por formar parte, cada uno desde su lugar fue muy importante para poder realizar este trabajo.

ÍNDICE

| | |
|---|------------|
| Agradecimientos..... | 2 |
| Resumen..... | 5 |
| Abstract..... | 7 |
| 1. CAPÍTULO 1: Marco conceptual..... | 9 |
| 1.1. Factores que influyen en la composición específica de los ensambles de especies..... | 10 |
| 1.2. Ensamblés de pequeños mamíferos..... | 16 |
| 1.3. Antecedentes de estudios de pequeños mamíferos de la Patagonia..... | 21 |
| 1.4. Modelos de distribución de especies y modelos metapoblacionales..... | 24 |
| 1.5. Objetivo general y objetivos particulares..... | 25 |
| 2. CAPÍTULO 2: Área de estudio..... | 27 |
| 3. CAPÍTULO 3: Especies de roedores Sigmodontinos: Clasificación taxonómica, distribución y características..... | 34 |
| <i>Abrothrix hirta</i> | 36 |
| <i>Abrothrix olivacea</i> | 37 |
| <i>Geoxus valdivianus</i> | 39 |
| <i>Notiomys edwardsii</i> | 40 |
| <i>Paynomys macronyx</i> | 41 |
| <i>Akodon iniscatus</i> | 42 |
| <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> | 43 |
| <i>Eligmodontia morgani</i> | 45 |
| <i>Eligmodontia typus</i> | 47 |
| <i>Loxodontomys micropus</i> | 48 |
| <i>Phyllotis xanthopygus</i> | 49 |
| <i>Euneomys chinchilloides</i> | 50 |
| <i>Irenomys tarsalis</i> | 52 |
| <i>Reithrodon auritus</i> | 53 |
| 4. CAPÍTULO 4: Variables climáticas que condicionan la distribución geográfica..... | 55 |
| 4.1. Introducción..... | 56 |
| 4.2. Materiales y métodos..... | 60 |
| 4.2.1. Obtención de registros de presencia..... | 60 |
| 4.2.2. Selección de variables ambientales..... | 61 |
| 4.2.3. Modelos de distribución potencial..... | 63 |
| 4.3. Resultados..... | 67 |
| 4.3.1. Tipos de hábitat en el área idónea de cada especie..... | 90 |
| 4.4. Discusión..... | 94 |
| 5. CAPÍTULO 5: Segregación espacial de especies de <i>Eligmodontia</i> en el sur de la Patagonia.. | 105 |

| | |
|--|------------|
| 5.1. Introducción..... | 106 |
| 5.2. Materiales y métodos..... | 108 |
| 5.2.1. Área de estudio..... | 108 |
| 5.2.2. Modelos de distribución potencial..... | 109 |
| 5.2.3. Selección de variables ambientales..... | 109 |
| 5.3. Resultados..... | 113 |
| 5.3.1 Selección de hábitat de las especies..... | 123 |
| 5.4. Discusión..... | 128 |
| 6. CAPÍTULO 6: Modelo de distribución a escala local con factores ambientales y bióticos..... | 136 |
| 6.1. Introducción..... | 137 |
| 6.2. Materiales y métodos..... | 140 |
| 6.2.1 Área de estudio..... | 140 |
| 6.2.2 Modelo- interacciones competitivas y depredación..... | 141 |
| 6.2.3 Implementación del modelo..... | 142 |
| 6.2.4 Escenarios analizados..... | 145 |
| 6.3 Resultados..... | 146 |
| 6.3.1 Mapas de distribución por especie..... | 152 |
| 6.4 Discusión..... | 161 |
| 7. CONCLUSIONES FINALES A MODO DE SÍNTESIS..... | 170 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 177 |

APÉNDICE

| | |
|--|-----|
| 1. Registros de presencia de especies de roedores..... | 203 |
| 2. Variables seleccionadas para cada especie de roedor sigmodontino..... | 228 |
| 3. Tablas con porcentajes de cobertura de suelo y de cobertura vegetal en las áreas idóneas..... | 229 |
| 4. Registros de presencia diferenciados genéticamente para <i>E. morgani</i> y <i>E. typus</i> | 233 |
| 5. Datos ambientales de los sitios de presencias de <i>E. morgani</i> y <i>E. typus</i> | 235 |
| 6. Referencias de los sitios de presencia del apéndice 1..... | 238 |

Resumen

Los modelos matemáticos sirven para realizar predicciones ante distintos escenarios, pero también son una herramienta muy útil para ordenar la información y para sistematizar supuestos en el estudio de sistemas complejos. En los últimos años, los modelos de distribución de especies (SDM) han desempeñado un papel cada vez más importante en el estudio de los patrones de distribución de los organismos. El modelado espacial predictivo basado en el análisis de parámetros ambientales y la presencia de especies se usa ampliamente en estudios ambientales, ecológicos y de conservación, entre otros. Generalmente se asume que la distribución actual es un buen indicador de los requerimientos ecológicos. Sin embargo, los algoritmos conocidos de extrapolación generalmente no reciben información sobre variables bióticas. No existen hasta ahora modelos matemáticos que incorporen todos los efectos necesarios para analizar el ecosistema, tales como la depredación, las competencias intra e interespecíficas y los costos de exploración, combinando factores abióticos y bióticos.

En esta tesis doctoral generamos modelos de distribución potencial para cada especie de roedor sigmodontino que habita la región de los bosques andino-patagónicos y áreas adyacentes, identificando las principales variables climáticas que influyen en dichas distribuciones. Nuestro primer objetivo fue comparar las variables climáticas y los patrones de distribución generados para cada especie, así como explorar los efectos del entorno físico en la composición de los ensambles de especies. En segundo lugar, para modelar el efecto de factores bióticos, como la competencia interespecífica y la depredación, sobre la abundancia y composición de especies, se desarrollaron modelos espacialmente explícitos que permitan determinar en una escala local el efecto que presentan en la distribución de las especies de roedores sigmodontinos.

Recopilamos un total de 1215 registros de presencia de especies de 580 sitios. Se utilizó el modelo MaxEnt para generar las distribuciones potenciales de las 14 especies de roedores estudiadas, con 20 variables obtenidas de la base de datos WorldClim, incluidas la elevación y 19 variables bioclimáticas. Para entender la influencia de los factores abióticos como el clima y la topografía, comparamos la potencia predictiva de los indicadores abióticos con indicadores de vegetación como el NDVI y el EVI.

Para estudiar la influencia de las interacciones bióticas en la distribución de las especies, el segundo objetivo de la tesis, se realizaron simulaciones numéricas espacialmente explícitas de la dinámica de ocupación de parches de cada especie de roedor. Se desarrolló una implementación estocástica y metapoblacional, en la cual el espacio se divide en celdas que pueden ser colonizadas por las especies. En el modelo, cada especie tiene una probabilidad de colonizar un parche vecino y una probabilidad de ser capturada por un depredador y así desaparecer del parche en el que se encuentra.

Para establecer los valores de estos parámetros para cada especie, el modelo de simulaciones tiene en cuenta dos valores en cada parche (celda): la “idoneidad” (es la preferencia de hábitat de cada especie, obtenida cuantitativamente a partir de los mapas de distribución potencial de MaxEnt de cada especie) y el “NDVI” (usado como indicador de la cobertura vegetal en cada sitio, utilizada para

medir la probabilidad a la depredación aérea). Además de estas probabilidades, el modelo asume que existen interacciones competitivas que regulan la estructura de los ensambles de especies. Para ello, hemos modelado la llamada “regla de Fox” para evaluar los efectos de las interacciones competitivas entre las especies de roedores agrupadas en gremios tróficos. Hemos parametrizado una tasa de extinción local natural. Para medir el peso o importancia de cada variable se simularon diferentes escenarios.

Los modelos de distribución potencial corroboran una clara correspondencia entre los grandes paisajes patagónicos y los ensambles de especies, que discriminan la zona andina, el ecotono y la estepa, respondiendo a un gradiente de temperatura y humedad. Los ensambles están compuestos por especies filogenéticamente no relacionadas, pertenecientes a las distintas tribus que arribaron a la Patagonia durante los últimos milenios. La superposición de todos los modelos muestra al este del lago Nahuel Huapi y hacia el sur hasta los -43° , como la zona de mayor riqueza de especies de toda la Patagonia (hasta 11 especies). Todas las especies muestran una alta correspondencia con las variables ambientales (temperatura y precipitación) que definen patrones a escala del paisaje. Los modelos predictivos demuestran que a escala regional, los ensambles de especies responden al clima, siendo los indicadores de vegetación muy poco explicativos del rango geográfico; estos indicadores, en cambio, adquieren relevancia a escala local, influyendo en la disposición espacial de los individuos en diferentes parches. Los resultados obtenidos para analizar el efecto de factores bióticos en la distribución de especies de roedores permiten ampliar la descripción de los ecosistemas estudiados y muestran una gran capacidad de predicción. A escala local, el factor que más influye en la composición específica de los ensambles de roedores es la competencia interespecífica. El factor que más influye en la disposición espacial de los individuos en los diferentes parches es una combinación de la competencia interespecífica y la presión de depredación.

Finalmente, se sintetizan los resultados obtenidos y los aportes a un contexto teórico más abarcativo. Se concluye que la importancia de los factores abióticos o bióticos en la estructuración de comunidades cambia de acuerdo a la escala geográfica del análisis, predominando los abióticos como determinantes de los patrones de gran escala y los bióticos como estructurantes a escala local. El enfoque de la estructura jerárquica de la naturaleza ofrece un crisol conceptual en donde pueden integrarse en una síntesis teórica hipótesis que han sido motivo de controversias académicas durante décadas.

Abstract

Mathematical models are used to make predictions in different scenarios, but they are also a very useful tool for ordering information and for systematizing assumptions in the study of complex systems. In recent years, species distribution models (SDMs) have played an increasingly important role in studying the distribution patterns of organisms. Predictive spatial modeling based on the analysis of environmental parameters and the presence of species is widely used in environmental, ecological and conservation studies, among others. The current distribution is generally assumed to be a good indicator of ecological requirements. However, known extrapolation algorithms generally do not receive information on biotic variables. Until now, there are no mathematical models that incorporate all the effects necessary to analyze the ecosystem, such as predation, intra- and interspecific competitions, and exploration costs.

In this doctoral thesis we generated potential distribution models for each species of sigmodontine rodent that inhabits the Andean-Patagonian forest region and adjacent areas, identifying the main climatic variables that influence these distributions. Our first objective was to compare the climatic variables and the distribution patterns generated for each species, as well as to explore the effects of the physical environment on the composition of species assemblages. Secondly, to model the effect of biotic factors, such as interspecific competition and predation, on the abundance and composition of species, spatially explicit models were developed that allow determining on a local scale the effect they present on the distribution of species of sigmodontine rodents.

From an exhaustive bibliographic review and national and international databases, we compiled a total of 1215 records of confirmed presence of species in a total of 580 sites analyzed. The maximum entropy model (MaxEnt) was used to generate the potential distributions of the 14 rodent species studied, selecting 20 variables obtained from the WorldClim database, including elevation and 19 bioclimatic variables. To explore the relative importance of abiotic factors such as climate and topography in determining geographic ranges, we compared the predictive power of these indicators with vegetation indicators such as NDVI and EVI.

To study the influence of biological interactions, the second objective of the thesis, spatially explicit numerical simulations of the dynamics of each rodent species were carried out. A stochastic and metapopulation implementation was developed, in which the space is divided into cells that can be colonized by each species. In the model, each species has a probability of colonizing a neighboring patch and a probability of being captured by a predator and disappearing from the patch in which it is found.

To establish the values of these parameters for each species, the simulation model takes into account two values in each patch (cell): “suitability” (it is the habitat preference of each species, obtained quantitatively from the distribution maps MaxEnt potential of each species) and the “NDVI” (it is the vegetation cover at each site, used to measure the probability of aerial predation). In addition to these probabilities, the model assumes that there are competing interactions that regulate the structure of species assemblages. To do this, we have modeled the so-called “Fox rule” to evaluate the effects of competitive interactions between rodent species grouped in trophic guilds. We have

parameterized a natural local extinction rate. To measure the weight or importance of each variable, different scenarios were simulated.

The potential distribution models corroborate a clear correspondence between the great Patagonian landscapes and the assemblages of species, which discriminate the Andean zone, the ecotone and the steppe, responding to a temperature and humidity gradient. The assemblages are composed of phylogenetically unrelated species, belonging to the different tribes that arrived in Patagonia during the last millennia. The superposition of all the models shows the east of Lake Nahuel Huapi and south to -43° , as the area with the highest species richness in all of Patagonia (up to 11 species). All species show a high correspondence with the environmental variables (temperature and precipitation) that define patterns at the landscape scale. The predictive models show that on a regional scale, the assemblages of species respond to the climate; instead, the vegetation indicators show very little explanatory power of the geographic range; these, on the other hand, acquire relevance at a local scale, influencing the spatial arrangement of individuals in different patches. The results obtained to analyze the effect of biotic factors on the distribution of rodent species allow us to expand the description of the ecosystems studied and show a great predictive capacity. At the local scale, the factor that most influences the specific composition of rodent assemblages is interspecific competition. The factor that most influences the spatial arrangement of individuals in the different patches is a combination of interspecific competition and predation pressure.

Finally, the results obtained and the contributions to a more comprehensive theoretical context are synthesized. It is concluded that the importance of abiotic or biotic factors in the structuring of communities changes according to the geographical scale of the analysis, with the abiotic as determinants of the large-scale patterns and the biotic as structuring at the local scale. The hierarchical structure of nature approach offers a conceptual melting pot where hypotheses that have been the subject of academic controversy for decades, can be integrated into a theoretical synthesis.

Capítulo 1:
Marco conceptual



CAPÍTULO 1: Marco conceptual

1.1 Factores que influyen en la composición específica de los ensambles de especies.

En las comunidades ecológicas se desarrollan interacciones complejas entre las especies que las componen a través de un proceso denominado ensamble, en el cual las especies invaden, persisten o se extinguen, en ocasiones repetidamente (Hang-Kawang y Pimm 1993); estos ensambles pueden variar espacial y temporalmente en la medida que los organismos reaccionen a los cambios del medio biótico y abiótico que los rodea (Weins 1986, Levin 1992; Zalapa et al. 2012)

Comprender los factores que influyen en la composición específica de los ensambles de especies es y ha sido uno de los desafíos más complejos de la ecología de comunidades (Begon et al. 1995). La complejidad se debe a que intervienen muchas causas, a que la importancia de cada causa puede variar en el tiempo (Meserve et al. 2003) y en el espacio (Ruiz Barlett et al. 2019), y también puede cambiar con la escala geográfica (Monjeau et al. 1998, 2017).

El desarrollo de teorías causales sobre los ensambles ha sido objeto de intensas controversias centradas en el papel de la competencia interespecífica en la composición específica, generando una dialéctica de varias décadas de tesis y antítesis entre los defensores de la teoría de la competencia como principal factor estructurante (influenciados por la escuela de Robert MacArthur), versus una escuela centrada más bien en la estadística o los principios de la lógica formal (influenciados por el falsacionismo de Karl Popper), argumentando que el azar es la explicación más parsimoniosa para explicar la coexistencia

de las especies y que, por lo tanto, no es demostrable el papel estructurante de la competencia en los ensambles de especies. Los extremos de estas dos posturas son el concepto de superorganismo por un lado, y el de la ausencia de interacciones biológicas entre las especies en coexistencia. En el primero de los casos, las especies co-evolucionan en ensambles adaptativos, en el segundo de los casos, el proceso evolutivo tiene como unidad funcional a la especie o a las poblaciones de una especie y los ensambles se estructuran en función a la idiosincracia de cada especie.

Esta controversia sobre las fuerzas estructurantes de los ensambles de especies, ha generado numerosos trabajos que podemos de algún modo enraizar en Diamond (1975) y en su réplica en *Ecology* por parte de Connor y Simberloff (1979): “*The assembly of species communities: chance or competition?*”, o en tres libros clave para comprender la disputa científica: Cody y Diamond (1975) versus Strong et al. (1984), y luego Diamond y Case (1986) versus Strong et al. (1984), junto a una seguidilla de papers invocando la competencia acompañados de una guadaña estadística refutatoria. Numerosos trabajos experimentales continuaron en la línea de la teoría de las interacciones competitivas, destacándose los experimentos de James Brown y colaboradores en comunidades de roedores del desierto (Brown et al. 1986; Brown 1989).

En este estudio asumimos que las comunidades ecológicas no son simples ensambles al azar, sino que representan sub-conjuntos estructurados de la diversidad regional de especies, determinados por factores que operan a distintas escalas (Brown et al. 2002). Si bien los procesos adaptativos son inherentes a cada especie, lo que determina su rango de distribución, el éxito en ocupar un sitio en un microhábitat dado depende de las interacciones competitivas. Es decir que, como suele suceder en muchas controversias, no se trata de una

explicación o la contraria, sino de la participación de ambas explicaciones combinadas en un marco teórico más abarcativo.

Los ensambles están determinados por un conjunto de factores que incluyen los recursos disponibles (hábitat, alimento), la competencia entre las especies por dichos recursos (Hutchinson 1959; Grant 1968; MacArthur 1972; Cody 1974; Cody y Diamond 1975; Bowers y Brown 1984), la depredación y los factores abióticos (Meserve et al. 2003). No obstante, la competencia es un factor relevante a escala local, pero que no necesariamente influye a escalas geográficas de mayor extensión, donde intervienen otras causas. Existen varios factores que pueden estar influyendo en el número de especies que forman estos ensambles como la severidad de las condiciones físicas, el tiempo disponible para la colonización y la especiación, el aislamiento del área en cuestión, la heterogeneidad espacial, las limitaciones en la cadena trófica, el comportamiento de los depredadores y la competencia, parasitismo y presencia de enfermedades transmitidas intra e inter-específicamente (Pontin 1982; Monteverde 2013).

Para que exista un ensamble de especies, cada especie debe superar varios filtros ambientales a diferentes escalas en donde intervienen factores diferentes a las interacciones biológicas y que son los que determinan la existencia de un pool geográfico regional (Kelt et al. 1995; Monjeau et al. 1998, Pardiñas et al. 2003, Ruiz Barlett et al. 2020). Ese pool geográfico está compuesto por la superposición de las áreas de distribución de todas las especies que lograron adaptarse a las condiciones abióticas de la región (Kelt et al 1995).

El rango geográfico de una especie es una propiedad emergente de su ecología e historia evolutiva (Brown 1995), determinada por diversos factores que operan con diferentes intensidades a diferentes escalas (Gaston 2003; Pearson y Dawson 2003). La distribución

geográfica de una especie depende de la habilidad de sus individuos para dispersarse y colonizar nuevas áreas y hábitats, como así también de las interacciones con competidores y depredadores, de la plasticidad adaptativa a la frecuencia e intensidad de perturbaciones, etc. Por lo que el poder elegir el mejor hábitat en el cual vivir y reproducirse, se convierte en una estrategia claramente ventajosa para un individuo y en consecuencia para las poblaciones (Merritt 1973).

Entender los patrones y procesos que delimitan el área de distribución de las especies es fundamental para elucidar los factores abióticos que intervienen en la estructuración de las comunidades. Según Soberón y Peterson (2005), cuatro clases de factores determinan las áreas en las que se encuentra una especie (Figura 1).

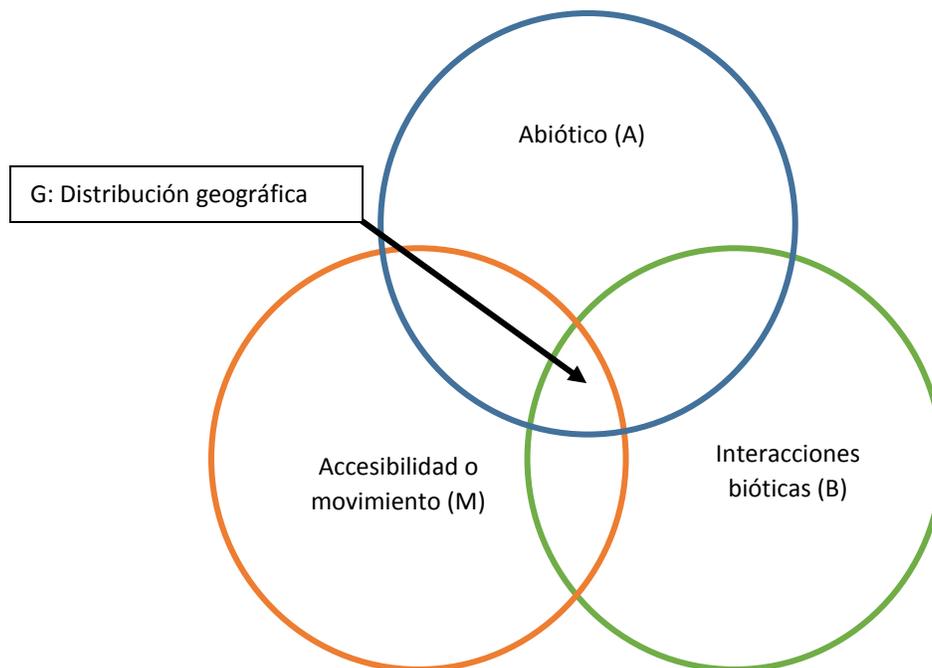


Figura 1. Diagrama BAM. A: condiciones abióticas, B: factores bióticos, M: regiones accesibles. G: Distribución geográfica, condiciones abióticas y bióticas cumplidas accesibles a los dispersores (de Soberon y Peterson 2005).

- Los factores abióticos (A) incluyendo el clima, la geología, la geomorfología, la hidrología, los suelos, que imponen a las especies restricciones de acuerdo a los límites fisiológicos de cada una.
- Los factores bióticos (B), son el conjunto de interacciones con otras especies que modifican la capacidad de la especie para mantener las poblaciones. Estas interacciones pueden ser positivas (por ejemplo, mutualistas como dispersores de semillas, polinizadores, etc.) o negativas (por ejemplo, competidores, depredadores, enfermedades). Al limitar o mejorar los procesos de la población, las interacciones pueden afectar las distribuciones.
- Las regiones que son accesibles (M) a la dispersión por parte de la especie desde un área original. Este factor es extremadamente útil para distinguir la distribución real de una especie de su distribución potencial, según la configuración del paisaje y las capacidades de dispersión de la especie.
- El cuarto factor es la capacidad evolutiva de las poblaciones de la especie para adaptarse a las nuevas condiciones.

Estos cuatro factores interactúan dinámicamente y con diferentes fuerzas a diferentes escalas para determinar la distribución geográfica de una especie. Una especie estará presente en un punto dado donde se cumplen tres condiciones: (1) Las condiciones abióticas deben ser favorables (es decir, cuando la aptitud independiente de la densidad es positiva), estas condiciones ocurren en la región (A). (2) Un conjunto apropiado de especies está presente (p. Ej., huéspedes, plantas alimenticias, polinizadores, dispersores de semillas, micorrizas) y ausente (p. Ej., competidores fuertes, enfermedades, depredadores especializados), representado en la región (B). Finalmente, (3) la especie estará presente solo en una región (M) a la que las especies puedan llegar desde áreas de distribución establecidas

en tiempo ecológico (es decir, las limitaciones de dispersión no son una consideración) (Soberón y Peterson 2005). El principio del modelado de nicho ecológico (ENM) es relacionar los lugares donde se observa una especie con las características ambientales de esos lugares, para estimar las condiciones favorables para la especie y, en consecuencia, su rango geográfico potencial (Peterson et al. 2011). El diagrama BAM puede usarse para entender por separado la influencia de cada uno de los tres conjuntos de factores, pero también para deducir cómo su variación espacial y temporal puede estar afectando la distribución de una especie (Hutchinson 1978, Soberón 2007).

Aunque las especies se ven afectadas por una variedad de factores, el clima ejerce un control dominante, imponiendo limitaciones que configuran su distribución, especialmente en escalas regionales a continentales (Pearson y Dawson 2003). Esto se explica dentro del marco de la estructura jerárquica de la naturaleza (Kljin y de Haes 1994), en donde se concibe al paisaje como un sistema de ecosistemas anidados uno dentro del otro en una dirección de fuerzas estructurantes jerárquicamente decreciente y siguiendo el siguiente orden: clima, geología, geomorfología, suelos, hidrología, vegetación y fauna. La estructura es jerárquica tanto en el tiempo como en el espacio, un cambio climático modifica toda la superficie del planeta y la escala temporal es larga, un cambio geológico modifica un continente o una región a escalas temporales también muy extensas, un cambio geomorfológico opera a escala regional en tiempos más cortos que los geológicos y climáticos, y así sucesivamente. Desde esta concepción resulta más claro comprender por qué los cambios en el clima y en la geología son las principales fuerzas estructurantes de un paisaje, dado que jerárquicamente modifican a los subsistemas subordinados funcionalmente. Esta concepción es uno de los ejes centrales de esta tesis.

Dentro de este marco interpretativo, la correspondencia general de las variables climáticas con la topografía y otras características geográficas genera gradientes ambientales donde los cambios en la vegetación son evidentes (Forman y Godron 1986).

1.2 Ensamblajes de pequeños mamíferos

En Argentina se registra una gran variedad de climas y topografía, está constituido por un mosaico de eco-regiones (Burkart et al. 1999) que incluye ambientes tan contrastantes como bosques lluviosos, semidesiertos, desiertos fríos de alta montaña y praderas húmedas. En esta extensa geografía, los límites precisos en la distribución de numerosos micromamíferos, más aún en el caso de los roedores sigmodontinos, permanecen pobremente explorados. Rodentia es no solo el grupo más diverso (186 especies), sino también el más complejo de analizar, con importantes modificaciones que se han propuesto en los últimos años, especialmente para la familia Cricetidae (Barquez et al. 2006).

Varios estudios documentan cambios en la composición de los ensamblajes de pequeños mamíferos que se corresponden con cambios en la composición de la vegetación, considerando a las plantas como sustitutos de las condiciones ambientales (Box 1981; Grabherr y Kojima 1993; Pardiñas et al 2003).

En el caso de los mamíferos, y especialmente en roedores, la falsa vinculación entre vegetación (bosque, mallín, pradera, desierto, etc) y flora (el conjunto de especies de un lugar) se hace más evidente. Dada la correspondencia espacial entre los conjuntos de roedores y la vegetación se hipotetizó un vínculo causal entre la composición de comunidades de pequeños mamíferos y la composición florística de los parches que habitan (Parmenter y

MacMahon 1983). Esta correspondencia se basa en la observación de que los mamíferos pequeños generalmente se encuentran dentro y se mueven entre parches de hábitat distinguidos en función de la composición florística y, por lo tanto, un mapa florístico debería predecir la composición específica de ensamblajes de mamíferos pequeños.

Sin embargo, Monjeau et al. (1997, 1998) concluyeron que "*small mammal assemblages are landscape ecologists rather than systematic botanists*" (los ensamblajes de pequeños mamíferos son ecólogos del paisaje en lugar de botánicos sistemáticos), porque su distribución corresponde mejor a una clasificación compleja del paisaje basada en la integración jerárquica del clima, la geología y la vegetación (como se explicó más arriba), que a una clasificación basada únicamente en la composición florística. Esta coincidencia espacial entre la composición florística y la composición de especies de roedores en los ensamblajes de la Patagonia occidental no tiene una relación causal, sino que ambos componentes (flora y fauna) responden independientemente a las condiciones climáticas y geológicas (Monjeau et al. 1998). Esta teoría fue cuestionada por Pardiñas et al. (2003), en referencia a un trabajo anterior de Monjeau et al. (1997), quienes aseguran dicha correspondencia entre los roedores y la composición florística, y que los micromamíferos resultan ser tanto "botánicos" como "ecólogos del paisaje". La hipótesis de Monjeau et al. (1997, 1998, 2011), Andrade y Monjeau (2015) sostiene que tanto la flora como la fauna se distribuyen en función del clima, de la geología, la geomorfología, los suelos y la hidrología superficial, y que la correspondencia entre la composición florística y faunística no es causal entre ambos, sino que se explican por una jerarquía superior en la estructura del paisaje.

Esta teoría del desacople entre la composición florística y la composición faunística se ha demostrado en otras regiones del mundo (Birney et al. 2000) donde la composición

florística original ha sido completamente reemplazada por flora o cultivos exóticos, sin cambiar el grupo de especies original a escala regional. En general, la composición específica de los ensambles de roedores se mantiene estable si su envoltura climática no cambia, a pesar de que la composición florística cambie sustancialmente. Sin embargo, los cambios locales, a escala de microhábitat, en la composición florística pueden asociarse con cambios en la composición de pequeños mamíferos cuando están asociados con cambios en la estructura o arquitectura de la vegetación (es decir, la eliminación de ciertos estratos). Cada especie expandirá o contraerá su distribución de acuerdo con sus limitaciones o necesidades individuales (Graham et al. 1996). En agroecosistemas, profundamente modificados en la estructura del microhábitat, ocurren extinciones locales de poblaciones de especies de roedores, que se recluyen o refugian en sitios inaccesibles a la explotación agrícola o ganadera, como bordes de alambrados, parches de vegetación en bordes de arroyos, peladeros de alta montaña y otros sitios. El sobrepastoreo puede extirpar poblaciones de especies localmente, como lo demostraron numerosos estudios en series temporales de depósitos de egagrópilas. En general, no es suficiente cambiar la composición florística para cambiar un grupo de especies regional (*geographical pool* según Kelt et al., 1995), ya que muchas especies pueden encontrar alimento y cobertura en cualquier especie de planta que brinden los mismos "servicios" que la flora nativa, como el roedor sigmodontino *Oligoryzomys longicaudatus* adaptado a los arbustos exóticos de rosa mosqueta (*Rosa eglanteria*), que utiliza como refugio y alimento. Debe reconocerse, sin embargo, que en desiertos con mucha diversidad de roedores aparecen especialistas de dieta fuertemente dependientes de una determinada composición florística que contenga las especies de plantas palatables para tal o cual roedor, por lo que dicha especialidad trófica los lleva también a ser estenótopos,

siguiendo los hábitats que contienen las plantas palatables. Pero este no sería el caso de los roedores patagónicos según Monjeau et al. (1997, 1998, 2011).

Otra situación que ocurre, ante la intervención antrópica, donde el cambio de uso de suelo y la intensidad del deterioro producido, afectaría a cada especie en particular. Dependiendo del tipo de especialización que presente con el hábitat y los recursos, si se adapta o no al cambio de flora, mientras que algunas especies se verán desplazadas a un nuevo ambiente dentro de la misma región, otras lograrán adaptarse y otras no pudiendo llevar a extinciones locales, en particular con especies especialistas de dieta y hábitat, como se argumentó más arriba. Estudios recientes demostraron que la intensificación de la agricultura tiende a favorecer a las especies más comunes (generalistas en función del uso del hábitat), mientras que las especies raras (especialistas en función del uso de hábitat) son más abundantes en zonas con bajo disturbio (Millán de la Peña et al. 2003; Guidobono 2013).

La intervención antrópica ha llevado a graves consecuencias en el ecosistema, como por ejemplo en el caso del pastoreo excesivo en la Patagonia (Pearson 1987; Andrade et al. 2015; Rodríguez y Barauna 2015) y en los agroecosistemas pampeanos (Guidobono 2013; Udrizar Saauthier 2009; Pardiñas et al 2000). Los cambios en el uso de la tierra, particularmente aquellos promovidos por los gobiernos y los grandes inversores, frecuentemente no prestan atención a los costos ambientales e ignoran los costos a largo plazo asociados con la degradación del ecosistema (Davies et al. 2012).

En los agroecosistemas pampeanos la expansión agrícola causó cambios en las abundancias relativas de las especies de roedores silvestres. La agricultura produjo no sólo efectos a escala de paisaje y sobre los hábitats disponibles, sino también influyó sobre la disponibilidad de recursos y la cobertura vegetal, los desplazamientos y la mortalidad de los

roedores (Bellocq y Kravetz 1990, de Villafañe et al. 1992, de Villafañe et al. 1994, Cavia et al. 2005, Frascina et al. 2009). Así como los cambios en el uso de la tierra afectarían diferencialmente a las distintas especies de roedores, lo mismo ocurre con las distintas especies de depredadores, según su uso del hábitat, sus requisitos alimentarios y el grado de especialización. Mientras que algunas especies pueden disminuir su eficiencia de caza en hábitats agrícolas (Mukherjee et al. 2004), otras pueden ser beneficiadas con subsidios de comida asociados al incremento de la abundancia de presas como consecuencia de las actividades humanas (Yirga et al. 2012; Guidobono 2013).

El sobrepastoreo ha sido uno de los principales factores promotores del proceso de desertificación de las tierras secas, junto con el desvío de los cursos de ríos aguas arriba de los humedales en las tierras secas (Davies et al. 2012). En particular, el pastoreo produce una disminución del estrato graminoso-herbáceo y un aumento de los procesos de arbustización (Bisigato y Bertiller 1997). Asociado a este factor de disturbio, se han observado respuestas diferenciales en las estrategias ecológicas de los pequeños mamíferos según la estructura del hábitat y la intensidad del pastoreo vacuno (Gonnet y Ojeda 1998; Tabeni y Ojeda 2005; Chillo et al. 2010; Chillo 2013).

Son numerosos los estudios que han demostrado que para que el conjunto regional de especies (*geographic pool*) sea reemplazado por otro completamente diferente, hace falta la acción del cambio climático, como ha sucedido en Patagonia durante el Pleistoceno y el Holoceno (Kim et al 1998). Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) y Andrade y Monjeau (2015) evidenciaron la influencia del clima en gradientes altitudinales, diferenciándose claramente las zonas elevadas de las zonas bajas por sus características climáticas de humedad y temperatura. En gradientes acusados de este tipo se hace más evidente la influencia del clima,

patrón que se repite tanto en latitud como en el tiempo, cuando el clima cambió en el pasado (Andrade y Monjeau, 2015), y donde la composición específica de los ensambles de roedores está determinada por el clima y la geología. Tanto la vegetación como la fauna responden cambiando su composición de especies con arreglo a la envoltura climática, lo que es diferente a afirmar que la flora es determinante de la composición de especies de roedores, ya que ambos responden a una fuerza jerárquica superior en la estructuración del paisaje, como se demostró comparando composición florística, ensambles de roedores y clima en Monjeau et al. (1998). Como lo sintetizan Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) “los ensambles...se diferencian claramente en los sectores elevados de las mesetas del sur chubutense, poniendo en evidencia la influencia de la altitud como condicionante de la humedad, la temperatura y, en última instancia, la vegetación, sobre la distribución de las especies de micromamíferos”. En Ruiz Barlett et al. (2020) y en los resultados de esta tesis se soportan las afirmaciones de todos estos autores, ya que se predice con alta precisión la distribución potencial de las especies de roedores utilizando datos climáticos (siempre en referencia a la escala regional) sin la necesidad de información sobre la composición florística y demostrando cuantitativa el escaso poder predictivo que tiene el NDVI en comparación a la potencia predictiva de indicadores climáticos y de elevación a dicha escala.

1.3 Antecedentes de estudios de pequeños mamíferos en la Patagonia

Oliver Pearson fue pionero en estudios sobre pequeños mamíferos en el noroeste de la Patagonia (Pearson 1983, 1984, 1987, 1995). Oliver y Anita Pearson (Pearson y Pearson 1982) fueron los primeros investigadores en describir los cambios en la composición de las especies que ocurren en el noroeste de la Patagonia, en respuesta a un fuerte gradiente

ambiental. Después de estos trabajos seminales, los pequeños mamíferos de la Patagonia han sido estudiados por varios investigadores durante las últimas décadas, cubriendo varios temas que incluyen: estudios descriptivos (Christie 1983; Monjeau et al. 1994; Bonino et al. 1995; Heinemann et al. 1995; Birney et al. 1996a, 1996b; Lozada et al. 1996; Kramer et al. 1999; Cueto et al. 2007; Nabte et al. 2009), ecología de poblaciones y comunidades (Guthmann et al. 1997; Monjeau et al. 1997), ecología geográfica (Monjeau 1989; Andrade y Monjeau 2014), ecología del paisaje (Monjeau et al. 1998), genética y filogeografía (Hillyard et al. 1997; Sikes et al. 1997; Kim et al. 1998), problemas y aplicaciones en planificación y manejo de la conservación (Monjeau 2010; Flueck et al. 2011; Monjeau et al. 2013; Nabte et al. 2013), estudios relevantes sobre taxonomía, distribución, evolución y radiación adaptativa de pequeños mamíferos en la Patagonia (Pardiñas 1999; Pardiñas et al. 2000, 2003, 2011; Palma et al. 2005; Martin 2008, 2010a, 2010b, 2011; Lessa et al. 2010; Alarcón et al. 2011; Formoso et al. 2011), y las aplicaciones de este conocimiento en relación con la epidemiología y la ecología de los reservorios de hantavirus (Abramson y Kenkre 2002; Aguirre et al. 2002; Abramson et al. 2003; Larrieu et al. 2003; Peixoto y Abramson 2006; Monjeau et al. 2011; Pardiñas et al. 2011; Andreo et al. 2014; Monteverde y Hodara 2017; en Chile, Astorga et al. 2018 entre otros). Desde 2013, un equipo de investigación interdisciplinario (biólogos, antropólogos y físicos) estudia el problema de extinciones animales en el pasado, en el presente y en prospectivas futuras, incluyendo la influencia del hombre y la sustentabilidad de los ecosistemas en este proceso (Laguna et al. 2015; Abramson et al. 2017; Monjeau et al. 2015, 2017).

Udrizar Sauthier (2009) estudió las asociaciones de micromamíferos de la provincia del Chubut desde el Holoceno medio y su evolución a través del tiempo hasta la actualidad. Formoso (2013) construyó una base de datos en el marco geográfico de la Patagonia continental

extra-andina y analizó mediante herramientas estadísticas y sistemas de información geográfica. Guidobono (2013) describieron las variaciones de abundancia de los roedores en un agroecosistema, relacionándolas con las variaciones en condiciones climáticas, de la vegetación, del uso de los campos y de la depredación. Piudo et al. (2005) estudió las dinámicas poblacionales de especies de roedores asociadas al hantavirus.

Varios autores han estudiado algunos aspectos referidos a la historia natural de las especies de roedores que habitan el desierto de Monte en Argentina, tanto en áreas protegidas como en áreas perturbadas por la actividad humana (Ojeda 1989, Campos et al. 2001, Bonaventura et al. 1998, Taraborelli et al. 2003, Corbalán y Ojeda 2004, Tabeni y Ojeda 2005, Teta et al. 2009, entre otros). Corbalán y Ojeda (2004), determinaron el tamaño de las áreas de acción en función del sexo, el tamaño corporal y la estación del año. Tabeni y Ojeda (2005) evaluaron su respuesta a los disturbios ocasionados por el pastoreo. Bonaventura et al. (1998) y Teta et al. (2009) también han realizado estudios sobre la autoecología y la historia natural de las especies de roedores que lo habitan. Por otro lado, Albanese et al. (2011) estudiaron el uso diferencial del espacio vertical que hacen estos pequeños mamíferos. Bisceglia (2014) analizó las relaciones entre las variaciones climáticas y de otros parámetros ambientales (como la vegetación) con algunas características poblacionales de las especies de roedores sigmodontinos y, en consecuencia, sobre la diversidad del ensamble que ellas constituyen y, entre éstas y sus depredadores, en la ecorregión del Monte.

Recientemente, Bernerdis (2019) generó información sobre taxonomía alfa, distribución geográfica, patrones biogeográficos y, en forma preliminar, indicadores taxonómicos de situaciones ambientales de los ensambles de micromamíferos terrestres no-voladores (marsupiales y roedores) en Neuquén. La Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM 2019) realizó una categorización de los Mamíferos de Argentina según su

riesgo de extinción, constituye un diagnóstico para ubicar al país en el contexto regional y global, involucrando a casi 400 expertos y referentes (Teta et al. 2018)

1.4 Modelos de distribución de especies y modelos metapoblacionales

Un modelo es un sistema o estructura que pretende representar, de manera más o menos aproximada, una parte de la realidad. La utilización de modelos matemáticos en biología en general, y en ecología en particular, ha conocido en el último lustro un crecimiento significativo. Prodigan predicciones, pero también son una herramienta que permite ordenar y sistematizar supuestos en un marco que permite dilucidar sistemas biológicos complejos. En los últimos años, los modelos de distribución de especies (SDM) han desempeñado un rol cada vez más importante en el estudio de los patrones de distribución de los organismos (Guisan y Thuiller 2005). El modelado espacial predictivo basado en el análisis de parámetros ambientales y la presencia de especies se usa ampliamente en estudios ambientales, ecológicos y de conservación, entre otros (Yanga et al. 2013; Matyukhina et al. 2014; Yuan et al. 2015). Entre los métodos de modelado espacial, el programa Maxent permite analizar la relación entre las ubicaciones de las especies y las características ambientales que determinan la idoneidad general del hábitat para una especie. Se asume que la distribución actual es un buen indicador de los requerimientos ecológicos (Dudik et al. 2004; Phillips et al. 2004; Phillips et al. 2006).

Los algoritmos conocidos de extrapolación generalmente no reciben información sobre variables bióticas (Soberón y Peterson 2005), la competencia intra e interespecífica se ha modelado sólo para algunos sistemas simples (Bascompte y Solé 1998). Sin embargo, no existen hasta ahora modelos matemáticos que incorporen todos los efectos necesarios para

analizar el ecosistema, la depredación, competencias intra e interespecíficas y costos de exploración. El desarrollo de modelos metapoblacionales espacialmente explícitos que permitan introducir la información recolectada sobre hábitat y poblaciones animales es el objetivo del presente trabajo.

1.5 Objetivo general y objetivos particulares

Objetivo general

Dado este marco conceptual, el primer objetivo fue generar modelos de distribución potencial para 14 especies de roedores sigmodontinos que habitan en la región del bosque andino-patagónico y áreas adyacentes, y recuperar las principales variables climáticas responsables de estos modelos. El principal objetivo fue comparar estas variables climáticas y los patrones de distribución generados para cada especie, y explorar los efectos del entorno físico en la configuración de la composición de las comunidades de roedores en el área.

El segundo objetivo, a una escala local, donde entran en juego los factores bióticos, fue desarrollar un modelo matemático de simulaciones partiendo de la información obtenida en el primer objetivo e información teórica sobre las interacciones entre las especies presentes en el Parque Nacional Nahuel Huapi. Permitiendo comprender e identificar cuáles son los factores abióticos (variables climáticas, topográficas) y bióticos (interacciones competitivas y depredación) que determinan la presencia de especies de roedores sigmodontinos en el espacio y tiempo.

Objetivos particulares

Los objetivos particulares son:

1. Estudiar la influencia de los factores abióticos en la probabilidad de presencia de cada especie en un área dada desarrollando modelos de distribución potencial.
2. Estudiar la influencia de la competencia y de la depredación en la probabilidad de presencia de cada especie en dicha área.
3. Desarrollar un modelo matemático como una herramienta de aplicación en epidemiología y conservación para determinar la influencia de factores biológicos en la distribución de las especies de roedores.

Capítulo 2:
Área de estudio



CAPÍTULO 2: Área de estudio

La Patagonia es uno de los pocos territorios que se extiende al sur de los 40° S que admite comunidades bióticas complejas (Soriano et al. 1983). Con un área de ~ 750,000 km², tiene una variedad de diferentes unidades florísticas que van desde ambientes de tundra en el extremo sur, hasta estepas arbustivas y praderas en el este, centro y norte, y bosques fríos que dominan las laderas andinas occidentales (León et al. 1998).

El clima de esta amplia región es templado frío (Paruelo et al. 1999). Las precipitaciones son máximas en la zona andina, donde llegan a superar los 2000 mm. En la parte central de la Patagonia extraandina la precipitación anual alcanza los 125 mm en el centro-este y los 500 mm en la parte occidental, y se concentra en los meses más fríos del año (abril a septiembre). Los fuertes vientos del oeste constituyen uno de los rasgos climáticos característicos de la región. La disminución de las precipitaciones desde el oeste hacia el este determina un gradiente de tipos de vegetación: bosque, estepa gramínea, estepa arbustivo-gramínea, estepa arbustiva y erial (Soriano 1956; Movia et al. 1987).

Existen diferentes interpretaciones del término Patagonia, por lo que no existe una definición unívoca y espacialmente explícita o clasificación de paisaje. De hecho el nombre Patagonia no figura en ningún mapa oficial con una delimitación legal. Siguiendo los criterios utilizados en Monjeau et al. (1998), Patagonia *sensu lato* se extiende desde aproximadamente 39 ° a 55 ° Sur, siguiendo aproximadamente los ríos Colorado-Desaguadero en el norte y extendiéndose hasta el extremo sur del continente, incluyendo Tierra del Fuego, los Andes y las mesetas, llanuras y colinas que se encuentran entre los Andes y el Océano Atlántico, incluida una pequeña porción de Chile, adyacente pero no

incluida en nuestro estudio. Cabrera (1971) distinguió tres provincias botánicas en la Patagonia *sensu lato*: bosque, monte y “Patagonia”, utilizando el término sólo desde un punto de vista fitogeográfico. Monjeau y col. (1998) aclararon este problema de nomenclatura al nombrar la Patagonia florística de Cabrera Patagonia *sensu stricto*. Inspirado desde una perspectiva holística, del Valle et al. (1995) delimitaron dos grandes áreas dentro de la "Patagonia semiárida o extraandina" (véase Monjeau et al., 1998 para comparar ambas clasificaciones): la Patagonia occidental (que coincide con Patagonia *sensu stricto* de Cabrera) y la Patagonia oriental (que es la porción de lo que Cabrera llama "monte", pero al

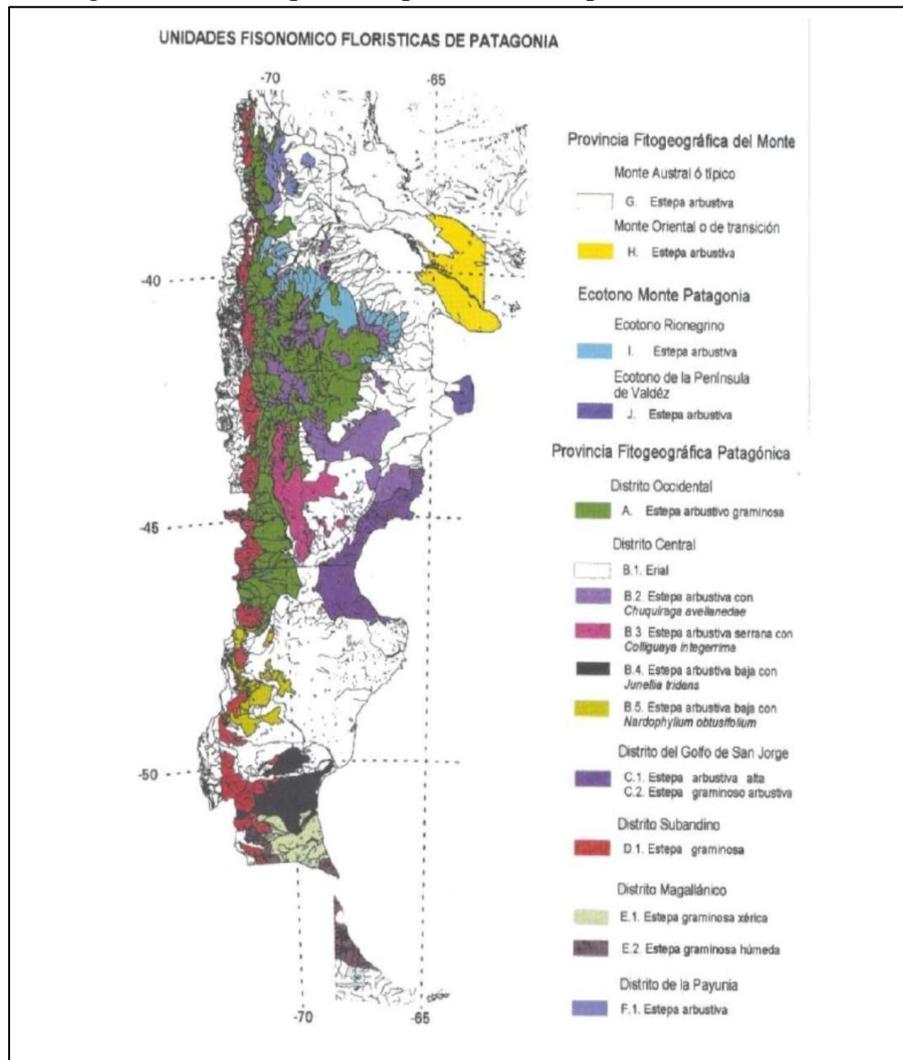


Figura 2.1 Provincias fitogeográficas según Leon et al. (1998)

sur del río Colorado-Desaguadero). Estas unidades también fueron consideradas por León et al. (1998) la provincia fitogeográfica patagónica, la provincia fitogeográfica de Monte y el ecotono entre los dos.

El área de estudio de esta tesis comprende estas áreas explicitadas en del Valle et al. (1995) y León et al. (1998) (Figura 2.1):

-La **Provincia Fitogeográfica Patagónica** es la expresión más austral del Dominio Andino que en Argentina se extiende desde la Puna de Atacama hasta Tierra del Fuego, caracterizado por el predominio de gramíneas xerófitas.

-La **Provincia Fitogeográfica del Monte** está definida por una estepa arbustiva. Se extiende al oeste de los Andes desde Salta (24° 35' S) hasta la costa atlántica del Chubut (44° 20' S). A pesar de su extensión N - S el rasgo más notable del clima es la constancia del régimen térmico. En su territorio las precipitaciones son inferiores a los 200 mm anuales y solo hay bosques en ambientes azonales: galerías de ríos o valles con napas freáticas poco profundas (Morello 1958).

-El **Ecotono Monte-Patagonia** es la transición entre las provincias fitogeográficas patagónica y del Monte se produce en muchas áreas de una manera gradual, en especial en aquellas en donde no existen discontinuidades geomorfológicas que determinan cambios altitudinales importantes (Cabrera 1947; León et al. 1998).

El área de estudio (Figura 2.2) se centró alrededor del noroeste de la Patagonia, un área de Argentina caracterizada por un fuerte gradiente ambiental, donde la precipitación anual varía de ~ 4,000 mm en la Selva Valdiviana a ~ 230 mm en la Estepa Patagónica

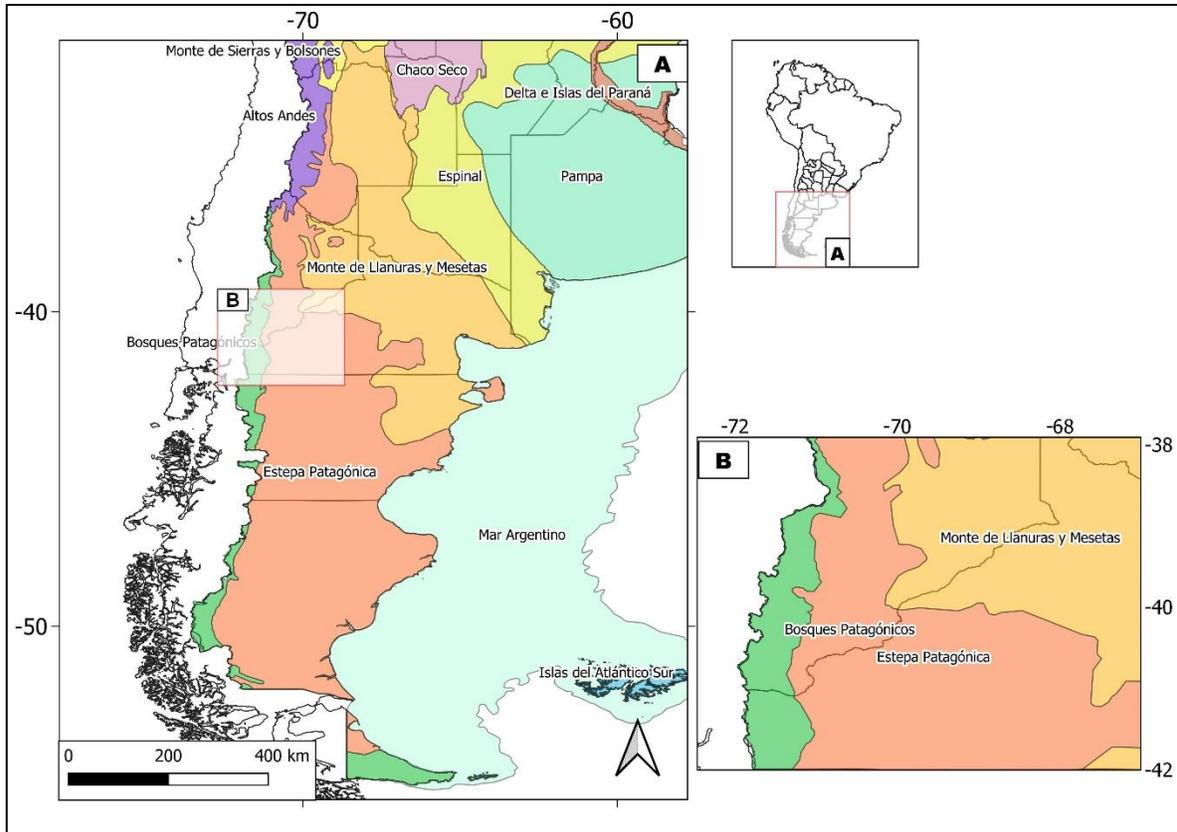


Figura 2.2. Área de estudio

(Prohaska 1976), y los rangos de elevación de 500 a 3.000 m. Estos extremos ocurren dentro de menos de 150 km de oeste a este, produciendo algunas de las transiciones bióticas más agudas conocidas (Quintanilla Pérez 1983; Veblen y Lorenz 1988).

Aunque este estudio se refiere a la distribución de roedores en las zonas andinas y de transición (Ecotono de bosque-estepa) del noroeste de la Patagonia (Figura 2.2 B) incluimos datos de toda la región patagónica (30° - 60° Sur latitud y 60° - 75° longitud oeste), y algunos sitios extra patagónicos (Figura 2.2 A) para incluir registros que ocurren fuera de la Patagonia pero a lo largo de la distribución de cada especie, y para recuperar información más precisa sobre las limitaciones ambientales de cada especie.

En la región de estudio se encuentran distintos tipos de hábitats, utilizados por las especies en estudio. En el contexto de esta tesis, utilizamos el término “hábitat” como el ambiente que ocupa una población de una o varias especies, cuya estructura está determinada por sus características geográficas, físicas, químicas y biológicas (Brower 1997). Los organismos reaccionan ante una variedad de factores ambientales y sólo pueden ocupar un cierto hábitat cuando los valores de esos factores caen dentro del rango de tolerancia de la especie (Smith y Smith 2001). Pearson (1995) describió los distintos tipos de hábitat en la Patagonia ocupados por las especies de roedores sigmodontinos que han sido estudiados en esta tesis:

- **Bosque.** Bases de una o más de las tres especies de *Nothofagus* o de *Austrocedrus*, lo suficientemente densa para que los troncos inferiores están libres de las ramas; el sotobosque puede ser abierto o denso, con o sin bambú (caña colihue, *Chusquea culeou*).
- **Arbusto (matorral).** Arbustos de más de 1 m de altura, incluso árboles pequeños. Especialmente importantes en varios lugares son *Colletia*, *Berberis*, *Fabiana*, *Discaria*, *Chacaya*, la tupida *Nothofagus antarctica* y el bambú. Incluye matorrales de bambú si no se incluyeron en Bosque debido a la presencia de árboles grandes.
- **Estepa (estepa arbustiva).** Arbustos bajos dispersos, generalmente de menos de un metro de altura, y generalmente mezclados con ramilletes; considerable suelo desnudo. Los arbustos importantes en esta región son *Mulinum*, *Baccharis*, *Senecio*, *Berberis* y *Acaena*.
- **Coironal.** Rodales relativamente puros de una o más especies de racimo.
- **Hierbas densas.** Malezas densas como el diente de león (*Taraxacum officinale*), el cardo y la hierba, que generalmente crecen en lugares húmedos y están protegidas del pastoreo intenso; debe ser lo suficientemente densa para proporcionar una excelente cobertura para los ratones cerca del suelo.

- **Césped (pastizal cespitoso).** Césped muy cortado de pastos que no son racimos y hierbas como el trébol blanco (*Trifolium repens*) y el filaree (*Erodium cicutarium*), generalmente bordeando lugares húmedos.

- **Rocas (pedregal).** Acantilados o cantos rodados y rocas caídas, las rocas lo suficientemente grandes como para proporcionar refugio a los ratones.

- **Desnudo (peladar).** Más de la mitad del suelo sin vegetación, el sustrato de pedregal o roca fina; refugios rocosos escasos o ausentes. Las áreas desnudas son relativamente grandes, no están salpicadas de arbustos como en el hábitat de las estepas. Este hábitat se encuentra generalmente en las colinas azotadas por el viento.

Capítulo 3:

Especies de roedores Sigmodontinos:
Clasificación taxonómica, distribución y
características



CAPÍTULO 3: Especies de roedores Sigmodontinos: Clasificación taxonómica, distribución y características

En nuestros análisis se incluyeron las siguientes especies de roedores cuya presencia se ha constatado en el noroeste de la Patagonia (Orden Rodentia, Familia Cricetidae, Subfamilia Sigmodontinae): *Abrothrix hirta*, *A. olivaceus*, *Geoxus valdivianus*, *Notiomys edwardsii* y *Paynomys macronyx* (Abrothrichini); *Akodon iniscatus* (Akodontini); *Oligoryzomys longicaudatus* (Oryzomyini); *Eligmodontia morgani*, *Eligmodontia typus*, *Loxodontomys micropus* y *Phyllotis xanthopygus* (Phyllotini); *Euneomys chinchilloides* e *Irenomys tarsalis* (Euneomyini); y *Reithrodon auritus* (Reithrodontini) (Pardiñas et al. 2015; Patton et al. 2015; Teta et al. 2018)

En el caso de las especies de *Eligmodontia*, que no se pueden distinguir morfológicamente en el campo, en el capítulo 4 se utilizaron registros identificados como una única unidad taxonómica (*Eligmodontia* spp.). Fueron tratados como dos especies separadas, para ello se decidió como criterio utilizar el enfoque de Sikes et al. (1997) y Hillyard et al. (1997), denominando a *E. morgani* aquellos registros al oeste de 70 ° de longitud, y *E. typus* para registros al este de 70°. Este criterio parecía más apropiado que considerar a *Eligmodontia* como una sola especie como se los registra en la mayoría de trabajos para el desarrollo de los modelos de distribución geográfica. En el capítulo 5, desarrollamos este tema con un análisis en particular, donde se utilizaron solamente registros identificados genéticamente, diferentes a los del capítulo 4.

Orden Rodentia (Bowdich 1821)

Familia Cricetidae (Fischer 1817)

Subfamilia Sigmodontinae (Wagner 1843)

Tribu Abrothrichini

Abrothrix hirta



Nombre común: ratón de pelos largos.

Características: ratón oscuro de tamaño mediano (105 x 80 mm) con pelaje plateado en el vientre y generalmente de un color marrón o castaño en la mitad de la espalda; cola relativamente robusta (Pearson 1995). Se han detectado ejemplares positivos para hantavirus (Cantoni et al. 2001).

Hábitos: terrestres nocturnos y diurnos. Se alimenta de hongos, semillas, invertebrados (Pearson 1995).

Hábitat: se encuentra en ambientes heterogéneos, bosques densos y húmedos hasta una distancia considerable hacia la estepa, en muchos sectores arbustivos ecotonales, siempre que haya una cantidad modesta de cobertura y humedad (Teta y ‘Elia 2019; Barquez et al. 2006; Monjeau 1989; Pearson 1995).

Distribución: Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz, Tierra del Fuego (Barquez et al. 2006). Especie de amplia distribución y localmente abundante (Pearson 1995; Teta y ‘Elia 2019), coincide mayormente con los bosques andinos, las estepas herbáceas y matorrales ecotonales y algunas localidades desperdigadas sobre la porción extra-andina de Patagonia. En la provincia de Santa Cruz y en la Isla de Tierra del Fuego alcanza la costa atlántica (Teta y Pardiñas 2014).

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Estepa Patagónica (Ecorregiones según Bukart et al 1999, Figura 2.2).

Abrothrix olivacea



Nombre común: ratón oliváceo.

Características: ratón marrón oscuro de tamaño mediano (95 x 74 mm) con vientre gris oscuro y orejas relativamente pequeñas.

Hábitos: terrestre nocturno y diurno que requiere una considerable cubierta vegetal. Se alimenta de semillas, frutas, vegetación e invertebrados (Pearson 1995).

Hábitat: ocupa gran variedad de ambientes, en hábitats húmedos como prados y bosques de *Nothofagus* con densa vegetación, hasta las estepas herbáceas extra-andinas (Pearson 1995; Lozada et al. 1996; Udrizar Sauthier 2009), incluyendo tundras magallánicas, estepas gramíneas, estepas arbustivas, matorrales achaparrados, eriales, roquedales basálticos y coironales puros (Patterson et al. 2015; Pardiñas et al. 2017; Teta y Elia 2019).

Distribución: Chubut, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz, Tierra del Fuego. Este ratón se distribuye en forma más o menos continua desde el norte de Chile y el sudoeste de Mendoza en Argentina, hasta el borde septentrional del Estrecho de Magallanes (Patterson et al. 2015).

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Estepa Patagónica (Barquez et al. 2006).

Geoxus valdivianus



Nombre común: ratón topo.

Características: especie pequeña y de cola corta de ratón excavador (100 x 44 mm) con pelaje corto y oscuro, algo parecido al terciopelo, nariz puntiaguda y largas garras en las patas delanteras.

Hábitos: subterráneo la mayor parte del tiempo, pero también corre junto a troncos caídos y excava pequeñas fosas en busca de lombrices de tierra, larvas y ocasionalmente hongos y vegetación; diurna y nocturna (Pearson 1995).

Hábitat: vive en hábitats húmedos como bosques y pantanos. Se lo encuentra en bosques de *Nothofagus*, matorrales y mallines en estepas precordilleranas; tiene fuerte dependencia de buena cobertura vegetal y altas precipitaciones (Monjeau 1989; Pearson 1983; Udrizar Sauthier 2009; Osgood 1943; Pardiñas et al. 2003).

Distribución: Chubut, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz. Ocurre en la estrecha franja que ocupan los bosques de *Nothofagus* y las estepas precordilleranas, desde el centro de la provincia de Neuquén hasta el sur de Chubut (Pardiñas et al. 2003; Piudo 2019).

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Estepa Patagónica (Barquez et al. 2006).

Notiomys edwardsii



Nombre común: ratón topo

Características: pequeño ratón de cola corta (88 x 42 mm) con garras largas (aproximadamente 5,3 mm). Pinnas de las orejas casi invisibles, de color marrón rojizo a los lados de la nariz, vientre blanquecino y con una llamativa punta de pelos en los márgenes de las patas traseras. El pelaje es sedoso (Pearson 1995).

Hábitos: *Notiomys* es un roedor de hábitos fosoriales o semifosoriales. Se alimenta de insectos (Pearson 1984, 1995).

Hábitat: se encuentra en estepas herbáceas (coironales) compuestas por coirón poa (*Poa ligularis*) y coirón blanco (*Festuca pallescens*), con un 30 % de suelo desnudo. Vive entre arbustos del desierto y gramíneas (Pardiñas et al. 2008; Udrizar Sauthier 2009).

Distribución: endémico, con un amplio rango de distribución en la Estepa Patagónica, se distribuye desde la porción centro-sur de la provincia de Río Negro hasta el sur de Santa Cruz. Recientemente se registró una localidad de ocurrencia en el sur de Chile (D'Elía et al. 2016; Pardiñas et al. 2008, Barquez et al. 2006; Udrizar Sauthier et al. 2019).

Eco-regiones: Estepa Patagónica (Barquez et al. 2006).

Paynomys macronyx



Nombre común: ratón topo grande

Características: ratón grande, de pelo esponjoso, cola corta (130 x 62 mm), con garras largas (más de 4 mm) en los dedos delanteros, color gris oscuro y orejas pequeñas.

Hábitos: vive principalmente pero no completamente bajo tierra; nocturno y diurno. Come hongos, semillas, tallos de lirio y rizomas e invertebrados (Pearson 1983, 1984, 1995; Kelt 1994).

Hábitat: es un roedor fosorial, que habita bosques de lenga y ambientes del ecotono bosque-estepa con moderada precipitación, en hábitats húmedos o mésicos (Monjeau 1989; Udrizar Sauthier 2009).

Distribución: Chubut, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz. Ocupa una estrecha franja comprendida por el bosque y matorrales ecotonales bosque-estepa desde Mendoza hasta el sur de Santa Cruz. Además, se han registrado poblaciones aisladas en el interior

semiárido de la Patagonia, en sectores con características micro-ambientales de humedad y vegetación propicias para esta especie (Pearson 1995; Teta et al. 2002; Teta et al. 2015; Teta y D'Elia 2019; Udrizar Sauthier 2009).

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Estepa Patagónica.

Tribu Akodontini

Akodon iniscatus



Nombre común: ratón patagónico

Características: pequeño ratón (150 x 60 mm) con pelaje hispido, casi color marrón o naranja en la cola, pies y nariz, orejas de 13 mm o menos (Pearson 1995).

Hábitat: es característico del Monte (Pardiñas 1999). Es frecuente encontrarlo en ambientes con moderada disponibilidad hídrica y cobertura vegetal como los que se desarrollan a lo largo de la costa atlántica y en las márgenes de los ríos de Patagonia central. Se encuentra en un hábitat estepario semiárido al norte del Río Collón Cura. Se lo ha

capturado en las márgenes del río Chubut. También es frecuente en ambientes costeros del nordeste chubutense (Udrizar Sauthier 2009).

Distribución: se distribuye en el norte de la Patagonia Argentina, desde el sur del río Colorado hasta Puerto Deseado, en el nordeste de Santa Cruz, extendiéndose prácticamente por toda la provincia del Chubut, Buenos Aires, La Pampa, Mendoza, Río Negro (Barquez et al. 2006; Pardiñas et al. 2003; Pardiñas et al. 2006, Udrizar Sauthier 2009; Piudo 2019).

Eco-regiones: Espinal, Estepa Patagónica, Monte de Llanuras y Mesetas (Barquez et al. 2006).

Tribu Oryzomyini

Oligoryzomys longicaudatus



Nombre común: colilargo común.

Características: ratón pequeño con cola más larga que la cabeza y el cuerpo (95 x 120 mm), patas traseras relativamente grandes (más de 25 mm), orejas pequeñas (menos de 19 mm) (Pearson 1995).

Hábitos: nocturno, trepa fácilmente, frecuentemente asociado con arbustos como la rosa mosqueta y la mora. Come semillas y frutas (Pearson 1995).

Hábitat: es uno de los roedores silvestres más comunes en zonas cordilleranas y precordilleranas (Pardiñas et al. 2003), también se distribuye en zonas de matorral, en los límites de los bosques, áreas arbustivas, bordes de claros y bosques con sotobosque denso, y también puede ocupar ambientes con características áridas y semiáridas (Spotorno et al. 2000; Piudo et al. 2005; Piudo 2011; Monteverde 2014; Monteverde et al. 2019). En el oeste Patagónico, es abundante en ambientes modificados por el hombre y en lugares con matorrales como arbustos de rosa mosqueta. Tiene una fuerte dependencia de las precipitaciones (Monjeau 1989; Pearson 1995; Udrizar Sauthier 2009).

Distribución: es compacta por el oeste patagónico, desde el norte de Neuquén hasta el sur de Santa Cruz, con registros en el monte y la estepa vinculados a la cercanía de ambientes riparios (Carbajo y Pardiñas 2007; Udrizar Sauthier 2009). Buenos Aires, Chubut, La Pampa, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz.

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Espinal, Estepa Patagónica, Monte de Llanuras y Mesetas.

Comentarios: es el reservorio más destacado en la transmisión del Síndrome Pulmonar por Hantavirus en las zonas rurales de Chile y Argentina (Levis et al. 1998; Astorga et al. 2018; Andreo et al. 2014).

Tribu Phyllotini

Eligmodontia morgani



Nombre común: laucha colilarga de Morgan.

Características: ratón pequeño (82 x 82 mm) con pelaje sedoso, vientre blanco puro, parches blancos de pelo detrás de las orejas y un cojín peludo en las plantas de los pies traseros grandes cerca de la base de los dedos de los pies. Con frecuencia tiene pelaje marrón dorado a lo largo de los lados, separado bruscamente del pelaje blanco del vientre (Pearson 1995).

Hábitos: ratón del desierto, nocturno, se alimenta de semillas e insectos (Pearson 1995).

Hábitat: es uno de los roedores más comunes en la Patagonia extra-andina. En la estepa se asocia más frecuentemente con espacios arbustivos abiertos y pastizales (Hillyard et al. 1997; Lozada et al. 2000; Mares et al. 2008), ocupando diversos ambientes en la precordillera

donde hay terreno desnudo. Nunca se encuentra en el bosque (Monjeau 1989; Pearson 1995; Udrizar Sauthier 2009).

Distribución: desde la provincia occidental de Santa Cruz y cerca de Chile hasta la provincia occidental de Neuquén (Pearson 1995; Monteverde et al. 2019).

Eco-regiones: Estepa Patagónica.

Comentarios: en la Patagonia argentina ha sido registrado en simpatría con *Eligmodontia typus* (Hillyard et al. 1997; Monjeau et al. 1997; Tiranti 1997; Zambelli et al. 1992; Ruiz Barlett et al. 2019; Ruiz Barlett et al. 2020), en zonas del centro de la Patagonia en donde las variaciones altitudinales permiten la coexistencia. Si bien ambas especies se distinguen genéticamente (Hillyard et al. 1997), desde el punto de vista morfológico solo es posible diferenciarlas a través del análisis discriminante de numerosas medidas (Sikes et al. 1997). *E. typus* está vinculada al Monte en sentido general y *E. morgani* más relacionada a la estepa (Udrizar Sauthier 2009).

Eligmodontia typus



Nombre común: laucha colilarga baya.

Características: ver *E. morgani*.

Distribución: Buenos Aires, Chubut, La Pampa, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz. En la región del Monte Central, *E. typus* ha sido mencionada como una de las especies más abundantes en las comunidades de micromamíferos de ambientes abiertos (Rodríguez et al 2019; Corbalán 2004; Tabeni 2006; Albanese et al. 2011)

Eco-regiones: Espinal, Estepa Patagónica, Monte de Llanuras y Mesetas, Pampa (Barquez et al 2006).

Loxodontomys micropus



Nombre común: pericote sureño.

Características: ratón grande y esponjoso con cola más corta que la cabeza y el cuerpo (130 x 100 mm), orejas grandes (21 mm), garras delanteras no agrandadas, plantas de los pies traseros desnudas. Se puede encontrar cierta dificultad de identificación porque la población incluye a individuos muy jóvenes de solo 12 g (cabeza y cuerpo de 80 mm), así como a adultos de hasta 100 g (cabeza y cuerpo de 150 mm) (Pearson 1995).

Hábitos: nocturno, habita en hábitats húmedos o mésicos donde hay una considerable vegetación del suelo. Come semillas, vegetación verde, frutas, flores y hongos.

Hábitat: ocupa distintos ambientes desde el nivel del mar hasta los 2.500 m s.n.m., incluyendo desde estepas hasta bosques, arbustales, praderas y matorrales (Piudo et al. 2019). Ambientes húmedos, como mallines, con abundante vegetación herbácea (Kelt 1994; Pearson 1995; Udrizar Sauthier 2009).

Distribución: Chubut, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz. Mayormente restringida a la franja andino-patagónica de bosques de *Nothofagus* y estepas herbáceas y

arbustivas ecotonales (Barquez et al. 2006). De Santa Cruz a Neuquén en bosques, pantanos o hábitats de vegetación mélica. Tradicionalmente fue considerado un habitante de los bosques andinos; sin embargo se han encontrado poblaciones aisladas en áreas centrales de estepa (e.g., las basálticas de Río Negro, el valle medio del río Chubut, la Sierra de los Chacays, el M.N Bosques Petrificados, Cerro Fortaleza) (Teta et al. 2005; Piudo et al. 2019).

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Estepa Patagónica.

Phyllotis xanthopygus



Nombre común: pericote panza gris.

Características: es un ratón grande (130 x 115 mm) con orejas enormes (26 mm o más), piel esponjosa, cola ligeramente más corta que la cabeza y el cuerpo (Pearson 1995).

Hábitos: es un ratón nocturno de acantilados y rocas; come semillas, vegetación verde e insectos (Pearson 1995).

Hábitat: se encuentra fuertemente asociado a roquedales en áreas abiertas, o bosque denso (Monjeau 1989; Pearson 1995). Es uno de los elementos dominantes en las comunidades de micromamíferos en áreas abiertas, áridas a semiáridas (Teta 2019).

Distribución: en Patagonia, su distribución se extiende progresivamente hacia el este, alcanzando la costa atlántica hacia el sudeste del Chubut (Steppan y Ramírez 2015), desde el río Colorado hasta el sur de la provincia de Santa Cruz (Kramer et al. 1999; Pardiñas et al. 2003; Udrizar Sauthier 2009).

Eco-regiones: Chaco Seco, Estepa Patagónica, Monte de Sierras y Bolsones, Pampa, Puna.

Tribu Euneomyini

Euneomys chinchilloides



Nombre común: ratón peludo castaño.

Características: ratón de pelo largo y cola corta (125 x 65 mm) con incisivos acanalados, nariz blanca y labios superiores, las plantas de las patas traseras no peludas (Pearson 1995).

Hábitos: nocturno, se alimenta de vegetación verde (Pearson 1995).

Hábitat: se encuentra en ambientes abiertos, azotados por el viento, pedregoso y rocoso como peladales con rocas sueltas y escasa cobertura vegetal, con bajas precipitaciones. También en exposiciones rocosas insertas en vegetación densa (Monjeau 1989; Pearson y Christie 1991; Udrizar Sauthier 2009).

Distribución: desde la provincia Tierra del Fuego hasta el noroeste de la provincia de Mendoza y suroeste de la provincia de San Juan (Reise y Gallardo 1990; Ojeda et al. 2005; Lessa et al. 2010; Pardiñas et al. 2010; Novillo y Andrade 2019). No está presente en la P.F. del Monte ni en los bosques propiamente dichos del oeste patagónico (Pardiñas et al. 2003; Udrizar Sauthier 2009).

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Estepa Patagónica (Barquez et al. 2006).

Irenomys tarsalis



Nombre común: rata de los árboles.

Características: ratón bastante grande con cola mucho más larga que la cabeza y el cuerpo (110 x 150 mm) (Pearson 1995).

Hábitos: es un roedor arborícola, buen escalador, nocturno, también puede encontrarse en madrigueras subterráneas. “Come semillas, frutas y vegetación verde” (Pearson 1995; Udrizar Sauthier 2009).

Hábitat: endémico de los bosques de *Nothofagus* y de la selva valdiviana en Argentina, siendo más frecuente su aparición en bosques de coihue (*Nothofagus dombeyi*) con sotobosques de cañaverales de *Chusquea coleou* (Monjeau 1989; Barquez et al. 2006; Udrizar Sauthier 2009; Martin y Piudo 2019).

Distribución: ocupa una estrecha franja de territorio en bosques de *Nothofagus* y bambú en Chubut, Río Negro y Neuquén, y en Chile. Ocasionalmente se registra en el ecotono con la estepa, entre sauces y cipreses en áreas semiáridas al este de los bosques principales patagónicos (Pearson 1995; Udrizar Sauthier 2009). A pesar de las

modificaciones intensas en su hábitat, especialmente debidas a la deforestación y el uso del bosque andino-patagónico como zona de cría extensiva de ganado, la especie parece estable. (Martin y Piudo 2019)

Eco-regiones: Bosques Patagónicos.

Tribu Reithrodontini

Reithrodon auritus



Nombre común: rata conejo.

Características: es un ratón grande de pelo suave con ojos enormes, cola relativamente corta (130 x 85 mm), orejas largas y peludas y un mechón de pelo pálido en la base de cada oreja (Pearson 1995).

Hábitos: vive en extensos sistemas de túneles en hábitats verdes de césped; emerge de noche para pastar en la vegetación verde (Pearson 1995).

Hábitat: con densidades poblacionales moderadas a altas en áreas de pastizales y estepas abiertas se encuentra en ambientes abiertos, como estepas herbáceas y praderas

(Pearson 1988). En Tierra del Fuego fue capturado en bosque y ambientes arbustivos (Pine et al. 1979). En el norte de Patagonia no se encuentra en el bosque (Monjeau 1989) y ocupa pastizales densos en la estepa (Pardiñas 1999).

Distribución: muy amplia distribución, se distribuye en forma más o menos continua desde Tierra del Fuego hasta la mitad austral de la Provincia de Buenos Aires, al sur del río Salado, y la mayor parte de las provincias de La Pampa y Neuquén, exceptuando la franja de bosque del oeste patagónico (Pardiñas y Galliari 2001; Pardiñas et al. 2008; Piudo et al. 2019). Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, Chubut, Jujuy, La Pampa, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz, Tierra del Fuego, Tucumán (Barquez et al. 2006; Pearson 1995).

Eco-regiones: Bosques Patagónicos, Espinal, Estepa Patagónica, Monte de Llanuras y Mesetas, Pampa, Puna.

De acuerdo a sus requerimientos, las especies pueden considerarse generalistas o especialistas. Las especies de nicho amplio (o generalistas) pueden tolerar un amplio rango de condiciones físicas, utilizar diferentes clases de recursos y sobrevivir en presencia de varios enemigos potenciales. Las especies de nicho estrecho (o especialistas), en cambio, son tolerantes a condiciones abióticas limitadas, utilizan sólo una pequeña parte de los recursos y son altamente sensibles a los competidores, depredadores, parásitos y enfermedades (Brown 1995).



Capítulo 4:

Variables climáticas que condicionan la
distribución geográfica



CAPÍTULO 4: Variables climáticas que condicionan la distribución geográfica

4.1 Introducción

.Los micromamíferos ocupan en la Patagonia una gran variedad de ambientes y su distribución se ve afectada por varias causas (ecológicas, climáticas, históricas). La distribución diferencial de las especies que componen un ensamble entre distintos hábitats es un reflejo de las diferencias en los requerimientos de nicho que necesitan cada una de ellas (Corbalán et al. 2006; Tabeni y Ojeda 2005). Por ejemplo, variaciones en las precipitaciones y por ende en la disponibilidad de alimentos y cobertura vegetal, entre otras cosas, pueden ser percibidas de diferente manera por las especies de micromamíferos. Las adaptaciones fisiológicas y morfológicas y los requerimientos de nicho que presentan los integrantes de un mismo ensamble pueden dar lugar a respuestas heterogéneas frente a los mismos eventos climáticos (Meserve et al. 2003; Meserve et al. 1995; Brown y Heske 1990).

Determinar las asociaciones de hábitats de las especies de pequeños mamíferos y las características ambientales importantes para la ocupación del sitio es fundamental para comprender la ecología básica y la organización comunitaria de los pequeños mamíferos (Stephens y Anderson 2014). Juegan un papel crucial en la estructuración de la composición y diversidad de las plantas al consumir vegetación, semillas y frutos, y actuando como agentes de dispersión de semillas y esporas (Maser et al. 1978; Gibson et al. 1990; Howe y Brown 2000 y otros). Además de proporcionar una base de presa vital para los depredadores de aves y mamíferos (Buskirk y MacDonald 1984; Knick 1990; Swengel y Swengel 1992), se alimentan de otros pequeños mamíferos e insectos (Getz et al. 1992; Andersen y Folk 1993).

Muchos de los micromamíferos son endémicos de los bosques andino-patagónicos, como *Irenomys*, mientras que otras tienen una amplia distribución en la estepa, como *Euneomys* y *Notiomys*. Algunas son generalistas ambientales y se encuentran en diversos biotopos, como *Reithrodon*, *Akodon*, *Abrothrix* y *Eligmodontia* (Udrizar Sauthier 2009). Según Formoso (2013), a escala regional la riqueza de especies de ensambles de micromamíferos en Patagonia disminuye con la latitud y con la altitud, y aumenta con la longitud. Algunas especies de roedores que analizó están restringidas a ambientes húmedos con vegetación densa, vinculados a bosques, pudiendo penetrar en mayor o menor medida en la estepa patagónica, mientras que otra especie es endémica de la estepa. Muchos factores influyen y es probable que los micromamíferos respondan de diferente manera a los cambios climáticos (Formoso 2013; Lessa et al. 2010), como así también a diversas variables climáticas (precipitación, temperatura, etc) que definen, en cada especie del ensamble de micromamíferos, el área idónea ambiental y sus requisitos ecológicos que determinan la distribución de una especie.

Las descripciones de la distribución real y potencial de los distintos taxones tienen implicancias importantes para su conservación. Constituyen el fundamento de la identificación de las áreas de simpatría, endemismo y diversidad, así como también de la utilización de hábitat por parte de los mismos (Jayat y Pacheco 2006). Se han realizado aportes importantes en listas sistemáticas de especies de mamíferos (Mares et al. 1981; Ojeda y Mares 1989; Mares et al. 1997; Díaz y Barquez 1999; Díaz et al. 2000), áreas naturales protegidas (Heinonen y Bosso 1994; Gil y Heinonen Fortabat 2003). Estos aportes expresan la distribución mediante datos “puntuales” (Jayat y Pacheco 2006), se han realizado diversos estudios para describir patrones geográficos y explorar sus procesos de diversificación (Pearson y Pearson 1992; Pardiñas et al 2003; Monjeau 1997, 1998; Udrizar Sauthier 2010;

Formoso 2013; Lessa et al 2010), y algunos intentos de sombreado de las áreas de distribución de las especies presentes (Mares et al. 1989; Barquez et al. 1991; Díaz y Barquez 2002). Estos estudios se sustentan en el punto de vista particular (generalmente no explícito) de los autores, presentan un grado de resolución espacial muy bajo y/o sólo se restringen a un área particular dentro de la región (Jayat y Pacheco 2006).

Los factores abióticos pueden afectar o determinar la distribución de organismos, siendo esta distribución un buen indicador de los requisitos ecológicos de una especie. Los análisis de variables climáticas ayudan a comprender por qué una especie está presente en un lugar determinado y no en otro, brindando oportunidades para discutir la morfología y / o adaptaciones de las especies. En los últimos años, los modelos de distribución de especies (SDM) han desempeñado un papel cada vez más importante en el estudio de los patrones de distribución de los organismos (Guisan y Thuiller 2005). Basados en el concepto de nicho ecológico (Stockwell y Noble 1992; Carpenter et al. 1993), el avance de los Sistemas de Información Geográfica y la creciente accesibilidad, vía Internet, a información espacial relacionada con variables ambientales, han aumentado considerablemente la capacidad de predecir las áreas de distribución de las especies. El modelado espacial predictivo basado en el análisis de parámetros ambientales y la presencia de especies se usa ampliamente en estudios ambientales, ecológicos y de conservación, entre otros (Yanga et al. 2013; Matyukhina et al. 2014; Yuan et al. 2015). Esto permite predecir áreas, a partir de información puntual, que describen las condiciones ambientales apropiadas para la supervivencia de una especie, es decir, la distribución potencial tomada como el nicho fundamental. Aportando así información para la planificación y manejo de las especies en un contexto de conservación (Torres y Jayat 2010). Comprender la correspondencia entre las

características del paisaje y la presencia de pequeños mamíferos con fines predictivos ha sido uno de los principales objetivos de los académicos en la Patagonia.

Se han realizados algunos trabajos desarrollados de modelos de distribución de especies (SDM) en diversos mamíferos en el norte de Argentina (Jayat y Pacheco 2006; Torres y Jayat 2010) y en la Patagonia con *Dromiciops gliroides* (monito del monte) (Martin 2010), *Lyncodon patagonicus* (Hurón) (Schiaffini et al. 2013), *Lestodelphys halli* (comadreja patagónica) (Formoso et al. 2015), *Histiopus macrotus* (murciélago) (Gimenez et al. 2015) y para micromamíferos Sigmodontinos Andreo et al. (2014) analizaron a *O. longicaudatus*, principal reservorio del hantavirus.

Debido a que juegan un papel ecológico tan importante y con los cambios anticipados en las temperaturas globales y cambios en los hábitats, una comprensión más clara de la relación de los pequeños mamíferos con los elementos ambientales y abióticos es necesaria (Stephens y Anderson 2014). El objetivo fue generar modelos de distribución potenciales para 14 especies de roedores sigmodontinos que habitan en la región del bosque andino-patagónico y áreas adyacentes, y analizar las principales variables climáticas responsables de estos modelos. Nuestro principal objetivo fue comparar estas variables climáticas y los patrones de distribución generados para cada especie, y explorar los efectos del entorno físico en la configuración de la composición de las comunidades de roedores en la Patagonia.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Obtención de registros de presencia

Se utilizaron registros confirmados de la presencia de 14 especies entre 1980 y 2014, que se obtuvieron de diferentes fuentes publicadas e inéditas (por ejemplo, especímenes de museos, sistema de información sobre biodiversidad de la Administración de Parques Nacionales de Argentina, Lifemapper, Global Biodiversity Information Facility [GBIF] y tesis no publicadas; ver Datos suplementarios SD1). Los registros más antiguos se descartaron porque debe haber una correspondencia temporal aproximada entre los registros de muestreo y los indicadores climáticos utilizados para el modelado (Phillips et al. 2006). Si bien nuestro interés era modelar la distribución de especies de roedores del bosque y áreas ecotonales adyacentes, se utilizaron registros del rango de distribución completo de cada especie para una mejor representación de la amplitud de nicho de cada especie. Se utilizaron fechas de muestreo y coordenadas geográficas para cada registro cuando estaban disponibles en la fuente original. Cuando las coordenadas no estaban directamente disponibles, se calcularon utilizando Google Earth y la localidad descrita por el autor para cada registro. Los datos se organizaron en una hoja de cálculo y se exportaron a formato CSV para cada especie (Apéndice 1). Los registros ubicados dentro de los lagos o el océano se eliminaron de nuestros análisis. Para evitar sesgos en la selección de puntos de presencia para cada modelo se eliminaron registros ubicados a una distancia menor a 10 km utilizando los paquetes *spThin* y *Wallace* del lenguaje R, dando como resultado 580 sitios (Figura 4.1) (Apéndice 1).

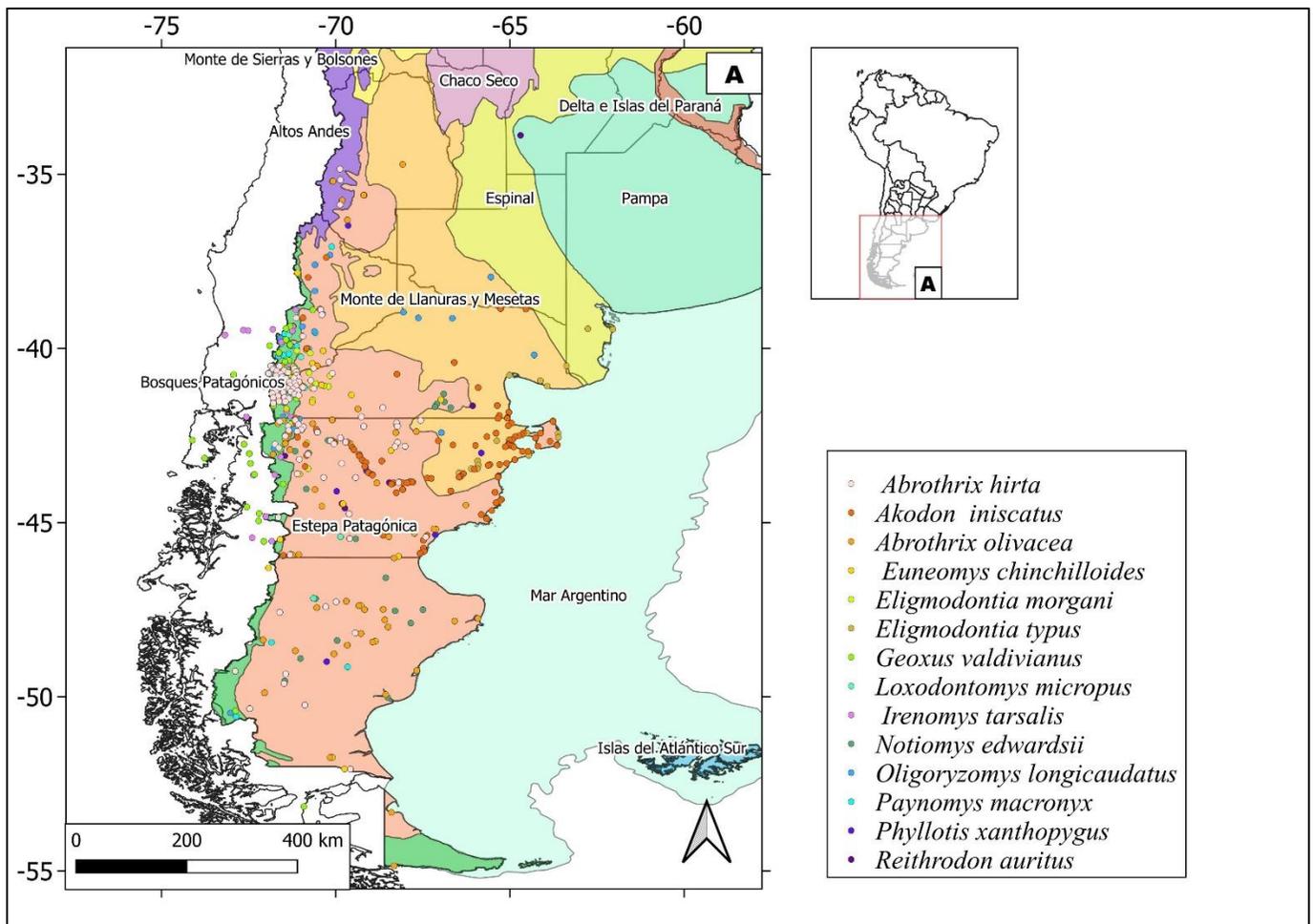


Figura 4.1 Sitios de presencia para las 14 especies de roedores incluidas en este estudio. En varios sitios hay más de una especie (ver detalles en Apéndice 1).

4.2.2 Selección de variables ambientales

Nuestro punto de partida fue utilizar un total de 20 variables obtenidas de la base de datos WorldClim (zona 43: América del Sur) (www.worldclim.org), incluidas la elevación y 19 variables bioclimáticas (versión 1.4, obtenidas en 2016, estas variables corresponden a valores promedios del período 1960-1990) con una resolución de 30 “ ($0,93 \times 0,93 = 0,86$ km²), proyectados en WGS 1984, siguiendo a Hijmans et al. (2005), probablemente sean las más importantes para la distribución de objetos biológicos y se aplican activamente en la

modelización de la distribución espacial de especies de plantas y animales (Hijmans et al. 2005; Nobrega y Marco 2011; Lissovsky y Obolenskaya), fueron usados. Después de una inspección inicial, las variables ambientales que combinan temperatura y precipitación (p. Ej. Bio 8, 9, 18 y 19) se excluyeron porque mostraron anomalías espaciales extrañas en forma de discontinuidades entre píxeles vecinos (Escobar et al. 2014; Astorga et al. 2018).

Se utilizaron dos variables ambientales adicionales que representan índices de vegetación: el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) y el índice de vegetación mejorado (EVI), para contrastar su poder predictivo con las variables climáticas. Estos dos índices se obtuvieron del procesamiento de una serie de imágenes satelitales MODIS, las imágenes MOD13Q1 con fechas entre el 18 de febrero de 2000 y el 4 de marzo de 2000, (fecha seleccionada por ser un año promedio del rango de años de los sitios de presencia) obtenidas de www.earthdata.nasa.gov. Las imágenes consecutivas de 16 días de diferencia se fusionaron con el software Idrisi (Eastman 1990), lo que resultó en información de capa a una resolución espacial de 250 m. Una vez que se generaron las imágenes de cada índice de vegetación, se re-proyectaron a WGS 1984. Debido a que los datos sin procesar extraídos de las imágenes se codifican en otros rangos, se reconvirtieron a las unidades habituales de medición multiplicadas por los factores escalares indicados en las guías del usuario, específico para cada producto MODIS, que en nuestro caso fue 0.0001. De las 12 bandas que ofrece MODIS, se utilizó la combinación dada por los índices NDVI y EVI. La ventaja de EVI es que discrimina mejor las zonas de alta densidad de vegetación, situaciones en las que el NDVI tiende a saturarse (Ruano 2013).

Utilizamos QGis (QGIS Development Team 2011) para enmascarar áreas donde no es probable que se encuentren roedores (por ejemplo, lagos, ríos, elevaciones altas). El área que utilizamos para nuestros modelos (es decir, el extremo sur de América del Sur entre -32

° y -52 °) se eligió por dos razones principales: 1) abarca la distribución de todas las especies estudiadas, proporcionando un conjunto similar de variables ambientales que podría influir en la distribución de las especies ("región A" geográfica en Soberón y Peterson 2005); y 2) sigue las indicaciones de Soberón y Peterson (2005) y Barve et al. (2011) al seleccionar una "región M", que incluye un área que ha sido accesible para cada especie en un período de tiempo relevante. La mayor parte de nuestra región de estudio tiene información bien documentada sobre la distribución pasada de roedores, especialmente durante el Holoceno (ver Pardiñas 1999; Udrizar Sauthier 2009; Formoso 2013; y literatura citada allí).

4.2.3 Modelos de distribución potencial

Se realizó un análisis exploratorio utilizando Maxent 3.3.3k (Phillips et al. 2006) con variables seleccionadas BioClim, elevación, NDVI y EVI. Luego se realizó un análisis de correlación de Pearson con el paquete base R v. 3.4.3 (R Core Team 2017) entre variables para cada especie, con los valores de las variables para cada localidad de muestreo. Una correlación de 0.8 se consideró alta (Dormann et al. 2012), descartando todas las variables altamente correlacionadas. Se utilizó la prueba jackknife para ver qué variables mostraron la mayor contribución explicativa, considerando también aquellas que, según los criterios de los expertos, tienen importancia biológica para cada una de las especies estudiadas (Nuñez Penichet et al. 2016). Después de esto, nuestro conjunto de variables incluidas se redujo a 17, con valores altos entre 6 y 9 por especie. Se realizó una segunda serie de análisis con Maxent utilizando las variables no correlacionadas para minimizar la redundancia, que a veces puede oscurecer las relaciones causales entre el clima y la presencia de especies (pasos en Figura 4.2).

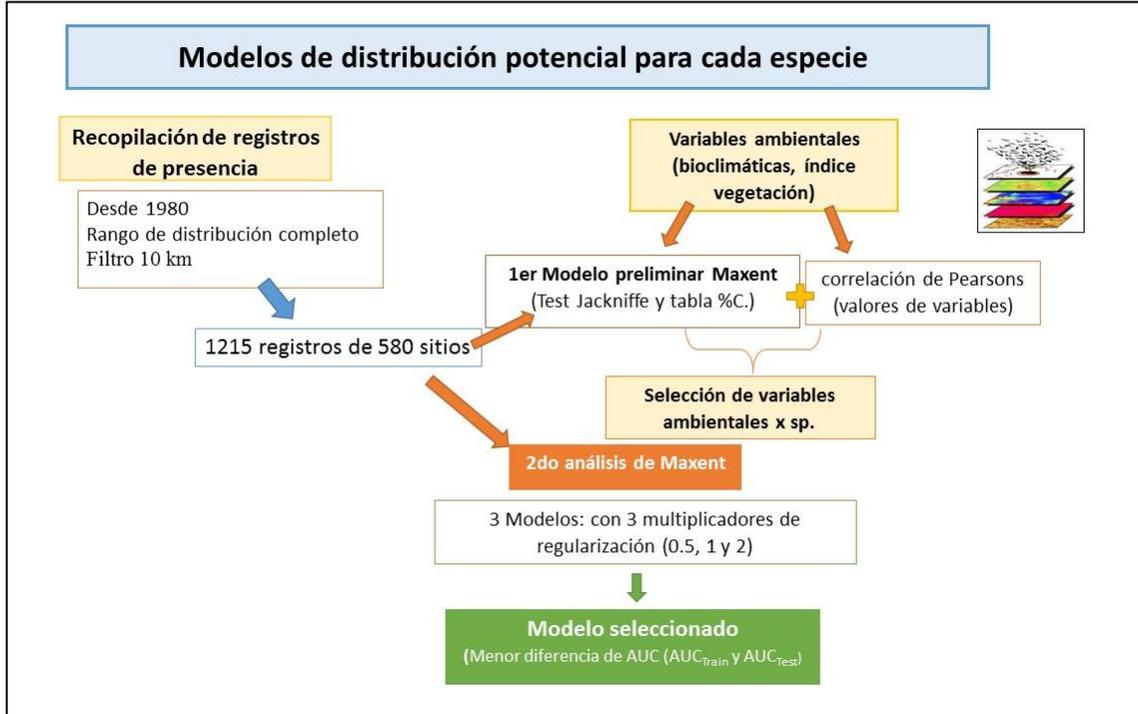


Figura 4.2. Pasos realizados para los modelos de distribución potencial.

Se eligió el algoritmo de máxima entropía (Maxent) porque genera resultados óptimos utilizando sólo puntos de presencia, como es nuestro caso (Elith et al. 2006; Peterson et al. 2007). Elegimos utilizar un método que utiliza solo registros de presencias, ya que en las ausencias no podemos conocer con firmeza si se debe a que una especie no está presente realmente en un área, no ha sido registrada en un muestreo o no se ha realizado un muestreo en un área determinada. Las colecciones de datos típicamente no tienen información sobre la falta de observación de la especie en algún lugar. Esto significa que sólo tenemos ejemplos positivos y no hay ejemplos negativos de los que aprender (Phillips 2004). Maxent se establece en un marco probabilístico porque el conocimiento es casi siempre de naturaleza probabilística, expresado matemáticamente en forma de distribuciones de probabilidad. En

este contexto, el nuevo conocimiento (basado en datos conocidos previamente) debería corresponder a las distribuciones de probabilidad menos sesgadas, en el sentido de que no deberían resultar implícita o explícitamente de ningún supuesto distinto de la información contenida en el conocimiento previo. La maximización de la entropía de la información es un procedimiento matemático rigurosamente probado que produce la forma menos sesgada de la distribución de probabilidad, sujeta a la restricción del conocimiento previo. Para nuestro interés en la distribución espacial de especies, varios estudios comparativos de métodos de modelado han considerado a Maxent como uno de los más sólidos (Elith et al. 2006).

Se generaron modelos Maxent para las 14 especies de roedores utilizando un 25% de datos de prueba, *random seed*, 1.000 iteraciones, 10 repeticiones, 10.000 puntos *background* y la opción acumulativa como formato de salida (Phillips y Dudik 2008; Merow et al. 2013). Generamos modelos preliminares para cada especie utilizando tres multiplicadores de regularización (es decir, $\beta = 0.5, 1$ y 2), ya que se sabe que estos valores generan resultados diferentes (Warren y Seifert 2011; Radosavljevic y Anderson 2014), y utilizamos el área bajo la curva (AUC) como estimador del poder predictivo de cada modelo. En general, los valores de AUC entre 0.5 y 0.7 se consideran de baja precisión, entre 0.7 y 0.9 como predicciones razonables, y las predicciones muy buenas son aquellas con valores superiores a 0.9 (Swets 1988). Las predicciones del modelo se evaluaron utilizando el AUC y las características operativas del receptor (Phillips et al. 2004, 2006) para los valores de entrenamiento y prueba (es decir, AUC_{Train} y AUC_{Test}), y presentamos los valores de AUC_{Test} ya que se cree que no sufren los mismos problemas de sobreajuste como el primero (Warren y Seifert 2011). Para analizar nuestros modelos para un posible sobreajuste, lo que resulta en un alto AUC_{Train} pero bajos valores de AUC_{Test} , analizamos las diferencias de AUC (AUC_{Diff})

según lo propuesto por Warren y Seifert (2011), y recientemente utilizado por Gutiérrez et al. (2014) y Giménez et al. (2015). Por lo tanto, los modelos con el AUC_{Diff} más pequeño se seleccionaron para los mapas de predicción y las variables climáticas descritas para cada especie (Figura 4.2).

Los mapas para cada especie se generaron utilizando los valores medios proporcionados por Maxent, que representan los valores de idoneidad en un rango de 100-75 en rojo para la predicción más alta, 75-50 en naranja para una predicción alta, 50-25 en amarillo para una predicción media, 25-10 en celeste para una predicción baja, 10-1 en azul para una predicción muy baja y 1-0 en blanco para una predicción nula (Martin 2010a; Schiaffini et al. 2013; Giménez et al. 2015). Elegimos los valores medianos porque representan una caracterización estadística más robusta que la media, particularmente para la función de densidad de probabilidad de una población biológica, que tiene un límite inferior natural de cero. El uso de la mediana asegura que los valores anormalmente grandes en la cola de la distribución no enmascaran el valor "típico" de la distribución, como lo harían en el caso de la media (Feller 1967). Los mapas para cada especie se evaluaron mediante un examen visual cualitativo, basado en nuestra experiencia de campo, mapas de distribución de especies (por ejemplo, Patton et al. 2015) y tipos de hábitats donde se sabe que existen especies (León et al. 1998; Pardiñas et al. 2003; Formoso 2013). Se realizó un mapa que muestra dónde se generó la mayor riqueza modelada reclasificando las imágenes ráster para cada especie, usando valores de 0 o 1, para valores acumulativos entre 0% y 50% y 51% y 100%, respectivamente, y combinando todos los mapas usando Raster Calculator en QGIS (QGIS Development Team 2011). Finalmente, con el fin de observar si las áreas idóneas (>50) predichas por los modelos de distribución potencial para cada especie predicen de manera satisfactoria y están relacionados con los tipos de hábitat que cada especie ocupa, se

superpuso el área idónea de cada especie con un mapa de cobertura de suelo obtenido de la página del Instituto Geográfico Nacional (IGN) y también con un mapa de cobertura vegetal (Globcover, 2009), se calculó el porcentaje del área total (el área idónea >50) que ocupa cada clase, descrita en cada mapa, con las herramientas de Geoprosos de QGis.

4.3 Resultados

Se obtuvieron un total de 2159 registros de 850 sitios, que luego de ser procesados con un filtro espacial de 10 km, para evitar sesgos en la selección de sitios de presencia para cada modelo, se eliminaron registros ubicados a una distancia menor a 10 km. Resultando en 580 sitios de presencia con 1215 registros (ver tabla en Apéndice 1), y se generaron modelos de distribución potenciales para 14 especies distribuidas en toda la Patagonia (Figuras 4.3). Los registros de ocurrencia marginal para todas las especies estudiadas se extienden entre 33.8833 y 54.84889 grados sur, y entre 62.05 y 74.1166 grados oeste (Tabla 4.1). Los límites de distribución de cada especie (en función de sus localidades conocidas) se muestran en la Tabla 4.1, con *A. olivaceous* y *R. auritus* mostrando el rango latitudinal más grande (20.1 y 18.2 grados decimales, respectivamente), y *O. longicaudatus* y *R. auritus* mostrando el rango longitudinal más grande (8.7 y 8.44 grados decimales, respectivamente). *Irenomys tarsalis* fue la especie más estrechamente distribuida en general, con una distribución latitudinal y longitudinal de 6.7 y 2.3 grados decimales, respectivamente.

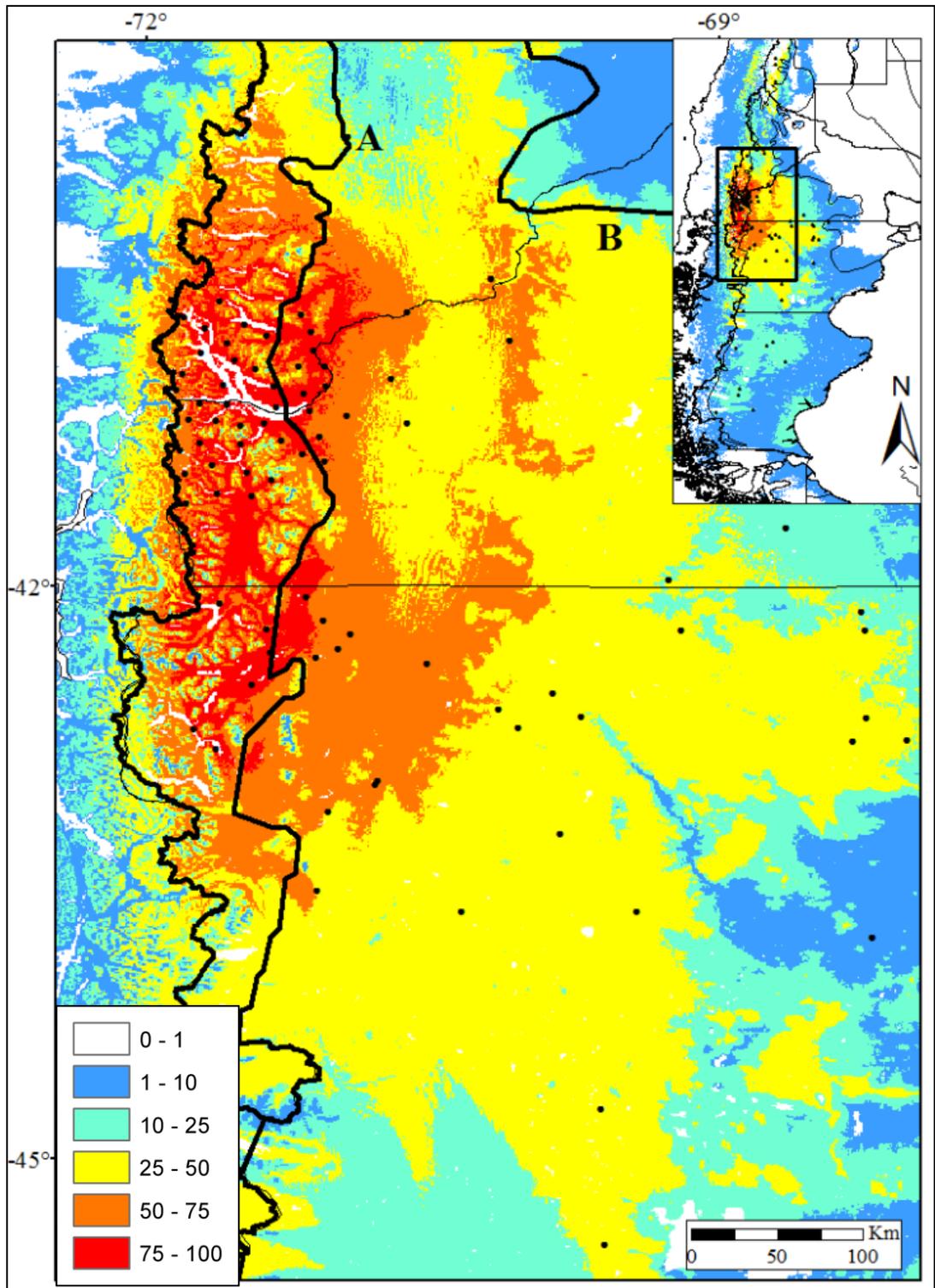


Figura 4.3.A *Abrothrix hirta*

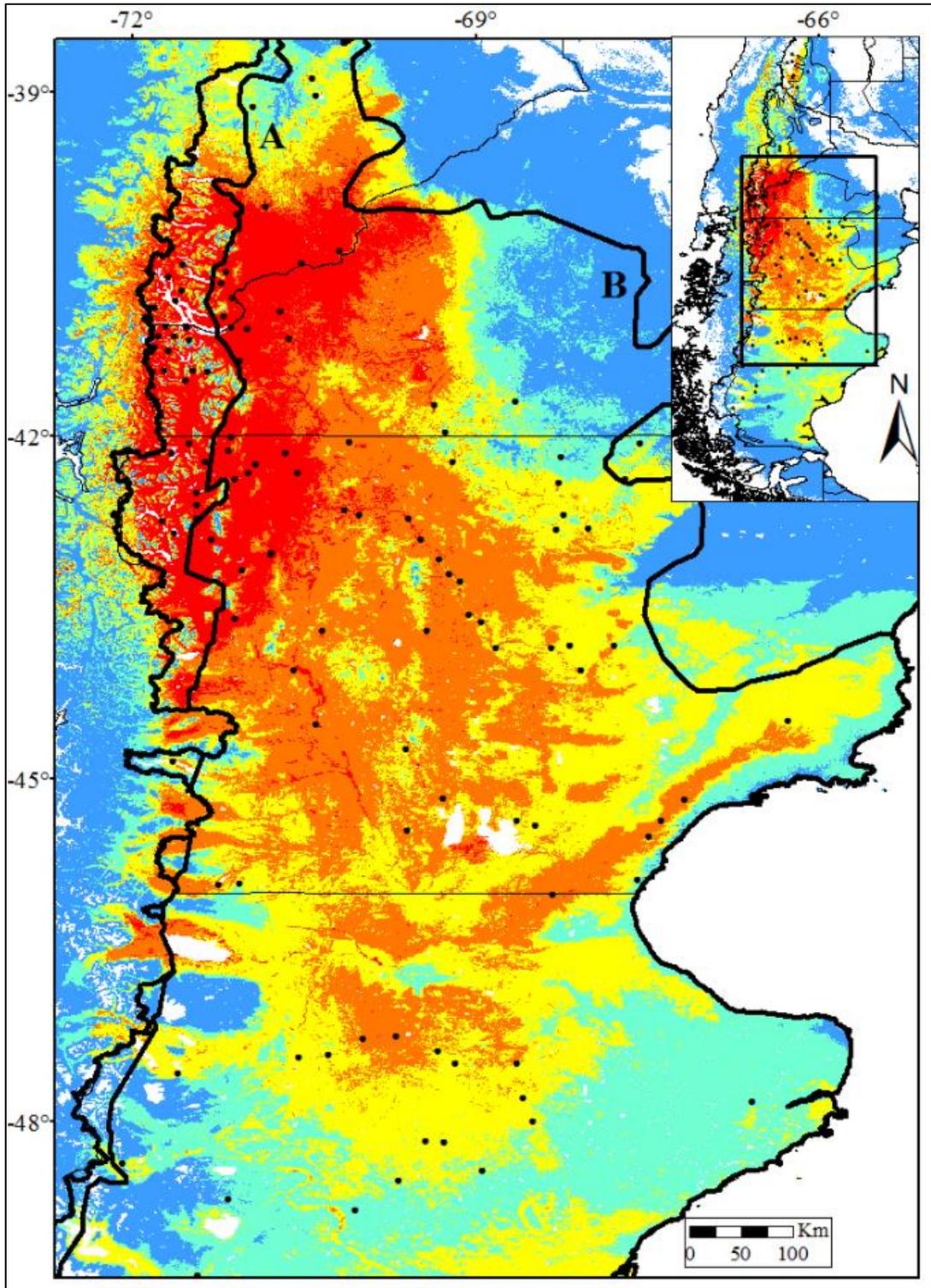


Figura 4.3.B *Abrothrix olivacea*

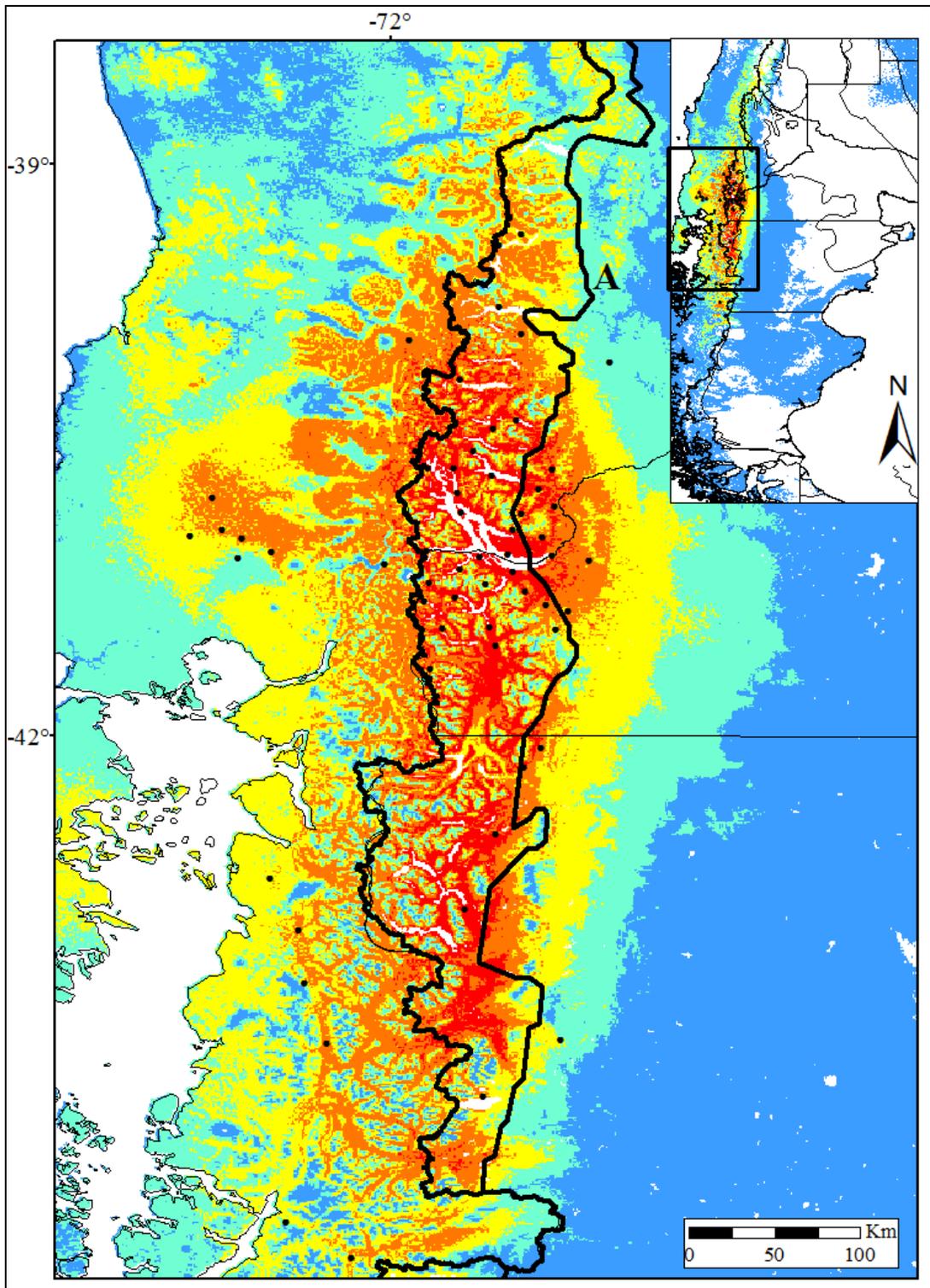


Figura 4.3.C *Geoxus valdivianus*

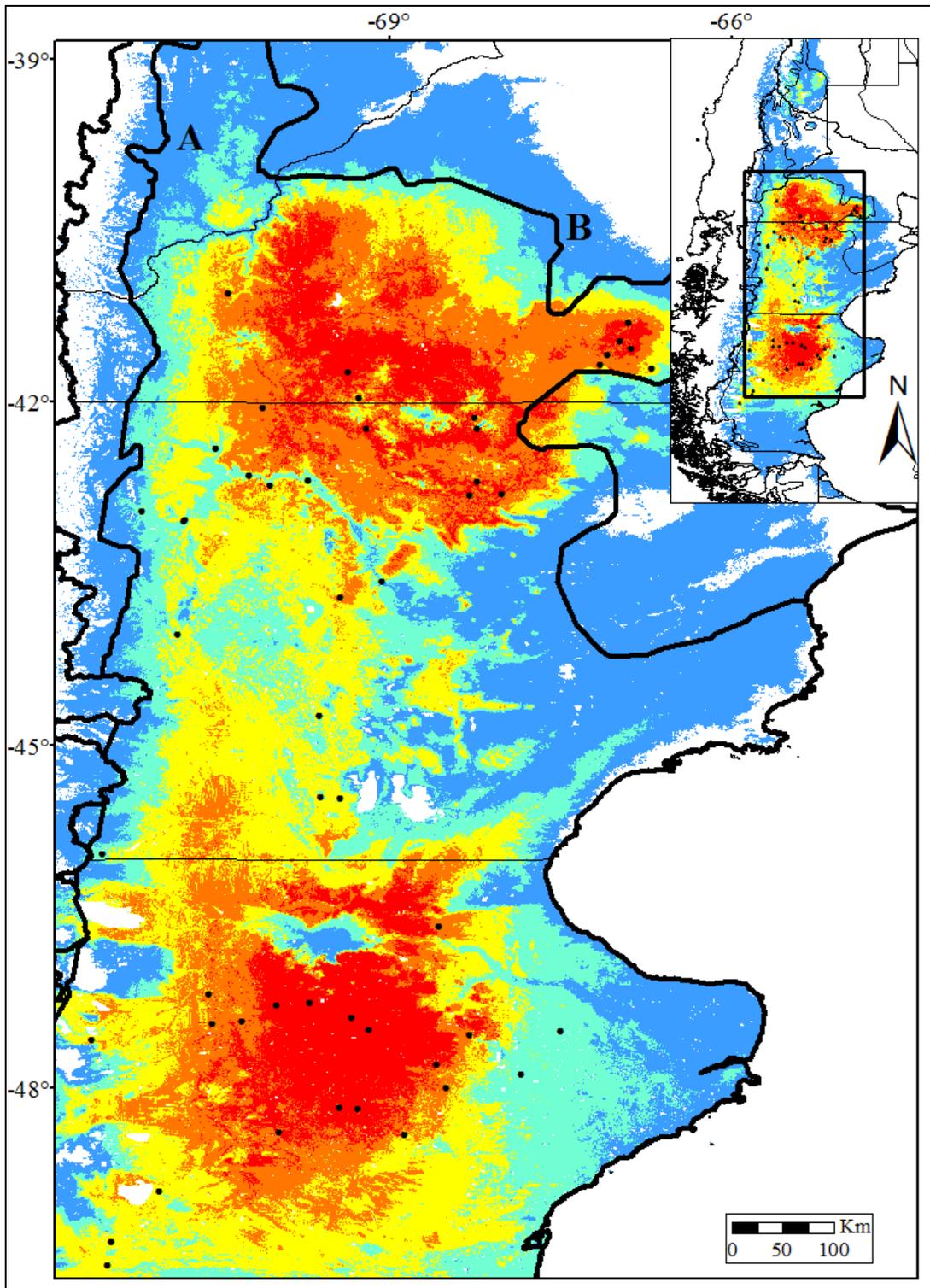


Figura 4.3.D *Notiomys edwardsii*

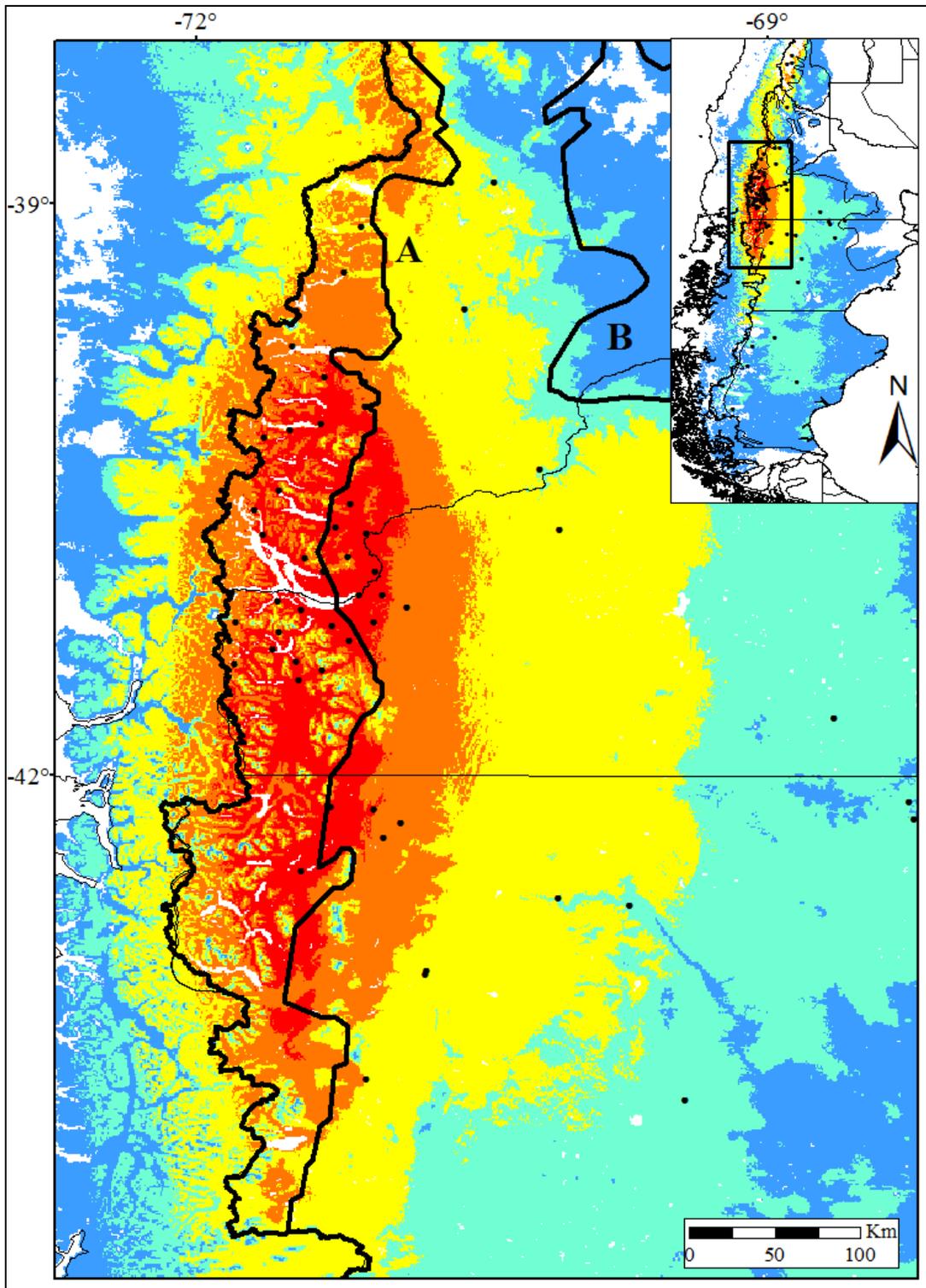


Figura 4.3. *E Paynomys macronyx*

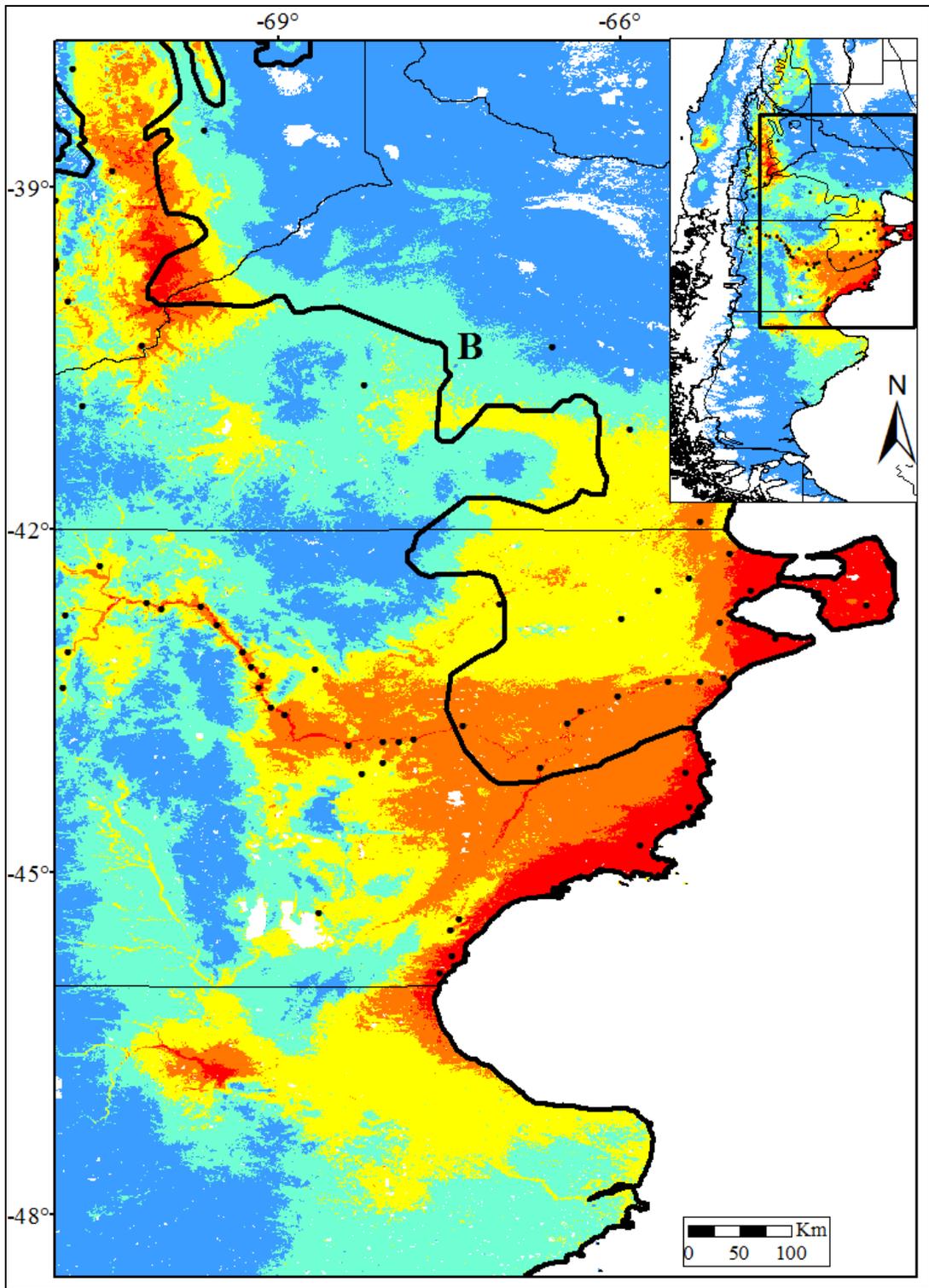


Figura 4.3.F *Akodon iniscatus*

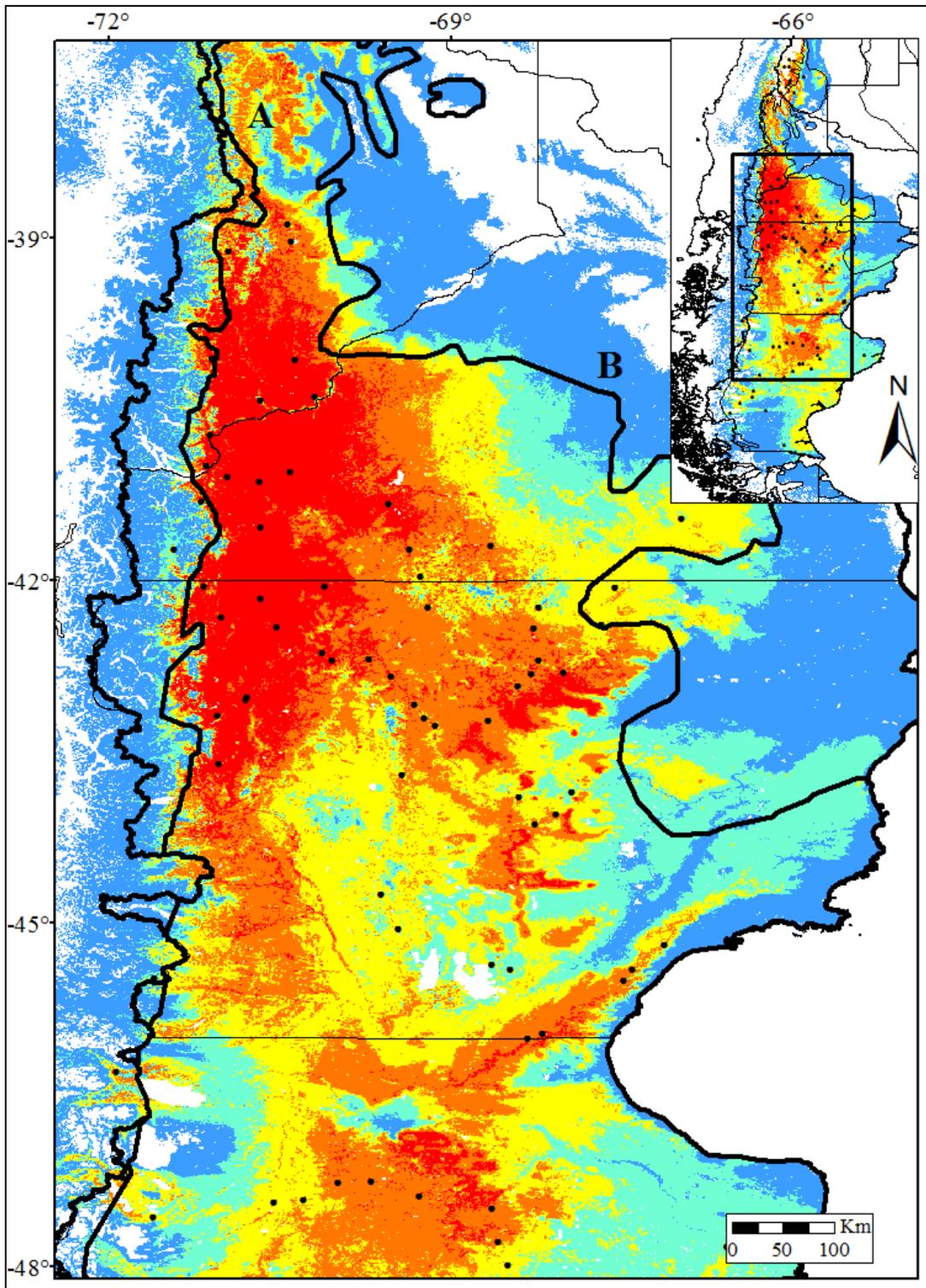


Figura 4.3.G *Euneomys chinchilloides*

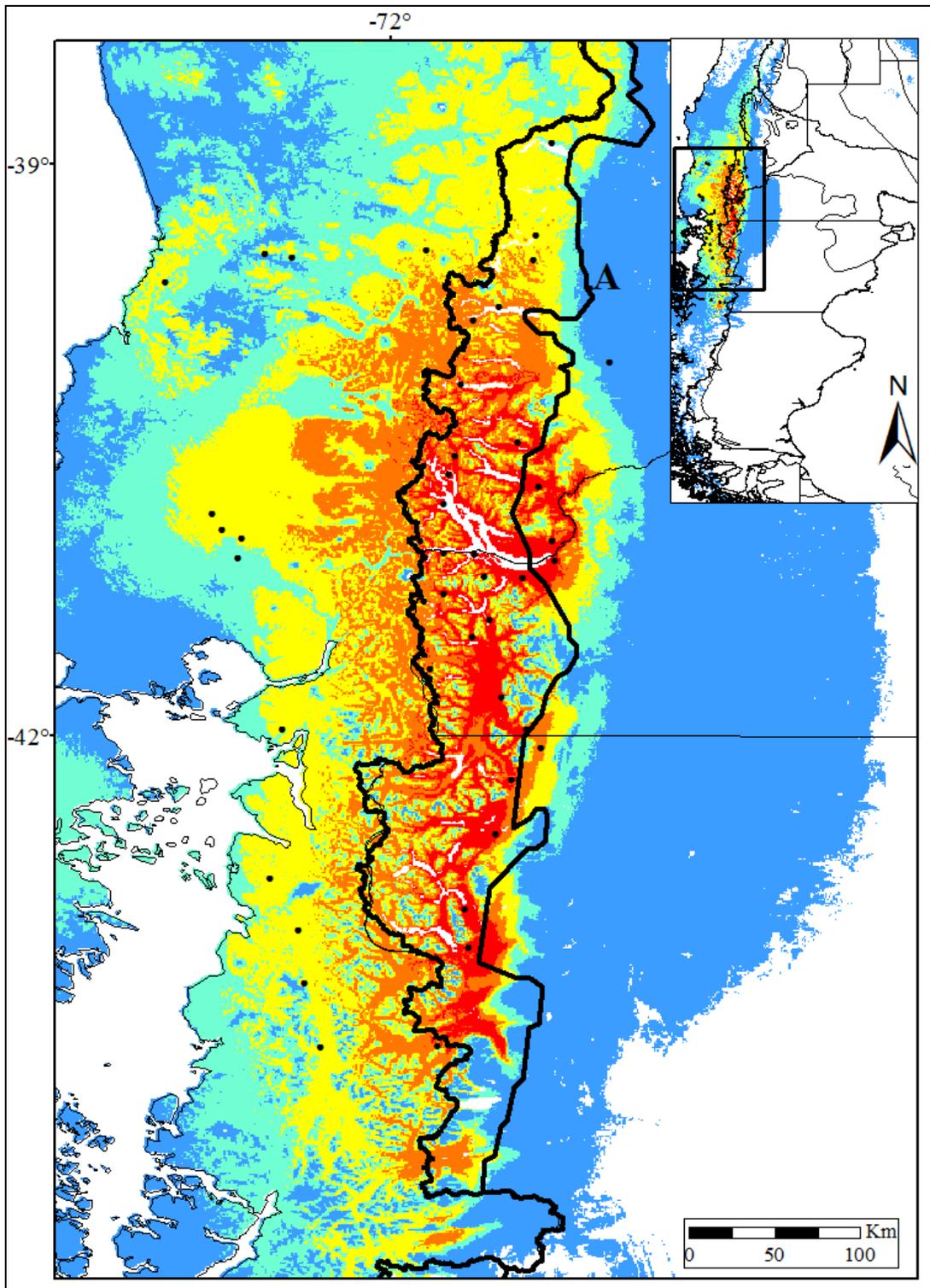


Figura 4.3.H *Irenomys tarsalis*

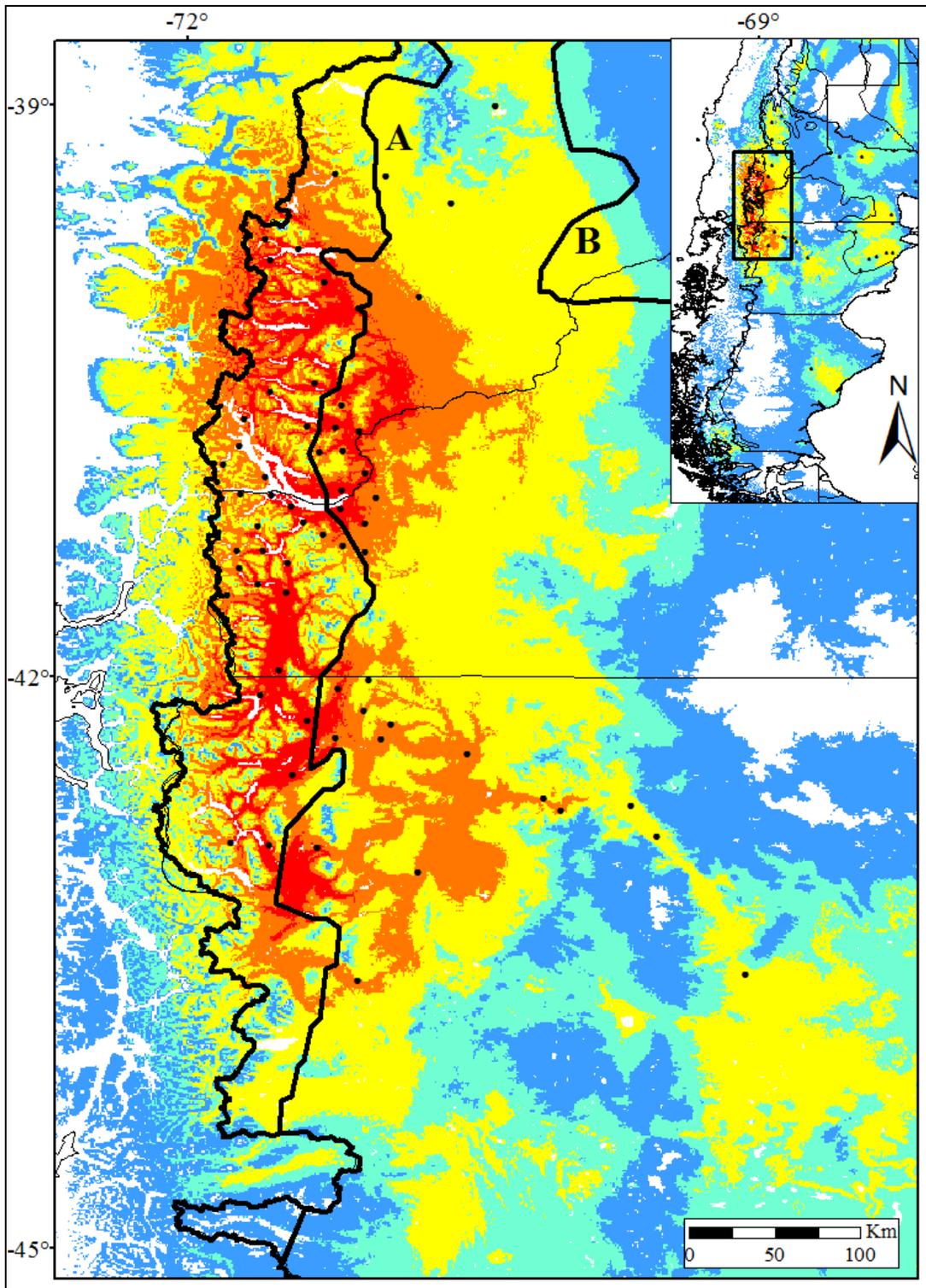


Figura 4.3.I *Oligoryzomys longicaudatus*

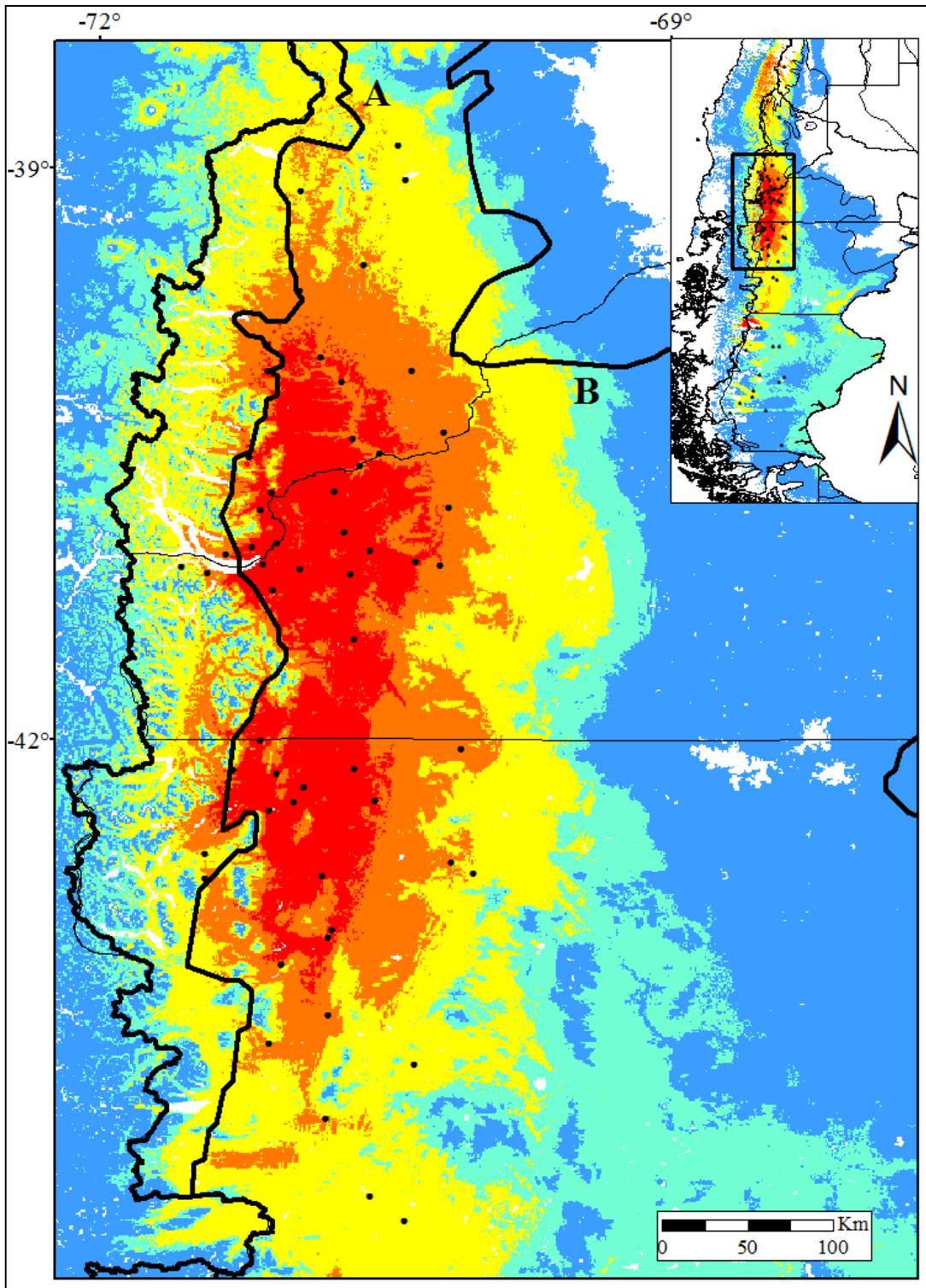


Figura 4.3.J *Eligmodontia morgani*

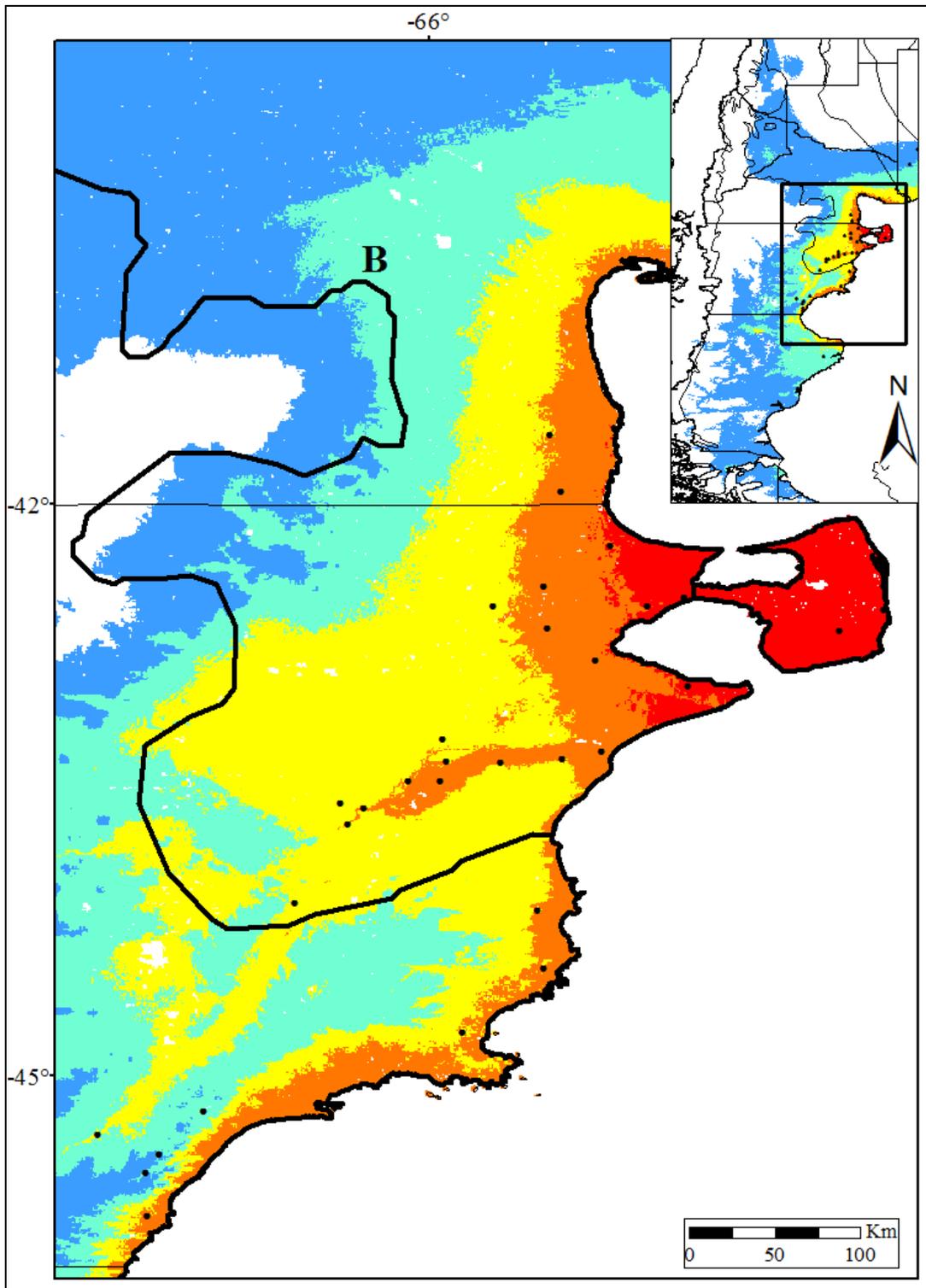


Figura 4.3.K *Eligmodontia typus*

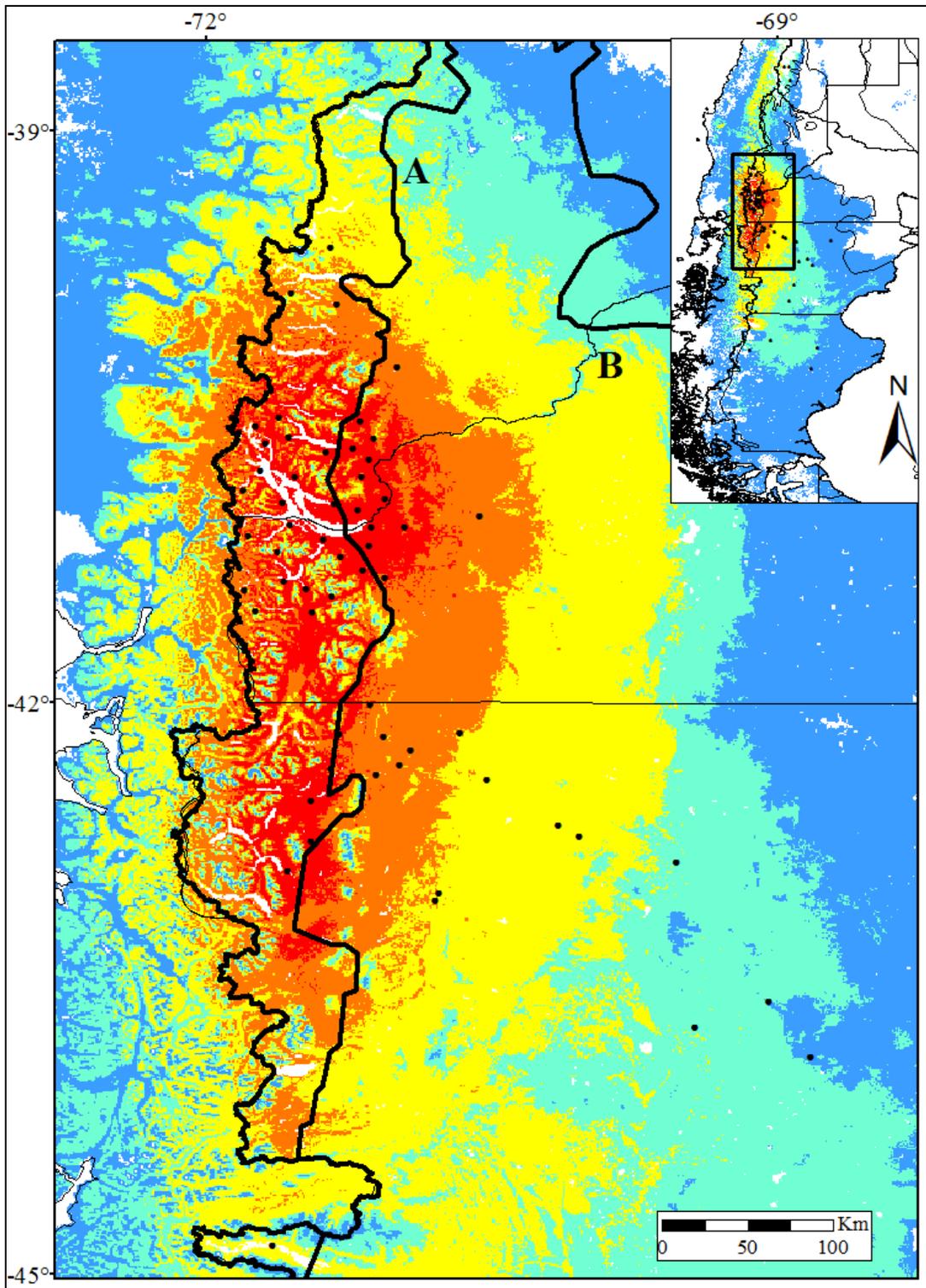


Figura 4.3.L *Loxodontomys micropus*

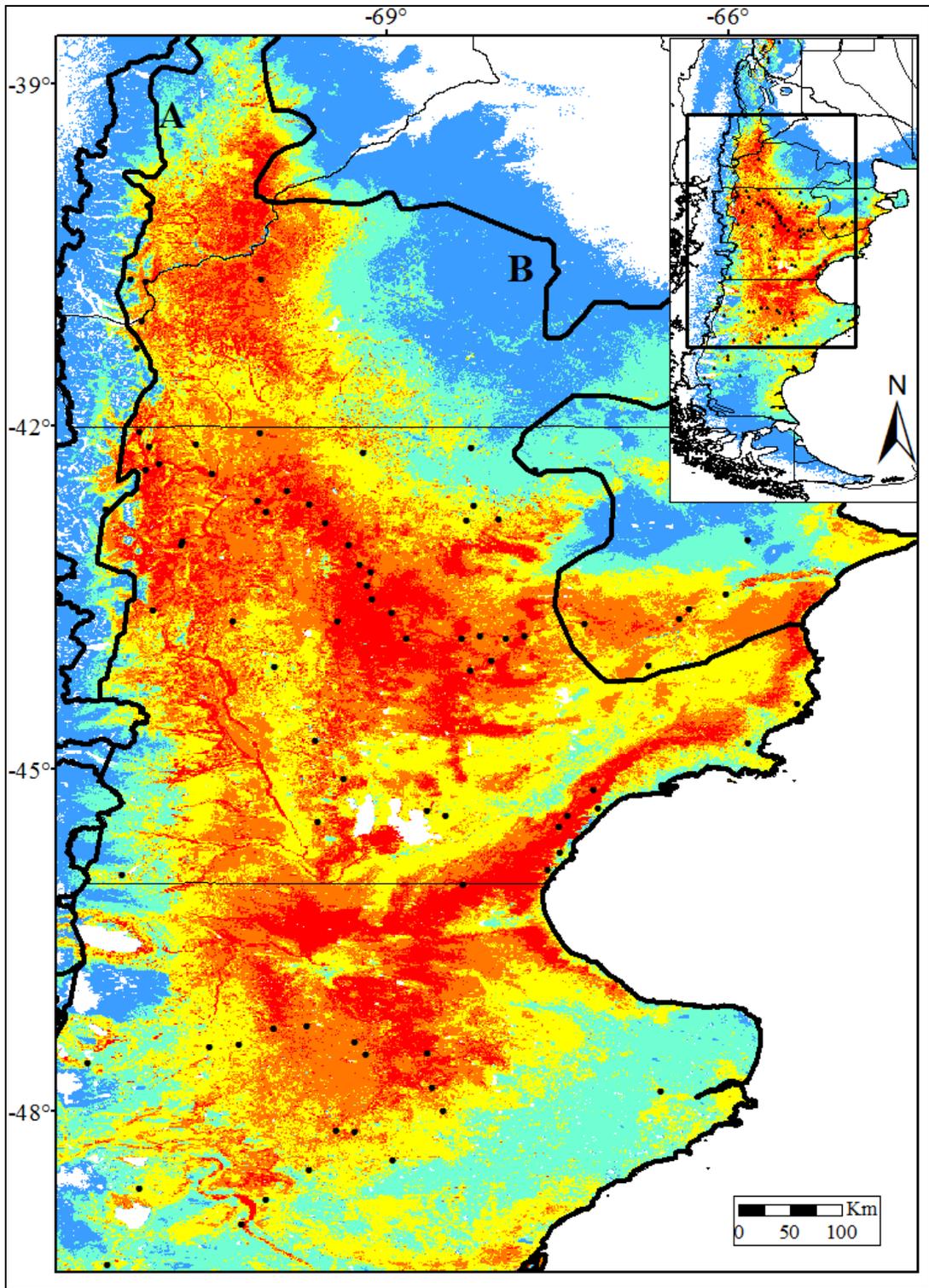


Figura 4.3.M *Phyllotis xanthopygus*

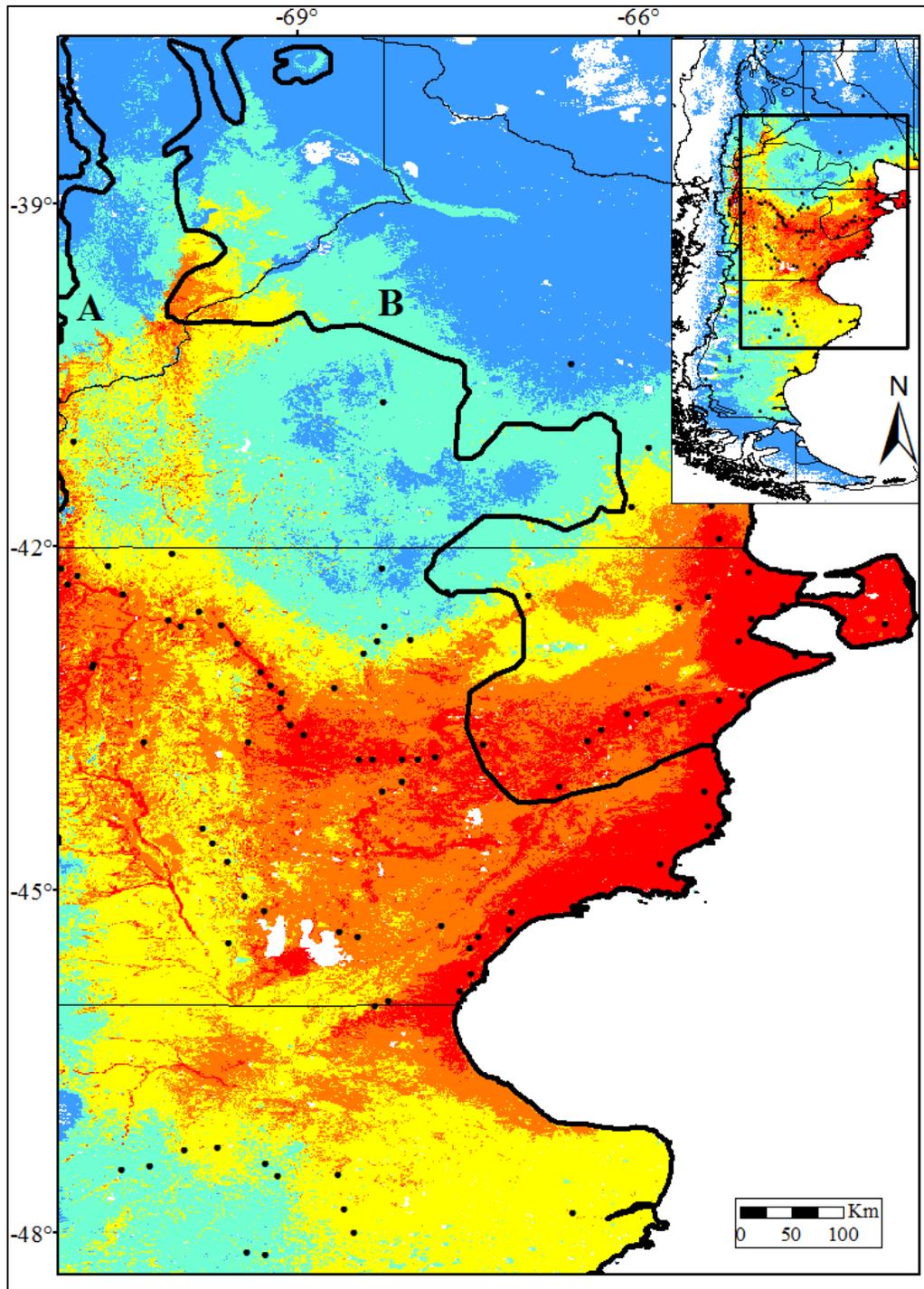


Figura 4.3.N *Reithrodon auritus*

Figura 4.3. Modelos de distribución potencial generados para A) *Abrothrix hirta*, B) *A. olivaceus*, C) *Geoxus valdivianus*, D) *Notiomys edwardsii* y E) *Paynomys macronyx* (Abrothrichini); F) *Akodon iniscatus* (Akodontini), G) *Euneomys chinchilloides*, H) *Irenomys tarsalis* (Euneomyini); I) *Oligoryzomys longicaudatus* (Oryzomyini), J) *Eligmodontia morgani*, K) *Eligmodontia typus*, L) *Loxodontomys micropus*, M) *Phyllotis xanthopygus* (Phyllotini) y N) *Reithrodon auritus* (Reithrodontini). Los valores de predicción

acumulativos se codifica en la leyenda de la Figura A (Blanco: 0-1, azul: 1-10, celeste: 10-25, amarillo: 25-50, naranja: 50-75 y rojo: 75-100%). Las líneas negras marcadas A y B representan el límite oriental de los bosques subantártico-patagónicos, y la estepa patagónica sensu Burkart et al. (1999) respectivamente.

Tabla 4.1. Registros de ocurrencia marginal en grados decimales, para todas las especies de roedores estudiadas.

| Especies estudiadas | Extremos marginales | | | |
|-----------------------------------|---------------------|-------------|--------------|-------------|
| | Norte | Sur | Este | Oeste |
| <i>Abrothrix hirta</i> | -34.8500000 | -52.0748056 | -67.4183333 | -72.63333 |
| <i>Abrothrix olivaceus</i> | -34.7166667 | -54.84889 | -65.01731 | -72.0889 |
| <i>Akodon iniscatus</i> | -37.3875000 | -45.93459 | -63.64027 | -71.65 |
| <i>Eligmodontia morgani</i> | -35.02 | -51.743805 | -70.041944 | -71.5689972 |
| <i>Eligmodontia typus</i> | -39.433333 | -49.9362 | -62.05 | -67.74056 |
| <i>Euneomys chinchilloides</i> | -34.85 | -52.111560 | -65.0419444 | -71.933329 |
| <i>Geoxus valdivianus</i> | -37.85521 | -53.15 | -70.4011496 | -74.11667 |
| <i>Irenomys tarsalis</i> | -38.88917 | -45.53967 | -70.85 | -73.18333 |
| <i>Loxodontomys micropus</i> | -35.1605556 | -50.3398611 | -68.0155556 | -72.08889 |
| <i>Notiomys edwardsii</i> | -41.05 | -50.017262 | -66.703611 | -71.507 |
| <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> | -36.3127778 | -50.46476 | -64.3074167 | -73.02467 |
| <i>Paynomys macronyx</i> | -34.85 | -50.563800 | -67.5666667 | -72.86241 |
| <i>Phyllotis xanthopygus</i> | -35.1605556 | -52.0748056 | -65.40194 | -71.45 |
| <i>Reithrodon auritus</i> | -33.88333 | -52.0748056 | -63.64579874 | -72.088889 |

Tabla 4.2. — Estimaciones heurísticas de la contribución de la variable ambiental relativa (en porcentaje) para los modelos generados para cada especie de roedor. Porcentaje variable (%) y permutación de los valores (es decir, información no presente en el resto de las variables; P) se presentan para cada especie. Las variables con las puntuaciones más altas para % y P se indican en negrita. Entre paréntesis, el nombre que utilizamos para cada especie es el modelo que utilizamos, basado en su parámetro de regularización β (es decir, 0.5, 1, 2), para mapear y describir las variables ambientales clave.

Referencias: Bio1 = Temperatura media anual, Bio2 = Intervalo medio diaria, Bio3 = Isotermalidad, Bio4 = Temperatura estacionalidad, Bio5 = Temperatura máxima del mes más cálido, Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío, Bio7 = Rango anual de temperatura, Bio10 = Temperatura media del trimestre más cálido, Bio11 = Temperatura media del trimestre más frío, Bio12 = precipitación anual, Bio13 = Precipitación del mes más húmedo, Bio14 = Precipitación del mes más seco, Bio15 = Precipitación de estacionalidad, Bio16 = Precipitación del Trimestre más húmedo, Bio17= Precipitación del Trimestre más seco.

| Especies | <i>Abrothrix hirta</i> (1) | | <i>Abrothrix olivaceus</i> (2) | | <i>Geoxus valdivianus</i> (2) | | <i>Notiomys edwardsii</i> (1) | | <i>Paynomys macronyx</i> (1) | | <i>Akodon iniscatus</i> (1) | | <i>Euneomys chinchilloides</i> (1) | | <i>Irenomys tarsalis</i> (1) | |
|---|-------------------------------|-------------|--------------------------------|-------------|-------------------------------|-------------|-------------------------------|-------------|------------------------------|-------------|-----------------------------|-------------|---------------------------------------|-------------|---------------------------------|-------------|
| | % | P | % | P | % | P | % | P | % | P | % | P | % | P | % | P |
| BIO2 | 8.5 | 1.4 | 4.4 | 3.1 | | | | | 1.8 | 1.6 | | | 1.6 | 2.0 | | |
| BIO3 | 5.8 | 1.7 | 2.7 | 3.1 | 3.8 | 4.1 | 3.3 | 10.4 | 3.3 | 1.0 | | | 1.3 | 1.0 | 2.6 | 1.9 |
| BIO4 | 7.7 | 6.0 | 18.9 | 10.5 | 4.1 | 0.7 | 20.7 | 3.0 | 7.9 | 11.0 | | | 18.7 | 4.3 | | |
| BIO5 | 9.1 | 1.6 | 40.2 | 12.0 | 32.7 | 22.2 | 38.7 | 16.3 | 22.5 | 4.0 | 57.1 | 43.2 | 37.8 | 15.1 | 24.9 | 4.6 |
| BIO6 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| BIO11 | 37.3 | 67.3 | 20.0 | 48.3 | 3.3 | 6.2 | 8.1 | 64.8 | 26.0 | 59.1 | 14.6 | 21.7 | 19.7 | 59.0 | 7.2 | 14.8 |
| BIO12 | | | | | | | 24.7 | 2.8 | | | 16.1 | 25.1 | | | | |
| BIO14 | | | 2.0 | 3.8 | | | | | | | | | | | | |
| BIO15 | 27.5 | 12.9 | 10.5 | 16.4 | 22.2 | 9.6 | | | 30.8 | 2.7 | 6.9 | 7.4 | 7.0 | 5.6 | 23.6 | 12.9 |
| BIO16 | 4.1 | 9.1 | | | 28.5 | 49.7 | | | 7.7 | 20.6 | | | 1.2 | 6.3 | 40.1 | 65.7 |
| BIO17 | | | | | | | | | | | | | 1.7 | 1.7 | | |
| EVI | | | 1.2 | 2.9 | | | | | | | | | | | | |
| NDVI | | | | | 3.1 | 0.9 | 3.8 | 2.4 | | | 5.3 | 2.6 | 11.0 | 5.2 | 1.6 | 0.0 |
| Total | 100.0 | | 100.0 | | 97.7 | | 99.3 | | 100.0 | | 100.0 | | 100.0 | | 100.0 | |
| % explicado por la 2 variables más importantes | 64.8 | | 60.2 | | 61.2 | | 63.4 | | 56.8 | | 73.2 | | 57.5 | | 65.0 | |
| % explicado por variables superiores al 10% (n) | 59,5 (2) | | 89,6 (4) | | 83,4 (3) | | 84,1 (3) | | 79,3 (3) | | 87,8 (3) | | 76,2 (3) | | 88,6 (3) | |
| AUCTest | 0,9508 ± 0,014 | | 0,8669 ± 0,0252 | | 0,9523 ± 0,021 | | 0,9234 ± 0,0152 | | 0,9456 ± 0,0173 | | 0,9033 ± 0,0287 | | 0,89 ± 0,0196 | | 0,9774 ± 0,0064 | |

| Especies | <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> (0.5) | | <i>Eligmodontia morgani</i> (2) | | <i>Eligmodontia typus</i> (2) | | <i>Loxodontomys micropus</i> (2) | | <i>Phyllotis xanthopygus</i> (1) | | <i>Reithrodon auritus</i> (2) | |
|---|---|-------------|---------------------------------|-------------|-------------------------------|-------------|----------------------------------|-------------|----------------------------------|-------------|-------------------------------|-------------|
| | % | P | % | P | % | P | % | P | % | P | % | P |
| BIO2 | 23.7 | 29.5 | | | | | 10.9 | 4.1 | 2.6 | 2.4 | 17.1 | 15.2 |
| BIO3 | 6.2 | 1.4 | 4.4 | 2.6 | 5.5 | 0.2 | 3.5 | 4.3 | 2.5 | 4.8 | 1.8 | 1.8 |
| BIO4 | | | 14.1 | 6.8 | | | 4.7 | 1.2 | 26.0 | 11.8 | 16.8 | 5.8 |
| BIO5 | | | 23.2 | 0.0 | 18.9 | 29.5 | | | 43.8 | 22.6 | 31.3 | 34.2 |
| BIO6 | 36.8 | 43.8 | | | | | | | | | 4.7 | 4.8 |
| BIO11 | | | 23.5 | 57.2 | 37.0 | 33.5 | 41.8 | 65.8 | 3.4 | 34.4 | | |
| BIO12 | | | | | | | | | 10.0 | 11.4 | 22.9 | 28.0 |
| BIO14 | | | 2.7 | 4.2 | | | | | | | | |
| BIO15 | 18.8 | 6.2 | 30.4 | 28.0 | 3.8 | 8.2 | 33.2 | 20.1 | 4.6 | 4.1 | 2.1 | 3.7 |
| BIO16 | 14.4 | 19.0 | | | 33.7 | 28.2 | 4.7 | 4.3 | | | | |
| BIO17 | | | | | 1.0 | 0.2 | | | | | | |
| EVI | | | | | | | | | | | | |
| NDVI | | | 1.7 | 1.1 | 0.1 | 0.2 | 1.1 | 0.1 | 7.0 | 8.4 | 3.3 | 6.4 |
| Total | 99.9 | | 100.0 | | 100.0 | | 100.0 | | 100.0 | | 100.0 | |
| % explicado por la 2 variables más importantes | 60.5 | | 53.9 | | 70.7 | | 75.0 | | 69.8 | | 56.2 | |
| % explicado por variables superiores al 10% (n) | 93,7 (4) | | 91,2 (4) | | 89,6 (3) | | 85,9 (3) | | 79,8 (3) | | 88,1 (4) | |
| AUCTest | 0,9171 ± 0,0269 | | 0,9477 ± 0,0208 | | 0,9773 ± 0,008 | | 0,9529 ± 0,0164 | | 0,8785 ± 0,0209 | | 0,8673 ± 0,0242 | |

Los modelos de nicho resultantes mostraron un buen poder predictivo, con valores de AUC_{Test} entre 0.864 ± 0.026 y 0.9773 ± 0.008 (Tabla 4.2). Los modelos separaron la mayoría de las especies en dos grupos principales: un grupo de "bosque y ecotono de bosque y estepa", que consta de *A. hirta*, *G. valdivianus*, *P. macronyx*, *O. longicaudatus*, *L. micropus* e *I. tarsalis*; y un grupo de "estepa y ecotono estepa-bosque" formado por *N. edwardsii*, *Eu. chinchilloides*, *E. morgani* y *Ph. xanthopygus* (Figuras. 4.3). Las cuatro especies restantes

mostraron patrones distintos que se pueden asociar libremente a las distribuciones anteriores, pero son únicas: *A. olivaceus* se expandió desde el bosque y el ecotono bosque-estepa a vastas áreas de la estepa patagónica, principalmente en la Patagonia central (Figura 4.3.B). *R. auritus* mostró una distribución modelada en la Patagonia central (principalmente en la provincia de Chubut) en ambientes de estepa y Monte (Figura 4.3.N); *Akodon iniscatus* tenía dos áreas disjuntas en el noroeste y centro-este de la Patagonia, respectivamente (Figura 4.3.F); y *E. typus*, que tenía una distribución modelada en la ecorregión del Monte de la Patagonia oriental (Figura 4.3.K). Dos especies (*G. valdivianus* e *I. tarsalis*, Figuras. 4.3.C y 4.3.H, respectivamente) estaban principalmente limitadas en su distribución oriental (modelada) por la extensión de los Bosques Patagónicos-Subantárticos, sensu Burkart et al. (1999) (línea A en la Figura 4.3), mientras que las otras especies de bosque y ecotono bosque-estepa se expandieron (en nuestras distribuciones modeladas) más allá de este límite ecorregional (por ejemplo, *A. hirta*, *A. olivaceus*, *L. micropus*; Figuras. 4.3.A, 4.3.B y 4.3.L, respectivamente). La superposición de todos los modelos mostró el ecotono de estepa-bosque al este del lago Nahuel Huapi y al sur a -43° como el área con mayor riqueza de especies, con una distribución prevista de 8-11 especies de roedores en un estrecho corredor de menos de 25 km. ancho de este a oeste (Figura 4.4).

Los modelos de distribución potenciales mostraron que algunas especies parecen estar asociadas con el bosque, y el ecotono entre bosque y estepa (por ejemplo, *A. hirta*, *P. macronyx*, *G. valdivianus*), mientras que algunas otras especies mostraron el patrón opuesto exacto, concentrado en ecosistemas extra andinos (p. ej., *Ph. xanthopygus*, *N. edwardsii*). Los modelos también mostraron patrones de distribución similares en especies filogenéticamente no relacionadas, de la siguiente manera: un primer grupo compuesto por

O. longicaudatus (Oligoryzomyini), *A. hirta* y *P. macronyx* (Abrothrichini) y *L. micropus* (Phyllotini); y un segundo grupo compuesto por *Eu. chinchilloides* (Euneomyini), *Ph. xanthopygus* (Phyllotini) y *R. auritus* (Reithrodontini). Los modelos de *G. valdivianus* (Abrothrichini) e *I. tarsalis* (Euneomyini) se superpusieron a los del primer grupo, pero se concentraron en las áreas boscosas de los Andes (línea A en las Figuras 4.3). Los modelos generados para ambas especies de *Eligmodontia* fueron únicos para estas especies, mostrando un patrón no superpuesto concentrado en la Patagonia oeste y sur-central para *E. morgani*, y uno concentrado en el este para *E. typus* (Figuras 4.3.J y 4.3.K). *Akodon iniscatus* mostró un patrón que se superponía parcialmente con el de *R. auritus*, aunque con valores de predicción más bajos (es decir, menos colores rojo y naranja en la Figura 4.3.F), en la provincia oriental de Chubut con una extensión a lo largo del valle del río Chubut, y un área separada en provincia meridional de Neuquén (Figura 4.3.F). *N. edwardsii* fue único en mostrar un patrón de alta predicción en dos áreas diferentes, una en el Macizo Patagónico Norte alrededor de la meseta de Somuncura y sus alrededores, y la otra en el Macizo Patagónico Sur (Figura 4.3.D).

A pesar de estas diferencias en la ocurrencia y los modelos generados, todas las especies mostraron una alta correspondencia con las variables ambientales que definen patrones de paisaje o patrones a escala de paisaje, con poca o muy poca información contenida en las variables de vegetación "típicas" que definirían las condiciones locales o ecosistemas (es decir, NDVI, EVI; Tabla 4.2). Esto refuerza la teoría de que los ensambles de roedores patagónicos perciben su ambiente, metafóricamente hablando "como ecólogos del paisaje en lugar de como botánicos sistemáticos" (Monjeau et al. 1998). Aunque la mayoría de los modelos son el resultado de la interacción entre varias variables climáticas,

en la mayoría de las especies la temperatura o las variables relacionadas explican que más del 60% de los modelos generados alcanzan valores superiores al 80%, que van del 60,9% en *L. micropus* al 86,3% en *A. olivaceus* (tabla 4.2). La precipitación o las variables relacionadas explicaron más del 50% de los modelos solo para *G. valdivianus* e *I. tarsalis* (50.7% y 63.7%, respectivamente). La temperatura máxima del mes más cálido (BIO5) fue la variable más importante en los modelos generados para *A. olivaceus*, *G. valdivianus*, *N. edwardsii*, *Ak. iniscatus*, *Eu. chinchilloides*, *Ph. xanthopygus* y *R. auritus*, con valores que van del 31.3% al 57.1% (Tabla 4.2). La precipitación del trimestre más húmedo (BIO16) fue la variable más importante en los modelos generados para *I. tarsalis* (también importante para *G. valdivianus*), mientras que la estacionalidad de precipitación (BIO15) fue la variable más importante en los modelos generados para *P. macronyx* y *E. morgani*, siendo también una variable importante para algunas de las otras especies (aunque en diferentes proporciones, por ejemplo, *A. hirta*, *P. macronyx*, *L. micropus*; Tabla 4.2). Las variables más importantes en los modelos generados para *O. longicaudatus* fueron la temperatura mínima del mes más frío (BIO6) y el rango diurno medio (BIO2), mientras que la precipitación anual (BIO12) fue la segunda variable más importante en los modelos generados para *N. edwardsii*, *R. auritus* y *Ak. Iniscatus*. La temperatura media del trimestre más frío (BIO11) mostró los valores de permutación más altos (es decir, información no presente en el resto de las variables) en nueve especies (es decir, *A. hirta*, *A. olivaceus*, *N. edwardsii*, *P. macronyx*, *Eu. chinchilloides*, *E. morgani*, *E. typus*, *L. micropus* y *Ph. xanthopygus*, con valores entre 33.5% y 67.3%, para *E. typus* y *A. hirta*, respectivamente). En las otras cinco especies, los valores de permutación más altos fueron para dos variables relacionadas con la temperatura (BIO5 en *Ak. Iniscatus* y *R. auritus*, y BIO6 en *O. longicaudatus*), y una sola variable relacionada con la precipitación (BIO16 en *G. valdivianus* y *I. tarsalis*) (tabla 4.2).

Esta área de alta riqueza de especies comprende ca. 19122.5 km², con áreas de 1867 km² con 11 especies, 2275 km² con 10 especies, 6250.5 km² con nueve especies y 8730 km² con ocho especies. En esta área, los indicadores climáticos mostraron valores intermedios, pero algunas de las especies podrían estar viviendo en su extremo fisiológico. Otras áreas de alta riqueza de especies como resultado de nuestros modelos, aunque más pequeñas que la región del ecotono del noroeste, ocurrieron en el valle del río Chubut y en la parte norte de la provincia de Santa Cruz, en el macizo Patagónico Norte (Figura 4.4). Aunque estas áreas tienen características de transición, el gradiente ambiental no es empinado, lo que explica una menor riqueza de especies.

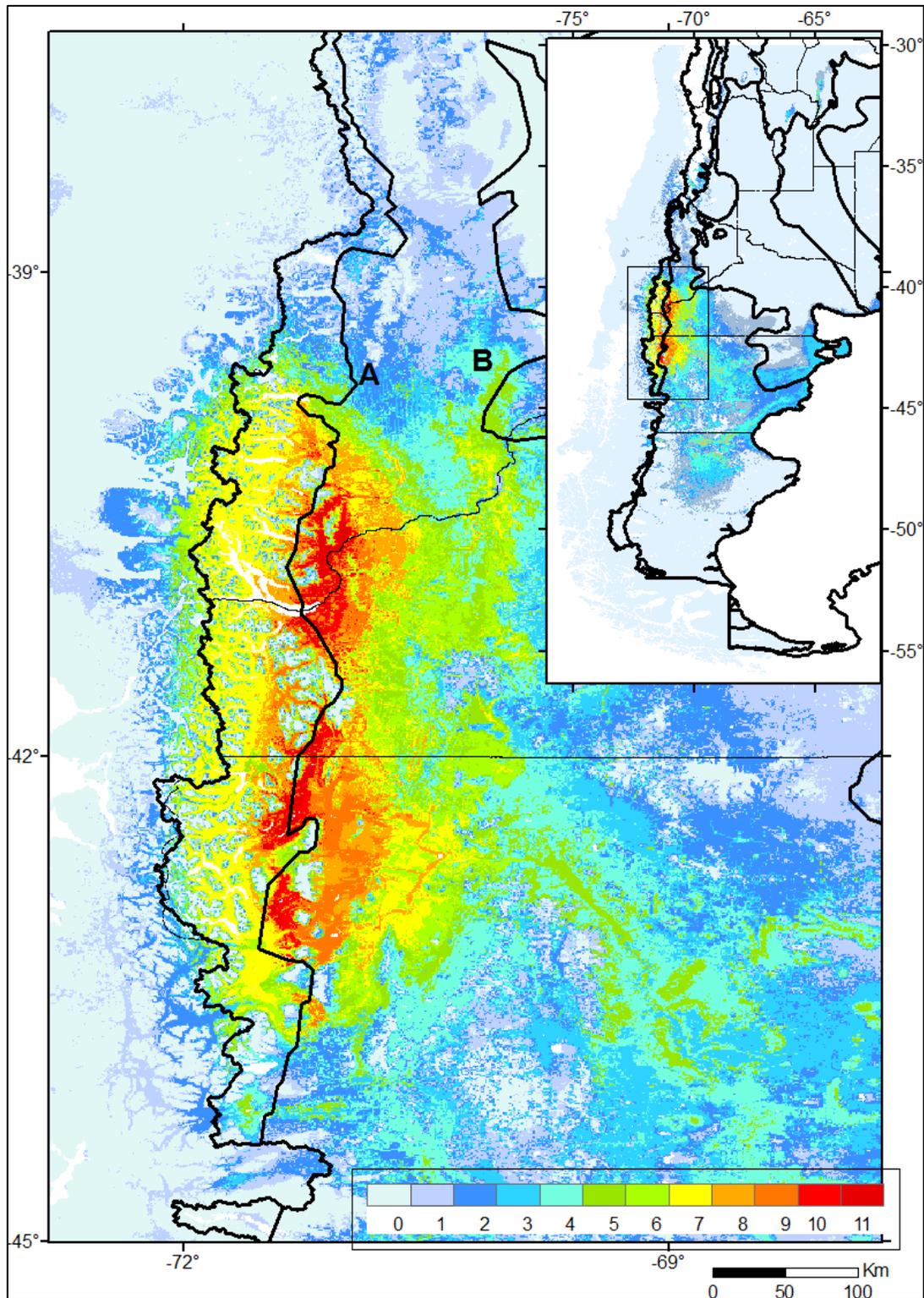


Figura 4.4 Riqueza total de especies sigmodontinas (de 0 a 11) generada al apilar los modelos de especies individuales. Las líneas negras marcadas con A y B representan el límite oriental de los bosques subantártico-patagónicos y la estepa patagónica sensu Burkart et al. (1999), respectivamente.

4.3.1 Tipos de hábitat en el área idónea de cada especie

Con el fin de observar si las áreas idóneas predichas por los modelos de distribución potencial mediante variables ambientales, para cada especie, logran predecir y están relacionados con los tipos de hábitat que cada especie ocupa, se superpuso el área idónea (>50) de cada especie con un mapa de cobertura de suelo (Figura 4.5) y con uno de cobertura vegetal (Globcover, Figura 4.6), mostrando los porcentajes de cada uno (excepto para las especies de *Eligmodontia*, debido a que los mapas óptimos generados, que mejor representan la distribución de cada especie, están en el capítulo siguiente).

La Figura 4.5 muestra los porcentajes de cada tipo de suelo en el área total idónea, para cada especie. En el Apéndice 3 figura una tabla con los porcentajes de cada una y una descripción de cada tipo de cobertura de suelo.

Las especies *G. valdivianus* y *I. tarsalis* presentan más del 70 % del área idónea en Bosques Patagónicos, primer lugar formado por especies perennes de más de 4 metros (Bosques intransitables) seguido por bosques de hasta 3 o 4 metros (Bosques transitables). Según el mapa de cobertura vegetal, más del 50% del área distribuidos en Bosques cerrados a abiertos (verde oscuro en Figura 4.6), siguiendo por un 25% aproximadamente en matorrales cerrados a abiertos.

Las especies *P. macronyx*, *O. longicaudatus*, *L. micropus* y *A. hirta* alrededor del 40% del área idónea pertenece a Bosques, mayormente bosques intransitables. Siguiendo por áreas con poca vegetación: entre 20 a 28% a afloramientos rocosos en la Estepa Patagónica, áreas de pedregal (terreno cubierto de piedra suelta) y zonas de arena con ripio. Según el mapa de

Globcover (Figura 4.6), los principales hábitats para estas especies son bosques cerrados a abiertos y matorrales en la estepa.

Las demás especies (*A. olivacea*, *N. edwardsii*, *E. chinchilloides*, *A. iniscatus*, *P. xanthopygus* y *R. auritus*) presentan más del 90% de áreas idóneas en hábitats de la Estepa Patagónica, con baja cobertura vegetal: áreas con afloramientos rocosos (entre el 23 y 34%), en pedregal (entre el 17 y 31%), arenal con ripio (12 y 17%), seguido de escorial (terreno cubierto de escoria: lava volcánica) (entre 13 y 40%) con el porcentaje más alto en la distribución de *N. edwardsii*. De acuerdo a la cobertura vegetal, los distintos hábitats son bosques de mosaico o matorral, pastizales, matorrales, vegetación escasa (alto porcentaje en *N. edwardsii*) y suelo desnudo, muy bajos porcentajes en algunos casos en bosques (*A. olivacea*).

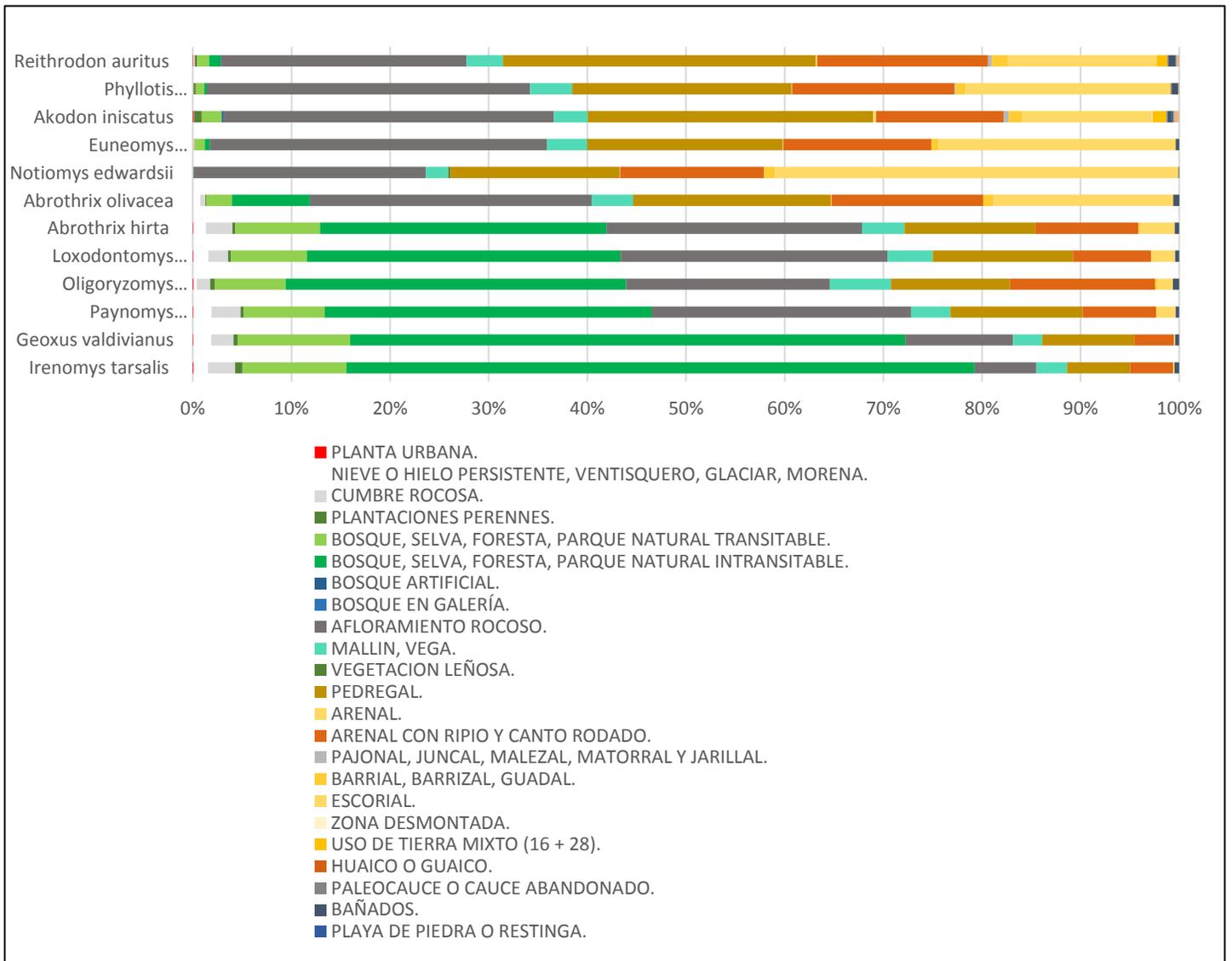


Figura 4.5 Porcentajes de tipos de cobertura de suelo en el área idónea (>50) para cada especie de roedor sigmodontino

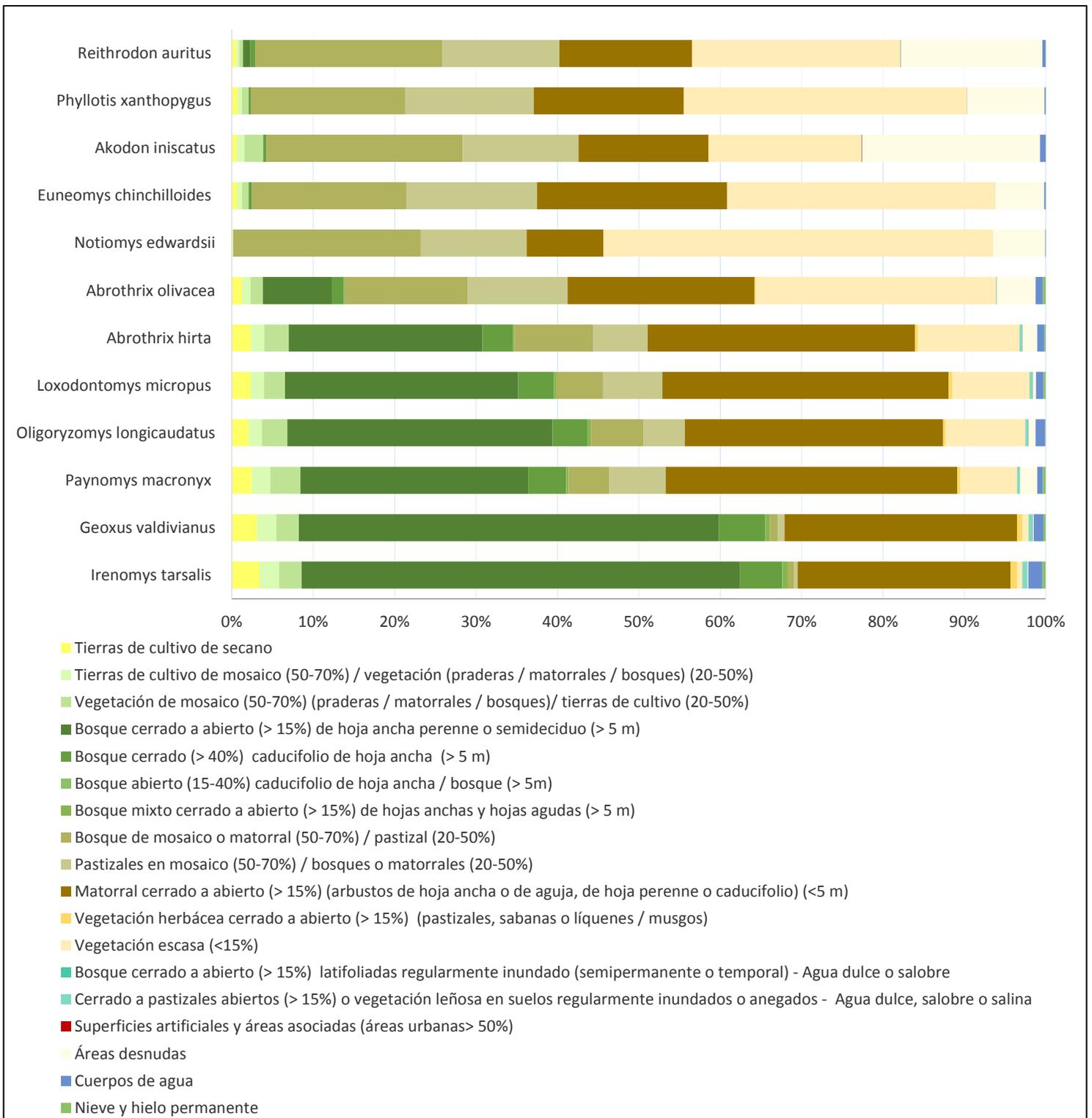


Figura 4.6 Porcentajes de tipos de cobertura de vegetación en el área idónea (>50) para cada especie de roedor sigmodontino

4.4 Discusión

Los resultados mostraron una clara discriminación entre dos grupos principales de roedores, uno concentrado en el área occidental, con un clima más húmedo y un hábitat montañoso y heterogéneo, y otro que habita en el área oriental más seca, que parece ser más homogénea en las características del hábitat. Un ensamble de especies que habitan en el Bosque Patagónico y ecotono bosque-estepa, con clima húmedo y frío, que consta de *I. tarsalis.*, *G. valdivianus*, *P. macronyx*, *O. longicaudatus*, *L. micropus* y *A. hirta*. Las dos primeras especies presentan una distribución más estrecha, limitada a los Bosques Patagónicos, como se mencionó en el capítulo 3 (Monjeau 1989; Udrizar Sauthier 2009; Pardiñas et al. 2003; Martin y Piudo 2019; Piudo 2019), mientras que las otras cuatro especies con distribuciones más amplias, penetrando al ecotono bosque-estepa, presentes en una variedad de tipos de hábitats (bosques, matorrales, arbustos de estepa, en ambientes húmedos) (Teta y D'Elia 2019; Udrizar Sauthier 2009; Spotorno et al. 2000; Piudo et al. 2005; Piudo et al. 2019, entre otros). Las distribuciones fueron descritas principalmente por variables relacionadas a la precipitación, temperaturas de los meses más húmedos y fríos.

Por el otro lado, un segundo grupo de especies: *A. iniscatus*, *N. edwardsii*, *Eu. chinchilloides*, *E. morgani*, *Ph. Xanthopygus*, *E. typus* y *R. auritus* en los ambientes áridos de la Estepa Patagónica y el Monte. *A. iniscatus* es característico del Monte, se distribuye en el norte de la Patagonia Argentina (Pardiñas 1999). *N. edwardsii* presenta un amplio rango de distribución en la Estepa Patagónica, se distribuye desde la porción centro-sur de la provincia de Río Negro hasta el sur de Santa Cruz (D'Elía et al. 2016; Pardiñas et al. 2008, Barquez et al. 2006). *Eu. chinchilloides* se encuentra en ambientes abiertos, no está presente en la P.F. del Monte ni en los Bosques Patagónicos (Pardiñas et al. 2003; Udrizar Sauthier

2009). *Ph. Xanthopygus* se extiende hacia el este, alcanzando la costa atlántica desde el río Colorado hasta el sur de la provincia de Santa Cruz (Steppan y Ramírez 2015), fuertemente asociado a roquedales en áreas abiertas (Monjeau 1989; Pearson 1995). *R. auritus* se distribuye ampliamente en áreas de pastizales y estepas en ambientes abiertos (Pardiñas y Galliari 2001; Pardiñas et al. 2008). *A. olivacea* con un patrón único y amplio que se distribuye del bosque penetra al ecotono, a la Estepa llegando al límite del Monte, coincidiendo con sus descripciones (Lozada et al. 1996; Udrizar Sauthier 2009; Pardiñas et al. 2017; Teta y Elia 2019). La variable que mayormente contribuyó en las distribuciones de muchas de estas especies fue la temperatura de los meses más cálidos (Bio 5).

Estos grupos mostraron un mosaico de especies filogenéticamente no relacionadas de diferentes tribus que probablemente llegaron o se expandieron a la Patagonia durante los últimos milenios, después de que los últimos glaciares de la Pequeña Edad del Hielo retrocedieron (Kim et al. 1998). Estos dos grupos se han caracterizado como "ratones forestales y ratones esteparios" (Pearson y Pearson 1982); sin embargo, siguiendo el marco conceptual presentado en la introducción, no es exacto hablar de especies de "bosque" o "estepa". Estos análisis y los de otros que estudiaron previamente estos patrones muestran que estas especies pueden ocurrir fuera de estos entornos, caracterizados típicamente por una cierta flora, si encuentran las condiciones ambientales adecuadas (Monjeau et al. 1997, 1998; Andrade y Monjeau 2014). Estas condiciones tienen más que ver con los extremos climáticos y la arquitectura del entorno que con la composición botánica de las plantas en las áreas estudiadas (es decir, si tiene arbustos, suelo desnudo, rocas, árboles, independientemente de su composición florística). Por ejemplo, un humedal en el medio de la estepa o un parche deforestado en el medio del bosque proporcionará características adecuadas para especies asociadas a pastos de hoja perenne, un hábitat típicamente asociado con *R. auritus* (ver

Pearson 1988). Sin embargo, hay casos particulares de animales especialistas con mayor preferencia hacia determinadas especies vegetales, en general relacionada más con preferencias tróficas que de cobertura de hábitat, como es el caso de *Eligmodontia morgani* y su preferencia por las semillas de la mata torcida (*Stillingia patagónica*). Es decir, si bien se ha demostrado que no existe correspondencia causal entre composición florística y composición de especies en los ensambles de roedores (Monjeau et al. 1998), es importante destacar que nos referimos a estructura de las plantas, independientemente de la taxonomía, las especies de roedores buscarán plantas que tengan una estructura similar. Por ejemplo, *Oligoryzomys longicaudatus* se asocia a sitios con arbustos densos, en general espinosos; cuando el ambiente natural es reemplazado por la especie invasora *Rosa eglanteria*, dispersada por el ganado, o en agroecosistemas donde se cultiva fruta fina, como frambuesas y otros berries, *Oligoryzomys longicaudatus* puede proliferar aún con mayor éxito reproductivo dentro de estos arbustales que en el ambiente original.

Los resultados de este estudio muestran que somos capaces de comprender y predecir distribuciones de pequeños roedores basados en aptitudes fisiológicas que les permiten habitar ciertas envolturas climáticas, es decir, su nicho.

Otro patrón notable encontrado en estos análisis es que las especies típicamente asociadas con hábitats más húmedos generalmente pueden expandir su distribución en áreas más secas, pero las especies asociadas con hábitats más secos de la estepa patagónica rara vez se encuentran dentro de la matriz forestal más húmeda. Al moverse hacia el este desde las áreas más húmedas en el noroeste de la Patagonia, los bosques comienzan a desagregarse en parches más pequeños (es decir, se convierten en islas dentro de una matriz esteparia más grande), en lo que Rapoport y Monjeau (2001) describieron para el ecotono bosque-estepa como patrón de queso gruyere. Estos parches forestales se ven favorecidos por ciertas

características geomorfológicas que proporcionan suficiente tierra profunda y humedad, y generalmente están habitadas por una mezcla de especies de roedores de áreas méxicas y xéricas (provenientes de la matriz de estepa circundante). Se puede plantear la hipótesis de que estos parches contienen restos de una fauna forestal reducida o menos diversa, y su riqueza de especies estará relacionada con el tamaño del parche y qué tan lejos esté de otros parches similares. Esta asimetría en forma de patrones de distribución podría estar relacionada con restricciones fisiológicas (mayor tolerancia en generalistas, como *O. longicaudatus*, y menor para especialistas, como *E. chinchilloides*), pero también con la historia filogenética de cada taxón. Parece ser más fácil, desde un punto de vista biológico, encontrar las condiciones adecuadas en una parcela de vegetación para una especie adaptada a un ambiente méxico, que encontrar hábitats adecuados dentro de una matriz forestal para especies adaptadas al xérico. La explicación de este patrón está en la vinculación entre el clima y la geomorfología, ya que en la matriz de paisaje xérica la limitante es la humedad. A falta de precipitaciones, los bordes de ríos y arroyos y humedales naturales como los mallines, contienen la humedad suficiente para generar parches méxicos que permiten el desarrollo de ambientes adecuados a las especies vinculadas a este tipo de ambientes, más frecuentes, extensos y compactos en el sector oeste de nuestra área de estudio, debido al régimen de precipitaciones. *P. macronyx*, *A. hirta* y *L. micropus* están presentes en ambientes del ecotono bosque-estepa en hábitats con cierta cobertura y húmedos o méxicos (Barquez et al. 2006; Monjeau 1989; Pearson 1995; Udrizar Sauthier 2009; Teta y D'Elia 2019). El efecto contrario (parches xéricos en medio del bosque), no ocurre debido a que el régimen de precipitaciones no puede ser reemplazado por ninguna particularidad geomorfológica como sucede en el caso de climas xéricos. Esto hace que el límite del bosque sea una barrera natural a las especies de climas xéricos, pero que no lo sea para las especies de climas méxicos, ya

que éstas encuentran parches y corredores durante casi 100 kilómetros al este del límite de los bosques, como en matorrales y vegetación cerca de ríos. Un efecto complementario del funcionamiento del ecotono bosque-estepa, es que la dirección predominante del viento es desde el oeste hacia el este, llevando propágulos de especies en esa dirección. Sumado a esto, la pendiente del terreno suele disminuir de Oeste a Este, debido a la cordillera de los Andes, por lo que los cursos de los ríos generalmente drenan desde el bosque hacia la estepa y no al revés.

De manera similar, Stephens y Anderson (2014) determinaron las características ambientales que mejor predicen la presencia de una determinada especie de pequeños mamíferos, y cómo se estructuran las comunidades de pequeños mamíferos a nivel de hábitat en la región de Wisconsin, Estados Unidos. Descubrieron que las comunidades de pequeños mamíferos varían sustancialmente entre los hábitats naturales y están estructuradas principalmente por diferencias en la densidad del bosque, los regímenes de humedad del suelo y, en menor medida, la temperatura y la cobertura del sotobosque. El límite marcado es particularmente aparente en la interfaz de los hábitats de las tierras altas y las tierras bajas o entre los hábitats abiertos y boscosos y crea conjuntos diferentes de pequeños mamíferos dentro de un área espacial relativamente pequeña. Observaron que la temperatura estaba fuertemente asociada con la presencia de 5 especies comunes.

Es probable que los modelos generados a partir de registros de presencias estén sesgados por áreas en las que tenemos más información sobre especies (es decir, registros de presencia), por ejemplo, en el Parque Nacional Nahuel Huapi, intensamente estudiado, que no necesariamente coincide con la realidad biológica. Por esta razón, la paleta de colores de los mapas es un indicador de presencia con mucho ruido metodológico. Las predicciones del modelo en áreas marginales dentro de la distribución potencial de la especie, es decir,

aquellas áreas donde la especie está cerca de sus límites de distribución, reflejan mejor los límites de sus capacidades fisiológicas y su capacidad para soportar las condiciones ambientales locales o regionales. Predecir el comportamiento de distribución de una especie cuando está lejos de sus umbrales críticos (es decir, en la parte central de su distribución potencial), es más difícil que predecir dónde estará cuando viva en los límites de su capacidad de adaptación. En el primer caso, la distribución será compacta, aparentemente continua, porque la matriz del paisaje permite la conectividad biológica. En el segundo caso, la distribución será insular, porque la matriz del paisaje ofrece resistencia y los sitios adecuados a su fisiología son escasos y aislados.

No importa cuán complejo sea un sistema y cuántas variables tenga, su colapso puede predecirse estudiando la primera variable que alcanza un estado crítico, como lo propone la llamada Ley del Mínimo de Liebig (Brock 1997). Como se muestra en la Tabla 4.2, todas las especies necesitaban varias variables para explicar más del 90% de su distribución potencial, pero generalmente había una sola variable con información no contenida en el resto (valores de permutación "P" en la Tabla 4.2). Dos variables explicaron más del 53.9% de la distribución potencial de todas las especies, con valores que alcanzaron más del 70% en *E. typus*, *Ak. iniscatus* y *L. micropus* (Tabla 4.2). Con la excepción de *E. typus*, *Ph. xanthopygus* y *R. auritus*, todas las especies estudiadas mostraron una sola variable relacionada con la temperatura con valores de $P > 40\%$; en *G. valdivianus* e *I. tarsalis*, una variable relacionada con la precipitación (BIO16 - precipitación del trimestre más húmedo) tuvo el valor de permutación más alto (es decir, información no presente en el resto) (Tabla 4.2). En nueve de las 14 especies estudiadas, la temperatura media del trimestre más frío (BIO11) fue la variable con mayor información no contenida en el resto, y una de las dos variables más importantes en los modelos de siete especies (Tabla 4.2). Aunque no estamos

seguros de que ninguna de estas variables represente el "estado crítico" mencionado anteriormente, estos resultados proporcionan un marco para que otros estudios los prueben. Estudios de gradientes latitudinales (Birney y Monjeau 2003; Monjeau et al. 2007) y altitudinales (Andrade y Monjeau 2014) refuerzan la importancia de la temperatura mínima como el factor limitante más importante en la distribución de mamíferos. No obstante esto, a escalas diferentes a las de este estudio, serán necesarios estudios más detallados para separar el efecto de la temperatura mínima de otros efectos que también pueden estar influyendo.

Este estudio refuerza la idea de Monjeau et al. (1997, 1998) que la distribución de cualquier ensamble de especies a escala regional se puede predecir con precisión aceptable utilizando sólo variables de precipitación y temperatura. Las variables directamente relacionadas con la vegetación (es decir, NDVI y EVI) contribuyen sólo marginalmente a explicar las distribuciones de roedores en la escala que modelamos. Si se pasa de una escala regional a una escala local, es probable que los indicadores climáticos pierdan variabilidad (es decir, la temperatura y la precipitación son las mismas en cada píxel), y es en esta escala donde NDVI, EVI u otras variables "locales" que dependen de la aspereza del paisaje, la impermeabilidad del suelo, tipos de hábitat y otros aspectos detallados de la estructura geográfica, deberían convertirse en indicadores más importantes que las variables climáticas. A la escala de estos análisis, las imágenes de satélite promedian el NDVI de cada píxel, enmascarando los valores altos de cualquier oasis de humedad pequeño que pueda existir dentro de los valores bajos de la matriz del paisaje semidesértico. Este análisis podría estar indicando que el poder predictivo de Maxent depende de la escala a la que se realiza el modelado. Al pasar de escalas espaciales más grandes a una escala de 1:10000, por ejemplo (parches y distancias más pequeñas), las variables climáticas serán menos importantes que otras que varían en escalas más pequeñas, como EVI y NDVI. Problemas similares de escala

aparecen al interpretar los ensambles de especies. Las Figuras 4.3 muestran áreas donde las condiciones ambientales permiten el ensamble de especies a escala regional, indicando dónde las especies tienen el potencial de ocupar esos sitios en términos de su adaptación a las condiciones ambientales. Sin embargo, esta simpatria a nivel regional (1:7500000, o aproximadamente entre 1000 y 1000000 ha) no necesariamente representa simpatria media a escala local (1:10000), ya que los efectos de las interacciones competitivas son invisibles a escala regional y sólo comienzan a manifestarse desde 1:10000 (entre 0.1 y 100 ha) hacia abajo.

La competencia interespecífica segrega especies espacialmente, especialmente cuando pertenecen al mismo gremio trófico (Brown et al. 2002), estableciendo reglas de coexistencia o exclusión que se manifiestan sólo a escala micro o local. Esto implica que, dado que la probabilidad de presencia local de una especie depende del ensamble de especies de ese sitio, las predicciones adecuadas de ensambles de especies utilizando Maxent deben hacerse desde una escala de 1:10000 hacia abajo. Un problema diferente tiene que ver con las condiciones locales que pueden soportar mayores densidades de roedores, en las que la arquitectura (es decir, el tipo de vegetación, el tipo de suelo) y la disponibilidad de alimentos (por ejemplo, semillas, insectos) del área son críticos. Maxent no podrá predecir distribuciones de especies a escala local a menos que "alimentemos" el software con los datos apropiados a escala local.

A escala de microhábitats, la estructura de los ensambles de pequeños mamíferos muestra diferencias con la heterogeneidad del hábitat. Variables del hábitat como cobertura de árboles, cobertura de arbustos, cobertura de hierbas y áreas abiertas se encuentran entre los principales factores que influyen en la distribución y estructura de ensamble en especies de roedores, Corbalán y Ojeda (2004) observaron que mientras la mayoría de especies del

desierto se encontraban mayormente en hábitats con cierta cobertura vegetal, *E. typus* prefería sitios desérticos, sin vegetación. Como se muestran en las figuras 4.5 y 4.6, en la comparación de los tipos de cobertura de suelo y de cobertura vegetal que presenta cada especie en el área idónea predicha a partir de las variables climáticas, muestran una gran variedad de hábitats disponibles y distintos porcentajes por cada uno entre las especies de manera individual.

Se puede notar una gran relación con los hábitats descritos para cada especie en el capítulo 3, mostrando que el área idónea generada mediante los modelos de distribución potencial pueden ser buenos indicadores para predecir los tipos de hábitats donde una especie se distribuye, con solo usar variables relacionadas a la precipitación y temperatura. Especies generalistas, como *O. longicaudatus* y *A. olivacea*, muestran varios tipos de hábitats, en cambio otras especies más especialistas, que están preferentemente en Bosques Patagónicos (como *I. tarsalis* y *G. valdivianus*) o en distintos hábitats de la Estepa y Monte, (como *P. xanthopygus*) asociados a áreas abiertas, vegetación escasa y rocosa/pedregosa. Solo una pequeña proporción de los parches de hábitat locales pueden proporcionar las condiciones adecuadas para la supervivencia y la reproducción en una especie (Brown y Kurzius 1987).

Observaciones finales

Los resultados presentados en esta tesis agregan apoyo a la idea de que los ensambles de roedores son "ecólogos del paisaje, no botánicos sistemáticos" (Monjeau et al. 1998), y que, dependiendo de la escala de análisis (por ejemplo, por encima de 1: 10,000), las variables climáticas pueden ser usadas para identificar el tipo de ensamble que podríamos encontrar. Diferentes especies de diferentes tribus muestran que variables ambientales similares plantean limitaciones importantes en su distribución, y que sus respuestas a estas

variables no están necesariamente relacionadas con su historia filogenética. A escalas más pequeñas que la escala de paisaje, como lo es el de esta tesis, la heterogeneidad ambiental dentro de un mismo sobre climático determina asociaciones de ensambles con parches de microhábitat, en estos casos las variables climáticas del Maxent pierden relevancia y variables de vegetación como el NDVI o el MSAVI se vuelven las que mejor explican la disposición espacial de individuos en los microambientes. En el ecotono bosque-estepa, a escala de, digamos, una hectárea, la disposición espacial de los individuos de distintas especies, está determinada por los distintos parches, individuos de especies méxicas (*A. hirta*, *L. micropus*, *O. longicaudatus*) ocupan parches de arbustales densos, mientras que individuos de especies xéricas (*E. morgani*, *R. auritus*, *A. olivacea*) ocupan la matriz de hábitat (Monjeau et al. 1989, 1997, 1998, 2011, Guthman et al. 1997; Lozada et al. 2000, Pearson, 1997).

Los cambios de rango se pueden predecir a partir de la correspondencia obtenida por los modelos de envoltura climática (Wardle et al. 2011), pero este vínculo sólo es válido a escala regional. A escala local, donde la precipitación y la temperatura no varían mucho dentro de un parche estudiado, planteamos la hipótesis de que la predicción de la presencia depende de interacciones bióticas como las reglas de ensamble (Brown et al. 2002; Pearson y Dawson 2003). Por lo tanto, un modelo de distribución completo debe incluir la influencia del clima en la conformación del conjunto de especies regionales (diversidad gamma) y la influencia de las interacciones bióticas en la conformación de la estructura de los ensambles locales (diversidad alfa), que determinan la disposición de parches espaciales de microhábitat y abundancia de especies, pero que no influyen en los rangos de distribución. Algunos de estos conceptos, como los factores que afectan la riqueza de especies regionales (gamma) y locales (alfa), se han discutido previamente (por ejemplo, Ricklefs y Schluter 1993; Brown 1995). Este trabajo respalda muchos de estos hallazgos utilizando modelos de nicho

ecológico generados para ratones patagónicos, de un área con una compleja historia taxonómica y biogeográfica.

A watercolor illustration of a brown rabbit with long ears, sitting and eating a blueberry. The rabbit is positioned in the lower right quadrant of the page. To its left, there are several blueberries on thin stems, some with green leaves. The background consists of soft, abstract watercolor washes in shades of yellow, green, and brown, suggesting a natural, outdoor setting. The overall style is artistic and soft.

Capítulo 5:

Segregación espacial de especies de
Eligmodontia en el sur de la Patagonia

CAPÍTULO 5: Segregación espacial de especies de *Eligmodontia* en la Patagonia

5.1 Introducción

Los análisis de la distribución de especies utilizando variables climáticas ayudan a comprender por qué una especie está presente en un lugar determinado y no en otro, al tiempo que brinda oportunidades para discutir la morfología y/o adaptaciones de las especies. Esto permite predecir áreas que describen las condiciones ambientales adecuadas para la supervivencia de una especie, es decir, la distribución potencial tomada como nicho fundamental. En los últimos años, los modelos de distribución de especies han jugado un rol cada vez más importante en el estudio de los patrones de distribución de especies (Guisan y Thuiller 2005).

Hay especies que, aunque son genéticamente distintas, son morfológicamente difíciles de identificar, lo que lleva a diferentes interpretaciones sobre el número de especies en un área particular y sus rangos de distribución geográfica. Muchas de estas a veces se consideran "especies crípticas", especialmente cuando se dividen en base a análisis moleculares pero no pueden hacerlo en función de los caracteres morfológicos o morfométricos (Bickford et al. 2007). Un caso particular son los roedores del género *Eligmodontia* Cuvier (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae, Phyllotini), un grupo de pequeños roedores adaptados a hábitats áridos y semiáridos de América del Sur, desde el extremo sur del Perú, occidente de Bolivia, norte de Chile y el noroeste de Argentina, y hasta el sur de Argentina y Chile, incluidos los pastizales y matorrales de la Patagonia, el desierto de Monte, el Espinal y los pastizales secos, matorrales y hábitats de Puna de los altos Andes (Hershkovitz 1962; Musser y Carleton 2005; Andrade y Monjeau 2014; Lanzone et al. 2015). Las especies de este género tienen varios caracteres especializados para la vida en estas

regiones (p. Ej. resistencia al bajo consumo de agua, alta concentración de orina, almacenamiento de semillas; los callos plantales unificados en uno solo, Mares 1977; Díaz y Ojeda 1999; Giannoni et al. 2001), y un amplio rango altitudinal que va desde el nivel del mar en las latitudes sur, hasta más de 4.500 m en las latitudes del norte (Mares et al. 2008). Sin embargo, no existen caracteres morfológicos únicos para diferenciar especies, en parte asociado con la ausencia de estudios integradores que incluyan morfología, morfometría y genética (Mares et al. 2008; Lanzone y Ojeda 2005; Lanzone et al. 2015). Las especies de *Eligmodontia* son muy variables en su morfología, superponiéndose en las mediciones externas y craneodentales, y también en los caracteres cualitativos que dependen de la edad (Lanzone et al. 2015).

En la Patagonia, *Eligmodontia morgani* se ha registrado de forma simpátrica con *E. typus* en algunas áreas (Da Silva 2011; Zambelli et al. 1992; Sikes et al. 1997; Hillyard et al. 1997), pero los mecanismos de coexistencia entre estas poblaciones simpátricas siguen sin estudiarse (Lanzone et al. 2007; Andrade 2020). *E. morgani* ha sido descrita como la especie que vive típicamente en la ecorregión de la estepa patagónica (sensu Burkart et al. 1999), mientras que *E. typus* ha sido descrita como la especie que vive en la ecorregión de Monte de Llanuras y Mesetas, y ambas especies han sido consideradas como buenos sustitutos de los hábitats de estepa y monte a lo largo de su distribución (Andrade 2020). Aunque estas especies son genéticamente distintas (Hillyard et al. 1997), la única forma confiable de separarlas desde un punto de vista morfológico es mediante análisis discriminantes de numerosas medidas externas y craneales (Sikes et al. 1997; Díaz et al. 2006). Debido a esta dificultad, la mayoría de los trabajos consideran las especies en esta situación como una sola unidad o utilizando una taxonomía abierta (*Eligmodontia spp* en Andrade 2020 y Andrade y Monjeau 2014), sin hacer distinciones específicas (Udrizar Sauthier 2009; Udrizar Sauthier

y Pardiñas 2014; Formoso 2013). Los modelos de distribución de especies pueden ayudarnos a identificar la superposición espacial entre estas unidades taxonómicamente distintas, proporcionando también información sobre sus requisitos ambientales únicos (Raxworthy et al. 2007). Los objetivos de este capítulo fueron evaluar si las especies se segregan espacialmente, si las variables ambientales se pueden utilizar para separar la distribución de cada especie y, en última instancia, determinar los requisitos del nicho ecológico de cada especie.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Área de estudio

El área de estudio incluyó la mayor parte de la Patagonia, un área de Argentina caracterizada por un fuerte gradiente ambiental en el oeste, donde la precipitación anual oscila entre ca. 4000 mm a menos de 300 en ~ 100 km, gradualmente reducido a <200 mm hacia el Este (Prohaska 1976; Paruelo et al. 1998). La elevación varía de 3000 m a nivel del mar con varias áreas de altitud intermedia a alta (p. ej., mesetas patagónicas del norte y sur como Somuncura, a ~ 2000 m), produciendo algunas de las transiciones bióticas más agudas conocidas (Quintanilla 1983; Veblen y Lorenz 1988).

El área de estudio fue elegida porque abarca la distribución de ambas especies estudiadas con un conjunto similar de variables ambientales (“región A” como se describe en Soberón y Peterson 2005), y siguiendo las indicaciones de Soberón y Peterson (2005) y Barve et al. (2011) para seleccionar una “región M” al modelar la distribución de especies, para incluir áreas accesibles a cada especie en un período de tiempo. Las especies de *Eligmodontia* tienen una presencia bien documentada en la zona, con información sobre su

distribución reciente y pasada (ver Pardiñas 1999; Udrizar Sauthier 2009; Formoso 2013; Andrade y Monjeau 2014; Andrade 2020; y la literatura allí citada).

5.2.2 Modelos de distribución potencial

Se eligió el algoritmo de máxima entropía (Maxent) porque genera resultados óptimos utilizando sólo puntos de presencia, como es este caso (Elith et al. 2006; Peterson et al. 2007). Se generaron modelos de Maxent para *E. morgani* y *E. typus*, con registros de presencia solamente obtenidos de análisis genéticos (Sikes et al. 1997; Hillyard et al. 1997; Lessa et al. 2010). Cabe aclarar que son diferentes a los sitios utilizados en el capítulo 4, los cuales no están diferenciados genéticamente, fueron identificados como sola unidad taxonómica (*Eligmodontia* spp.) y se utilizó como criterio de separación el oeste y este de los 70° O de longitud.

Del total de sitios identificados genéticamente se utilizó 25 % para datos de prueba, *random seed*, 1.000 iteraciones, 10 repeticiones, 10.000 *background* y la opción acumulativa como formato de salida siguiendo a Merow et al. (2013) y Phillips et al. (2006), dado que el resultado logístico de Maxent subestima en gran medida la probabilidad de ocurrencia en todo el núcleo del área de distribución de la especie y sobreestima la probabilidad de ocurrencia en regiones donde la especie nunca fue detectada (Royle et al. 2012).

5.2.3 Selección de variables ambientales

Se siguió aproximadamente la metodología utilizada en el capítulo 4.2. El punto de partida fue utilizar un total de 20 variables obtenidas de la base de datos WorldClim (versión 1.4, zona 43: Sudamérica) (www.worldclim.org), incluyendo elevación y 19 variables bioclimáticas, con una resolución de 30 segundos de arco ($0,93 \times 0,93 = 0,86 \text{ km}^2$), y una

proyección en WGS 1984 siguiendo a Hijmans et al. (2005). Las variables ambientales que combinan temperatura y precipitación (por ejemplo, Bio 8, 9, 18 y 19) fueron excluidas porque muestran extrañas anomalías espaciales en forma de discontinuidades extrañas entre píxeles vecinos (Escobar et al. 2014; Astorga et al. 2018).

En este análisis se utilizó el índice de vegetación ajustado de suelo modificado (MSAVI), porque en áreas con vegetación escasa la reflectancia de la superficie y los índices de vegetación están influenciados por el suelo expuesto (como es esta área donde se distribuyen estas especies de *Eligmodontia*, por eso se usó MSAVI para discriminar el uso del hábitat). Varios índices de vegetación incorporados con factores de ajuste del suelo, como SAVI, se diseñaron para reducir el impacto del brillo del suelo en las firmas espectrales del dosel y aumentar la sensibilidad del índice a las características biofísicas del dosel (Huete 1988; Qi et al. 1994; Huete et al. 2002). A diferencia de SAVI, que requiere que los usuarios especifiquen previamente el factor de ajuste del suelo L, la ecuación de MSAVI contiene un cálculo de L utilizando bandas rojas y NIR disponibles (Qi et al. 1994; Ji et al. 2014). Este índice se obtuvo procesando estas bandas a partir de una serie de imágenes satelitales MODIS, las imágenes MOD13Q1 con fechas entre 18-02-2000 y 04-03-2000, obtenidas de www.earthdata.nasa.gov. Las imágenes consecutivas de 16 días de diferencia se fusionaron utilizando el software Idrisi (Eastman 1990), lo que resultó en una capa con una resolución espacial de 250 m. Una vez generadas las imágenes, se re-proyectaron a WGS 1984 y se multiplicaron por un factor escalar (Ruano 2013). El índice MSAVI se generó utilizando la ecuación disponible en Qi et al. (1994), Ji et al (2014) con la calculadora ráster del software QGIS.

Se realizó un análisis exploratorio utilizando Maxent con el índice MSAVI y variables ambientales, utilizando tres enfoques diferentes: el primero que incluye ambas

especies de *Eligmodontia* juntas, combinando sus registros conocidos, genéticamente diferenciados como si se tratara de una sola especie (modelo A), un segundo y tercero para cada especie reconocida (modelo B para *E. morgani* y modelo C para *E. typus*), por separado. Varios estudios recomiendan minimizar la correlación entre predictores e identificar las formas de características apropiadas antes de la construcción del modelo, eliminando predictores altamente correlacionados usando análisis de correlación, algoritmos de agrupamiento, análisis de componentes principales o algún otro método de reducción de dimensión porque las características complejas creadas por Maxent a menudo ya son altamente correlacionados (Dormann et al. 2012; Owens et al. 2013; Nuñez Penichet et al. 2016, Simões et al). Por lo tanto, se realizó un análisis de correlación de Pearson con el paquete R v.3.4.3 (R Core Team 2017) entre las variables para cada modelo, con los valores de las variables ambientales para cada localidad de muestreo (utilizando la herramienta “Valores ráster a puntos” con el software QGis y luego utilizar estos valores para realizar un análisis de correlación). Se consideró alta una correlación de 0,8 (Dormann et al. 2012), y se utilizó la prueba Jackknife del análisis exploratorio de Maxent para seleccionar qué variables mostraron mayor aporte explicativo, considerando también aquellas con significación biológica para cada una de las especies estudiadas. Siguiendo este procedimiento para cada modelo, terminamos con un total de 11 variables seleccionadas que usamos en una segunda ejecución de análisis de Maxent con variables no correlacionadas.

Además, se generaron modelos preliminares usando tres multiplicadores de regularización (es decir, $\beta = 0.5, 1$ y 2), ya que se sabe que estos valores generan resultados diferentes (Warren y Seifert 2011; Radosavljevic y Anderson 2014), y usamos el área bajo la curva (AUC) como estimador del poder predictivo de cada modelo. Generalmente, los valores de AUC entre 0,5 - 0,7 se consideran de baja precisión, entre 0,7 - 0,9 como

predicciones razonables, y muy buenas predicciones son aquellas con valores superiores a 0,9 (Sweets 1988). Las predicciones del modelo se evaluaron utilizando el área bajo la curva (AUC) y las características operativas del receptor (Phillips et al. 2004, 2006) para los valores de entrenamiento y prueba (es decir, AUC_{Train} y AUC_{Test}), y presentamos los valores de AUC_{Test} ya que se cree que no sufren de los mismos problemas de sobreajuste que el primero (Warren y Seifert, 2011). Para analizar los modelos en busca de un posible sobreajuste, que da como resultado un AUC_{Train} alto pero valores de AUC_{Test} bajos, analizamos las diferencias de AUC (AUC_{Diff}) según lo propuesto por Warren y Seifert (2011), y recientemente utilizado por Gutiérrez et al. (2014), Giménez et al. (2015) y Ruiz Barlett et al. (2019). Estos valores de AUC_{Diff} se utilizaron para seleccionar los modelos finales que analizamos.

Los mapas para cada especie se generaron utilizando los valores medios proporcionados por Maxent, que representan los valores de idoneidad, en un rango de 100-75 para la predicción más alta, 75-50 para una predicción alta, 50-25 para una predicción media, 25-10 para una predicción baja, 10-1 para una predicción muy baja y 1-0 para una predicción nula (Martin 2010; Schiaffini et al. 2013; Giménez et al. 2015). Como en los modelos predictivos del capítulo anterior, se eligieron valores medianos porque representan una caracterización estadística más robusta que la media, especialmente para la función de densidad de probabilidad de una población biológica, que tiene un límite inferior natural de cero. El uso de la mediana asegura que los valores anormalmente grandes en la cola de la distribución no desvíen el valor "típico" de la distribución, como lo harían en el caso de la media (Feller 1967). Se evaluaron los mapas con el AUC_{Diff} más alto para ambas especies juntas y cada especie por separado, en base a la experiencia de campo, mapas de distribución de especies (por ejemplo, Lanzone et al. 2015) y tipos de hábitat donde se sabe que existen especies (León et al. 1998; Pardiñas et al. 2003; Formoso 2013). Finalmente, se generó un

mapa que muestra la superposición entre ambas especies, utilizando valores de 0 o 1 para valores acumulativos entre 0% y 50%, y de 51% a 100%, respectivamente, combinándolos con la Calculadora Raster en QGIS (QGIS Development Equipo 2011).

Se realizó un diagrama de dispersión para visualizar la distribución de especies en el espacio ambiental, entre los valores de la temperatura promedio anual (Bio 1) vs. la precipitación anual (Bio 12) de los sitios de presencia de las especies, sobre un fondo del área de estudio. De esta forma se puede observar de forma preliminar el rango de temperatura y precipitación en el que se distribuye cada especie.

5.3 Resultados

Obtuvimos un total de 65 registros para *Eligmodontia*, 29 sitios de presencia identificados a partir de muestras genéticas de *E. morgani* y 36 para *E. typus* (ver Apéndice 4). Los 3 modelos de distribución generados con todos los sitios tomados juntos y por separado para cada especie demostraron ser buenos modelos predictivos con valores de AUC_{Test} entre 0,891 y 0,778. El modelo con el AUC_{Diff} más bajo para todos los registros y cada especie por separado tuvo un β de 1 (valores de 0.052, 0.02 y 0.061 para ambas especies combinadas, *E. morgani* y *E. typus*, respectivamente), pero después de una inspección detallada de los mapas generados elegimos aquellos con un β de 2 (valores de 0.061, 0.027 y 0.067 para todos, *E. morgani* y *E. typus*, respectivamente), que tenían valores similares y presentaron lo que creemos son mejores interpretaciones de la distribución de especies. Se encontró una clara separación en la distribución de ambas especies, en correspondencia estrecha con indicadores de precipitación y temperatura. Las áreas adecuadas para *E. typus* están cercana a la costa atlántica, ambientes más secos y cálidos, mientras que *E. morgani* parece tener áreas más adecuadas en la Patagonia central y las partes más elevadas de la

meseta de Somuncura, es decir ambientes más húmedos y fríos. Los análisis también muestran que diferentes variables contribuyeron a la distribución modelada de cada especie (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Estimaciones heurísticas de la contribución relativa de las variables ambientales (en porcentaje) para los modelos generados para ambas especies analizadas juntas y cada especie analizada por separado. Bio2 = rango diurno medio; Bio3 = isothermalidad; Bio 4 = estacionalidad de la temperatura; Bio5 = Temperatura máxima del mes más cálido; Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío; Bio 7 = rango anual de temperatura; Bio 11 = Temperatura media del período más frío; Bio 12 = precipitación anual; Bio14 = Precipitación del mes más seco; Bio 15 = estacionalidad de la precipitación; MSAVI = Índice de vegetación ajustado por suelo modificado. Para cada uno de los modelos se presentan los valores de porcentaje (%) y permutación de la variable (es decir, información no presente en el resto de las variables; P). Las variables con las puntuaciones más altas para % y P se indican en negrita.

| <i>E. morgani + E. typus</i> | | | <i>E. morgani</i> | | | <i>E. typus</i> | | |
|---|-------------|-------------|-------------------|---------------|-------------|-----------------|---------------|-------------|
| Variable | % | P | Variable | % | P | Variable | % | P |
| Bio12 | 26.6 | 9.3 | Bio11 | 51 | 63.7 | Bio12 | 39.9 | 41.2 |
| MSAVI | 21.4 | 19.1 | Bio5 | 15.3 | 1.6 | MSAVI | 22 | 25.4 |
| Bio4 | 20.6 | 8.9 | Bio15 | 11.7 | 13.1 | Bio5 | 19.9 | 6.2 |
| Bio5 | 19.8 | 26.5 | Bio7 | 11.1 | 2 | Bio6 | 7.8 | 9.1 |
| Bio15 | 4.8 | 11.3 | Bio3 | 4.5 | 3.7 | Bio2 | 6.9 | 7.9 |
| Bio3 | 3.7 | 14 | Bio12 | 3.9 | 14.3 | Bio15 | 1.8 | 7.5 |
| Bio2 | 1.7 | 3.1 | MSAVI | 2.4 | 1.6 | Bio3 | 1.1 | 1.6 |
| Bio6 | 0.8 | 2.1 | | | | Bio14 | 0.6 | 1.2 |
| Bio14 | 0.6 | 5.8 | | | | | | |
| % explicado por las dos variables más importantes | 48 | | | 66.3 | | | 61.9 | |
| % explicado por variables superiores al 10% | 88.4 | | | 89.1 | | | 81.8 | |
| AUC _{diff} | 0,06 | | | 0,02 | | | 0,06 | |
| Test AUC | 0,778±0.041 | | | 0.867 ± 0.041 | | | 0.827 ± 0.055 | |

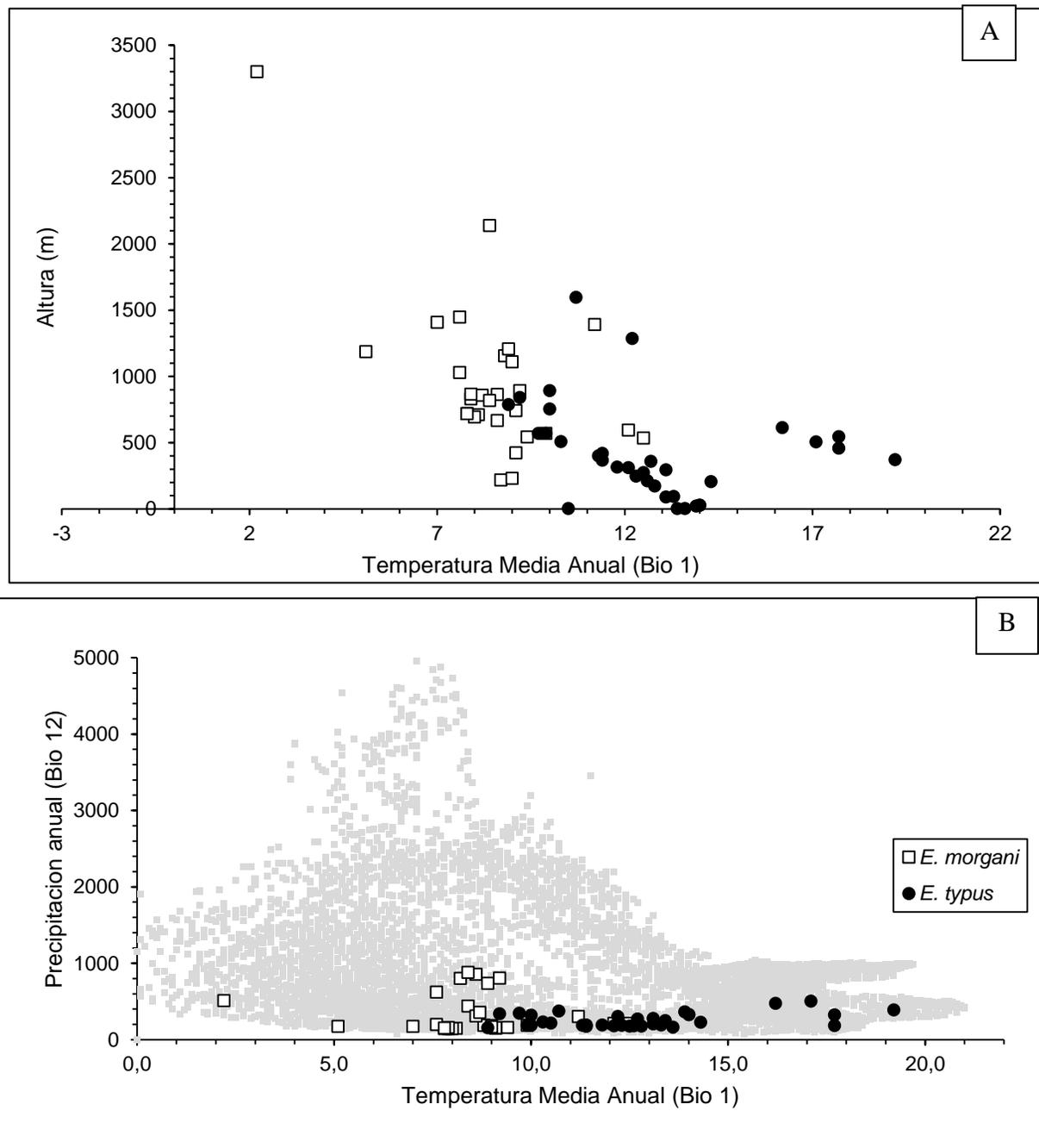


Figura 5.1. (A) Rango de altitud versus temperatura media anual a partir de registros de *E. morgani* (cuadrados blancos) y *E. typus* (círculos negros), y (B) distribución de ambas especies en el espacio ambiental, con datos de background en gris, utilizando valores de temperatura media anual (BIO1) versus precipitación anual (BIO12)

Los registros de ocurrencia marginal de *E. morgani* oscilan entre 34,18 y 48,99 grados sur y 66,31 y 71,73 grados oeste, mientras que los de *E. typus* oscilan entre 28,86 y

47,86 grados sur, y entre 62,62 y 70,56 grados oeste. Nuestras muestras mostraron una segregación altitudinal entre especies, con *E. morgani* viviendo en un rango de 220 a 3300 m, y *E. typus* viviendo desde el nivel del mar hasta 1600 m (Figura 5.1A).

Las especies están presentes en áreas donde la precipitación anual es menor a 930 mm para *E. morgani* (promedio de 354 mm) y 500 mm para *E. typus* (promedio de 294). *E. morgani* está presente en áreas con una temperatura promedio anual de 8.6 °C (rango entre 20,4°C a -5.5 °C) y *E. typus* en áreas con temperatura promedio anual de 13.4 °C (rango entre 27.9 °C a 1.3 °C (Figura 5.1B). Las temperaturas promedio máxima y mínima son claramente distintas para *E. morgani* y *E. typus*, con valores medios máximos de 14,1 °C y 20,3 °C, respectivamente, y valores medios mínimos de 3,1 °C y 7,1 °C respectivamente (apéndice 5).

El modelo de distribución potencial generado combinando ambas especies de *Eligmodontia* muestra una concentración de áreas de alta predicción en la Patagonia central, especialmente en la provincia central de Chubut, y centro-norte de Santa Cruz y Río Negro (Figura 5.2A), consistente con las áreas de las localidades de cada especie y sus modelos cada vez más cercanos y superpuestos, respectivamente. Otras áreas de alta predicción en este modelo combinado se superponen con áreas de alta predicción para *E. typus* (Figura 5.2C), especialmente hacia la distribución central y oriental en la provincia de Chubut y el norte de la provincia de Santa Cruz. En cuanto a los modelos generados para cada especie, de forma independiente, las áreas de idoneidad alta a media (aquellas por encima del 50%) apenas se superponen, haciéndolo sólo en áreas del sur de Chubut y provincias centro-norte de Santa Cruz (similares a las del modelo combinado) (Figura 5.2). Las áreas adecuadas para la presencia de *E. morgani* se concentran a lo largo de las áreas altas de la meseta de Somuncurá, provincia centro-occidental de Chubut y Santa Cruz (Figura 5.2B).

Contrariamente a esto, las áreas aptas para *E. typus* se ubican en la Patagonia oriental, en áreas correspondientes a la ecorregión Monte de Llanuras y Mesetas, claramente en altitudes más bajas y más cercanas al océano Atlántico (Figura 5.2C).

Las áreas con alta idoneidad ambiental (> 50) para ambas especies de *Eligmodontia* se ubican al sur de la Patagonia, a lo largo de valles fluviales con condiciones mixtas altitudinales y de cobertura vegetal (el Erial descrito por León et al. 1998), entre 45° y 50° . Las áreas ambientales adecuadas para *E. morgani* se concentran principalmente en la Patagonia central y occidental, y en la Patagonia central y oriental para *E. typus*, con poca superposición entre las especies (Figura 5.3). Al comparar los modelos de distribución generados entre especies y un modelo de elevación digital (DEM), las áreas adecuadas para *E. morgani* se encuentran en áreas de altitud media y alta en las mesetas occidental y central, mientras que las de *E. typus* se concentran principalmente cerca del nivel del mar en la costa, y siguiendo los valles fluviales y otras áreas de baja altitud hacia el oeste (Figura 5.4).

Los análisis de las contribuciones de las variables ambientales a cada uno de los modelos son diferentes entre especies, y también cuando se modelan juntos. En el modelo generado con ambas especies (modelo A), la precipitación anual (Bio 12) y el MSAVI (índice de vegetación ajustado por suelo modificado) son las dos variables más importantes (estacionalidad de la temperatura (Bio 4) y temperatura máxima del mes más cálido (Bio5) siguen de cerca), mientras que la temperatura máxima del mes más cálido (Bio 5) es la variable con mayor información no contenida en el resto (Tabla 5.1). La variable más importante en el modelo generado para *E. morgani* fue la temperatura media del cuarto más frío (Bio 11) con una contribución superior al 50% y siendo también la variable con mayor información no contenida en el resto. Las variables más importantes para *E. typus* fueron precipitación anual (Bio 12), MSAVI y temperatura del mes más cálido (Bio 5), mientras que

Bio 12 también fue la variable con más información no contenida en el resto (Tabla 5.1). Solo 7 variables explicaron más del 98% de los modelos generados para cada especie individualmente y ambas especies combinadas, mientras que 4 (modelo para ambas especies y *E. morgani*) y 3 (modelo para *E. typus*) variables ambientales con valores superiores al 10% explicaron más del 81% de los modelos (Tabla 5.1).

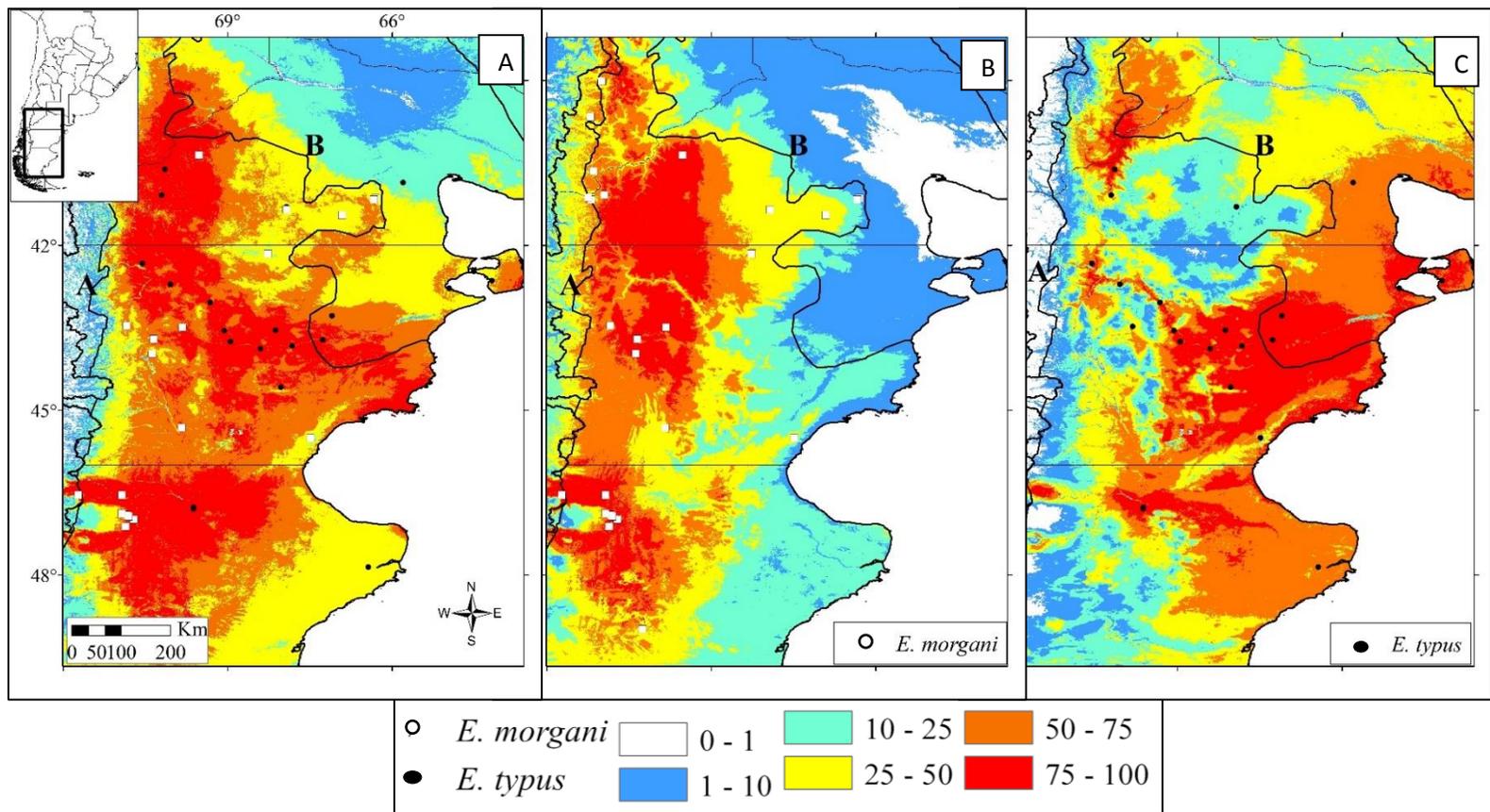


Figura 5.2. Modelos de distribución potencial generados para: A- ambas especies de *Eligmodontia*. B- *E. morgani*, C- *E. typus*. Las líneas negras marcadas con A y B representan el límite oriental de los bosques subantártico-patagónicos, y la estepa patagónica.

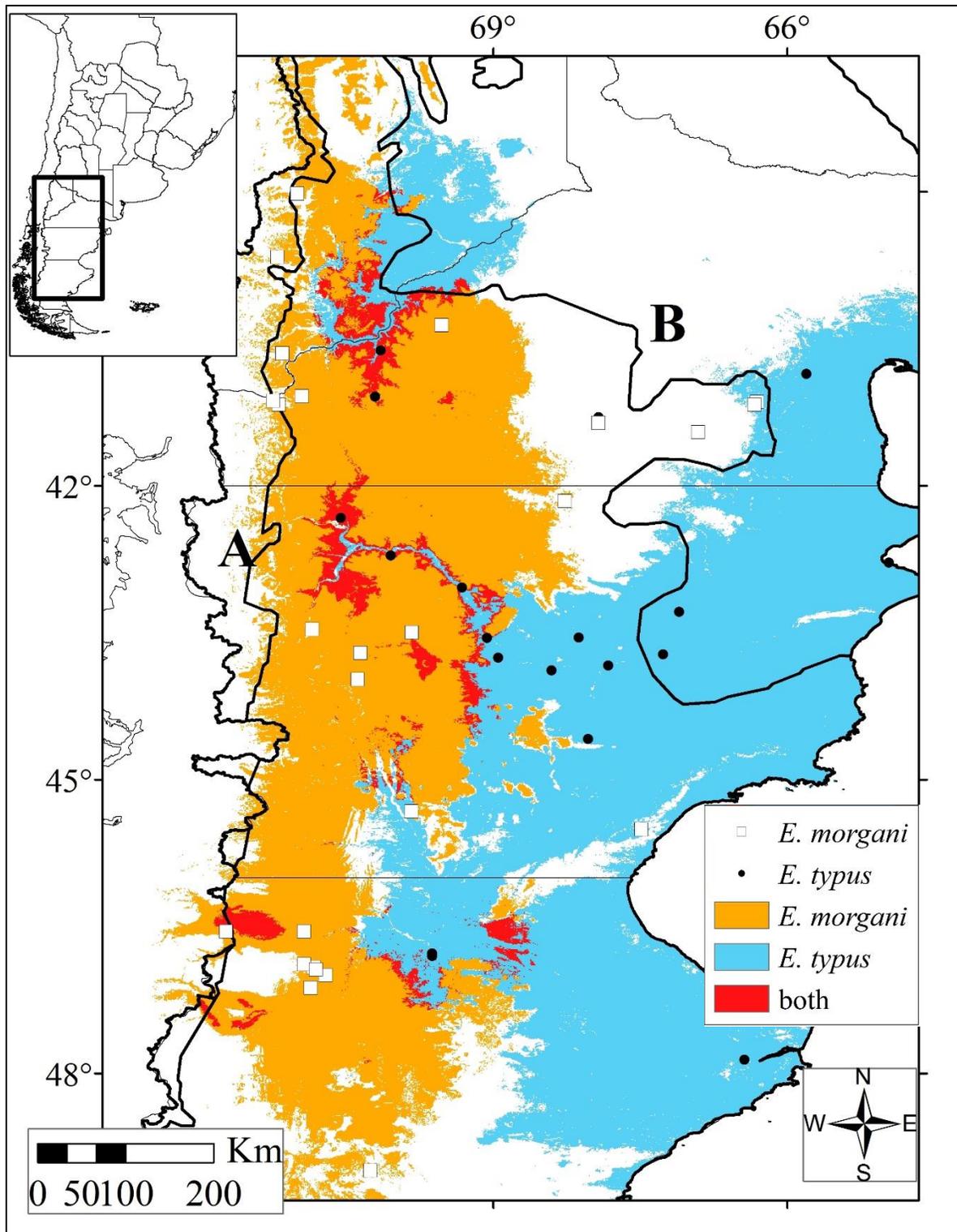


Figura 5.3. Zonas con alta idoneidad ambiental (> 50%) para las dos especies de *Eligmodontia* estudiadas: el área de *E. morgani*, representado en naranja, y *E. typus*, en celeste. En color rojo indica las áreas donde hay superposición de sitios de alta idoneidad para ambas especies. Los cuadrados blancos representan los sitios de presencia para *E. morgani* y los puntos negros para *E. typus*. Las líneas negras marcadas con A y B representan el límite oriental de los bosques subantártico-patagónicos y la estepa patagónica sensu Burkart et al. (1999), respectivamente.

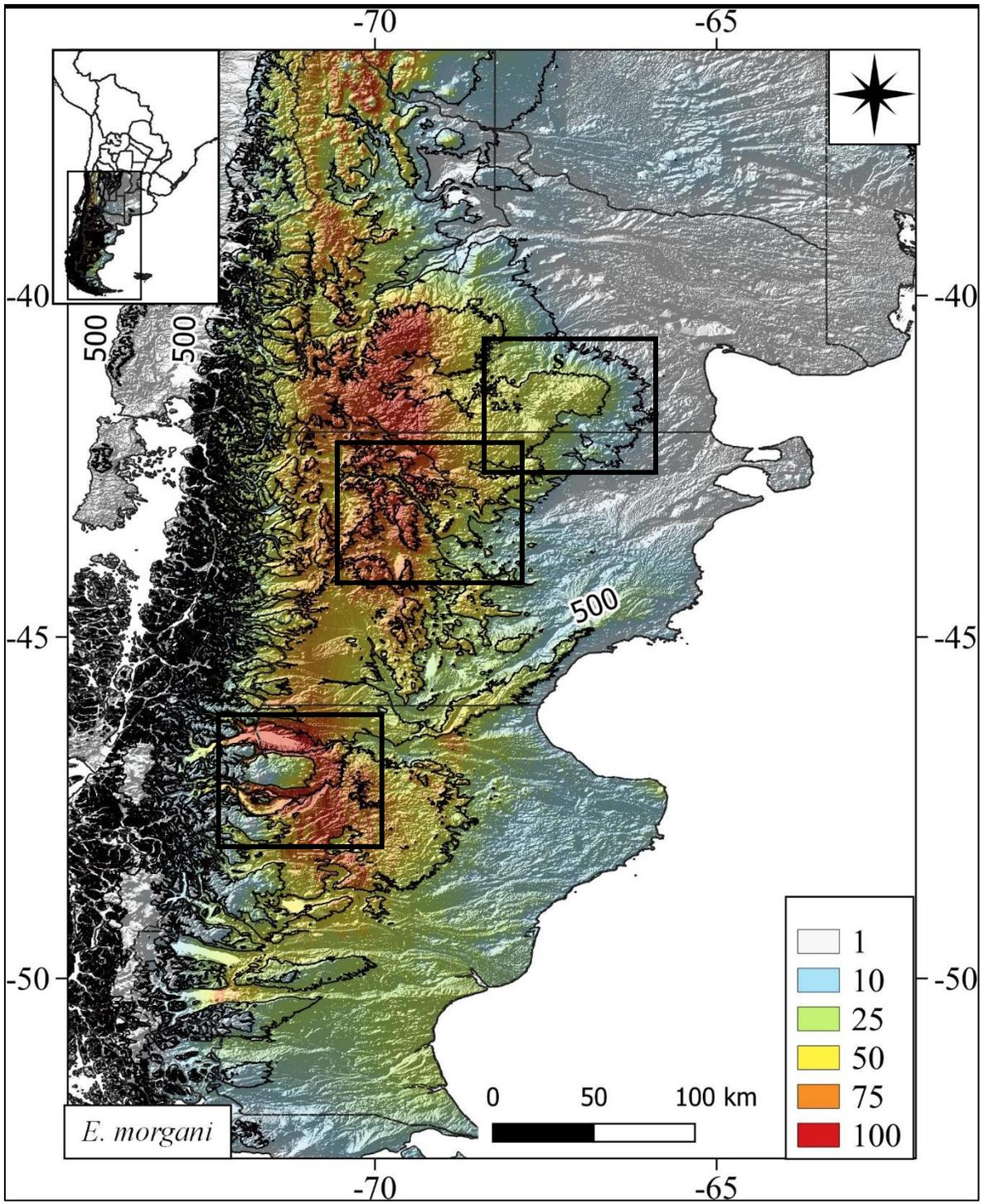


Figura 5.4. A *E. morgani*

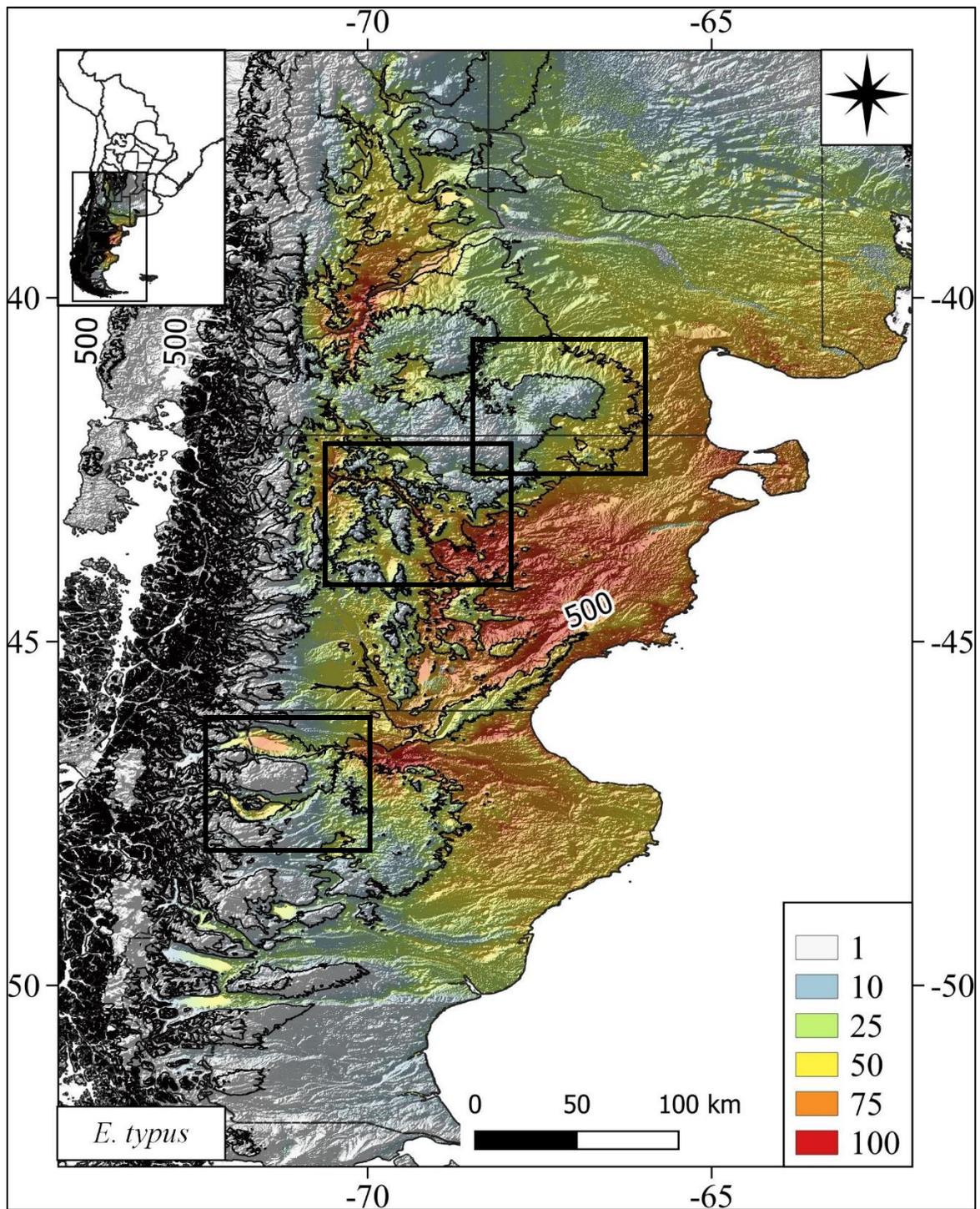


Figura 5.4 B *E. typus*

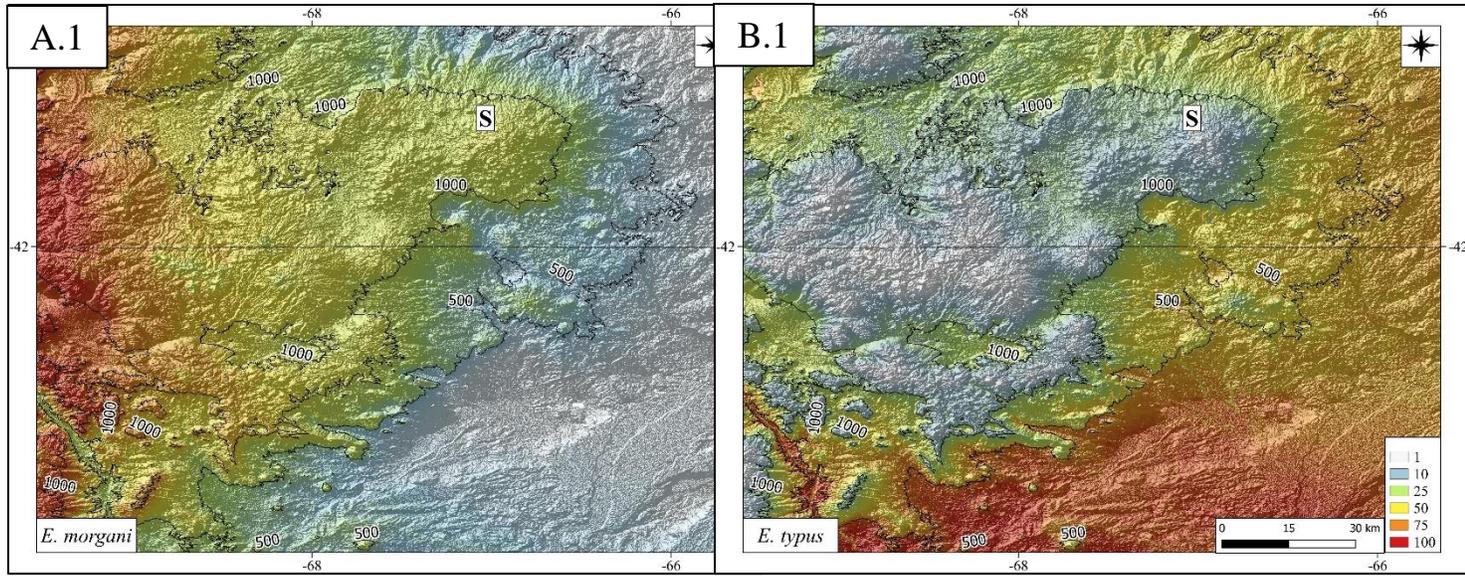


Figura 5.4 Area ampliada 1

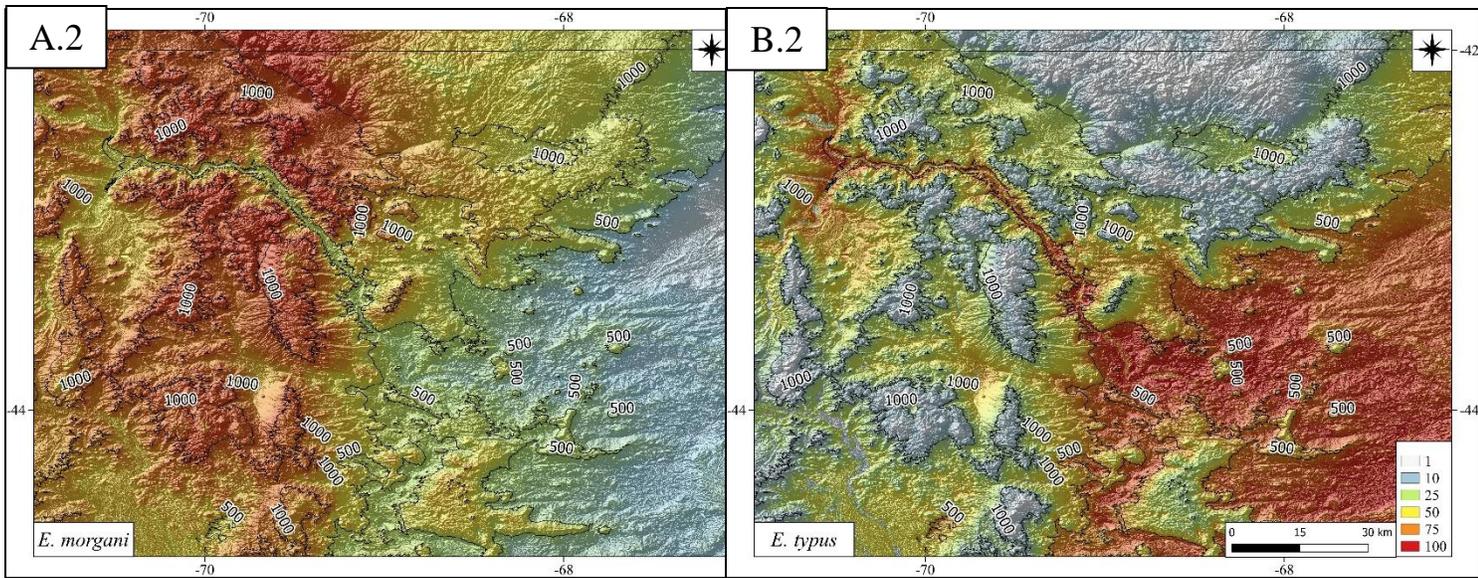


Figura 5.4 Area ampliada 2

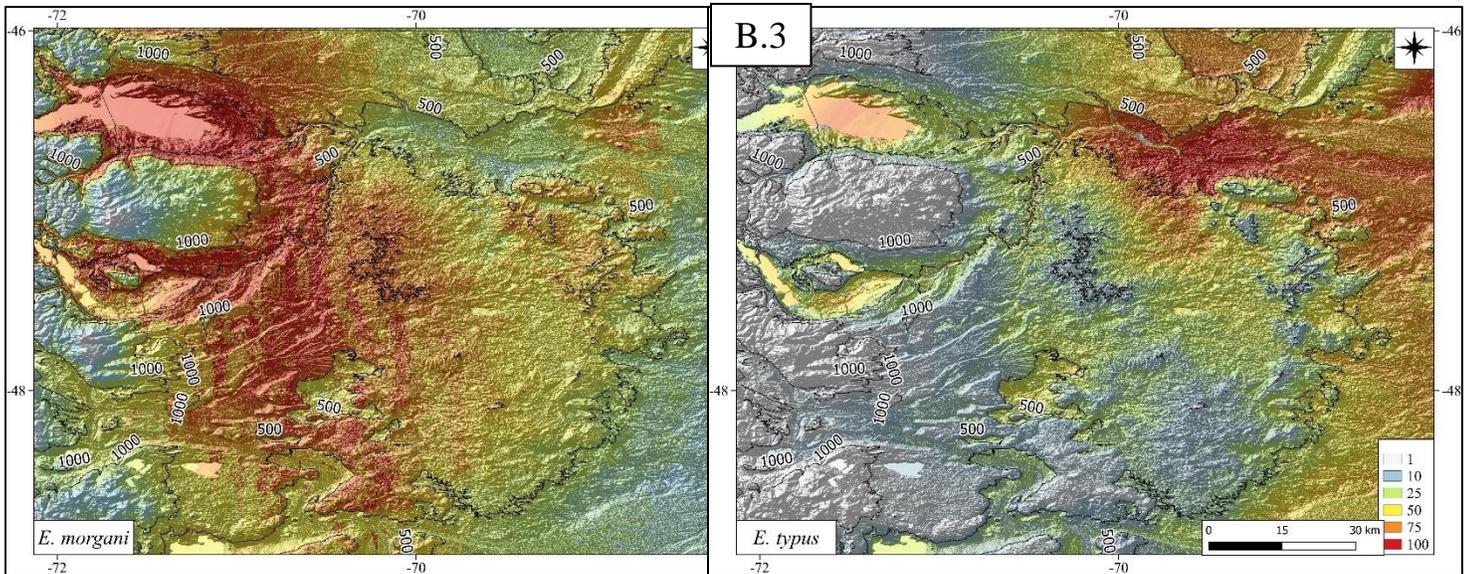


Figura 5.4 Area ampliada 3

Figura 5.4. Áreas extendidas de los modelos de distribución generados con la superposición de un modelo de elevación digital (MDE) y curvas de nivel. S representan la meseta de Somuncura. A: modelo de *E. morgani*, B: modelo de *E. typus*. Áreas extendidas: 1: altiplano Somuncurá (S), 2: río Chubut, 3: norte de la provincia de Santa Cruz.

5.3.1 Selección de hábitat de especies

Utilizamos el concepto de Johnson (1980) para comparar hábitats seleccionados entre *E. morgani* y *E. typus*, en los que los hábitats y sus componentes se utilizan de manera desproporcionada a su disponibilidad. Esto es diferente al concepto de preferencia, que resulta de elegir un hábitat si se ofrece en igualdad de condiciones con los demás.

Para cada temperatura encontrada en el mapa, definimos la selección de especies s para la temperatura T , como una variable estocástica:

$$preference(s, T) = M_i(s, r) \text{ such that } i \in U(T)$$

donde los sitios i están en el subconjunto $U(T)$ del mapa donde T es la temperatura media del cuarto más frío (Bio 11) o la temperatura máxima del mes más cálido (Bio 5). La variable M es la mediana dada por el algoritmo de Maxent, como se describe, de las especies s calculadas en la regularización r ($r = 2$ utilizado en todo este análisis). La selección se puede

normalizar como un porcentaje y caracterizarse por su distribución de probabilidad. En la Figura 5.5 se muestran ejemplos de estas funciones, para ambas especies y para 1 °C y 5 °C para Bio 11 y 21 °C y 27 °C para Bio 5, elegidas porque muestran la selección característica de *E. morgani* y *E. typus*. Un pico en un cierto valor en una de estas distribuciones de probabilidad significa que la especie correspondiente ocuparía esa fracción de todos los sitios con dicha temperatura Bio 11 o Bio 5.

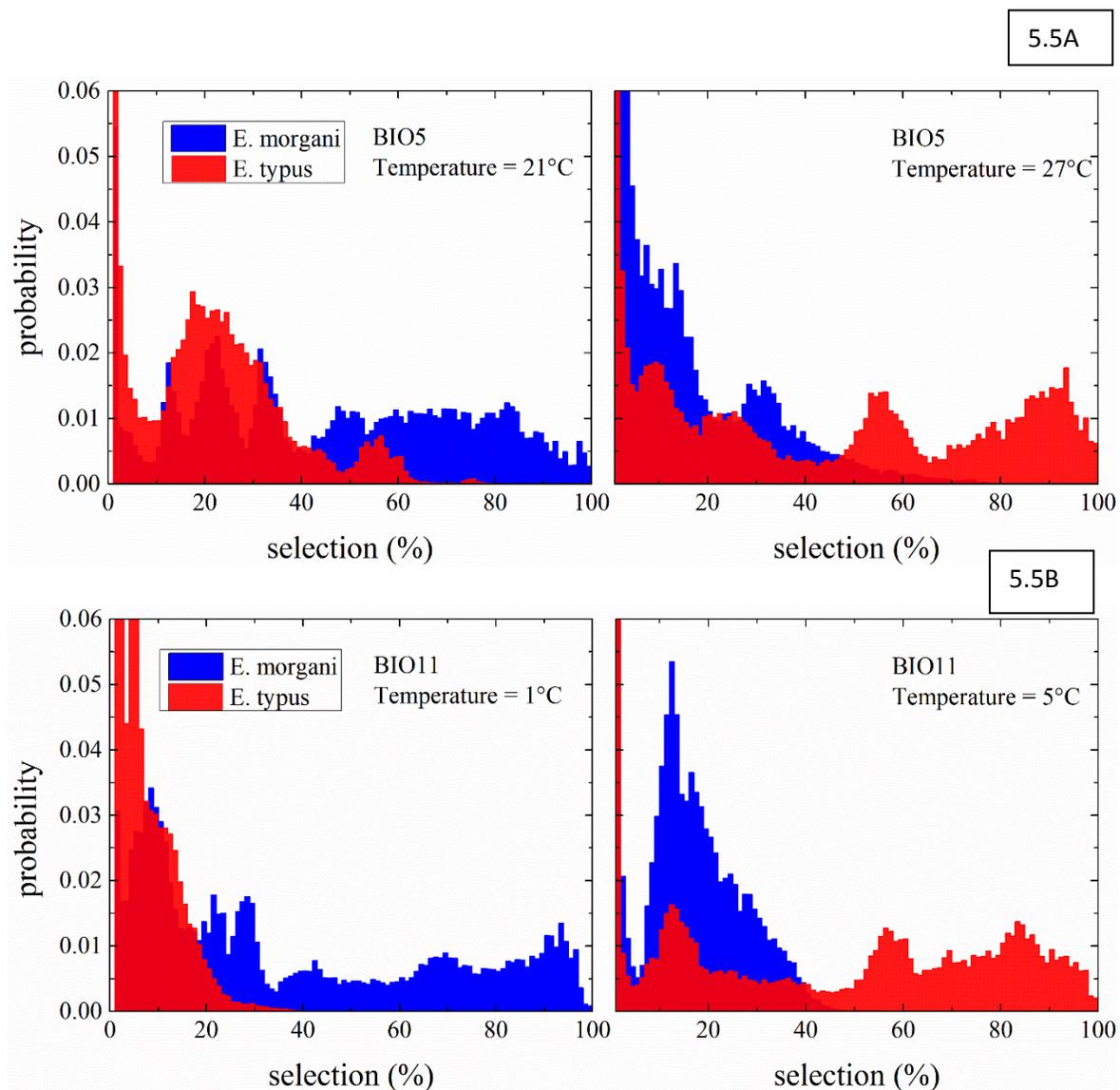


Figura 5.5. Distribución de probabilidad de la selección de hábitat, para ambas especies, correspondiente a dos temperaturas, como se muestra para Bio 5 (A) y Bio 11 (B).

Para Bio 5, los histogramas correspondientes a 21 °C (Figura 5A, izquierda) muestran que estos sitios son los preferidos por *E. morgani* más que por *E. typus*. Por otro lado, los histogramas de 27 °C (Figura 5.5A, derecha) muestran que estos sitios son los preferidos por *E. typus*. Para Bio 11, los histogramas correspondientes a 1 °C (Figura 5.5B, izquierda) muestran que estos sitios son los preferidos por *E. morgani* más que por *E. typus*. Por otro lado, los histogramas de 5 °C (Figura 5.5B, derecha) muestran la selección por *E. typus*. Sin embargo, se observa que los picos en estas distribuciones de probabilidad son amplios, e incluso multimodales, lo que refleja el hecho de que Bio 5 y Bio 11 son solo dos de las varias variables que entran en el cálculo de Maxent de la distribución potencial. En otras palabras, el hecho de que permitan distinguir las dos especies muestra que son un proxy razonable para la selección, pero que las otras variables utilizadas en el cálculo de Maxent también juegan un rol importante.

Estas distribuciones de probabilidad claramente no son gaussianas o incluso unimodales, por lo que es difícil caracterizarlas por un solo parámetro para una representación más compacta de la selección en función de la temperatura. Un enfoque alternativo es el uso de la distribución potencial sumada sobre el subconjunto de sitios de una temperatura determinada, con la fórmula:

$$R(s, T) = \sum_{i \in U(T)} M_i(s, r)$$

Esta variable proporciona una visualización más simple de la selección de especies, alternativa a los histogramas, que mostramos en la Figura 5.6 como esferas de radio R, para ambas especies y para un conjunto de temperaturas. Analizadas de esta manera, ambas

especies aparecen confinadas a un rango de 15 °C: entre 15 °C y 30 °C de la temperatura máxima del mes más cálido (Bio 5, Figura 5.6.A); y un rango de 12 °C: entre -2 °C y 10 °C de la temperatura media del cuarto más frío (Bio 11, Figura 5.6.B). La función normalizada correspondiente $R(T)$ para ambas especies, en función de la temperatura, se muestra en la Figura 5.7, derecha (para Bio 5) y la Figura 5.7, izquierda (para Bio 11). En el caso de Bio 5, nuestro análisis muestra que *E. morgani* prefiere sitios con un pico de 22 °C y *E. typus* prefiere sitios con un pico más cálido de 25 °C, y toda la distribución se desplazó hacia temperaturas más cálidas. *E. morgani* muestra una selección más amplia en su distribución, cubriendo un rango entre 10 °C y 35 °C. *E. typus* está ausente o es muy escaso cuando las temperaturas están por debajo de los 15 °C.

La especie *E. morgani* prefiere sitios con Bio 11 en un rango de 1 °C a 2 °C, con una distribución de probabilidad en forma de campana. Por otro lado, *E. typus* presenta una selección más amplia en su distribución, en un rango entre 4 °C y 8 °C, con una media de 5,2 °C.

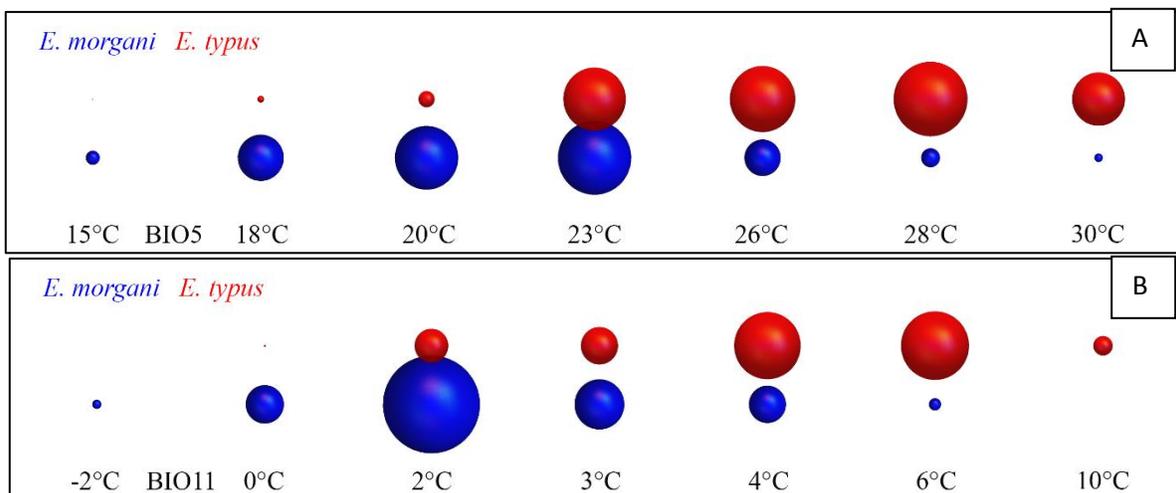


Figura 5.6 Selección de hábitat representada como el radio de esferas, para varias temperaturas de la variable Bio 5 (A) y Bio 11 (B).

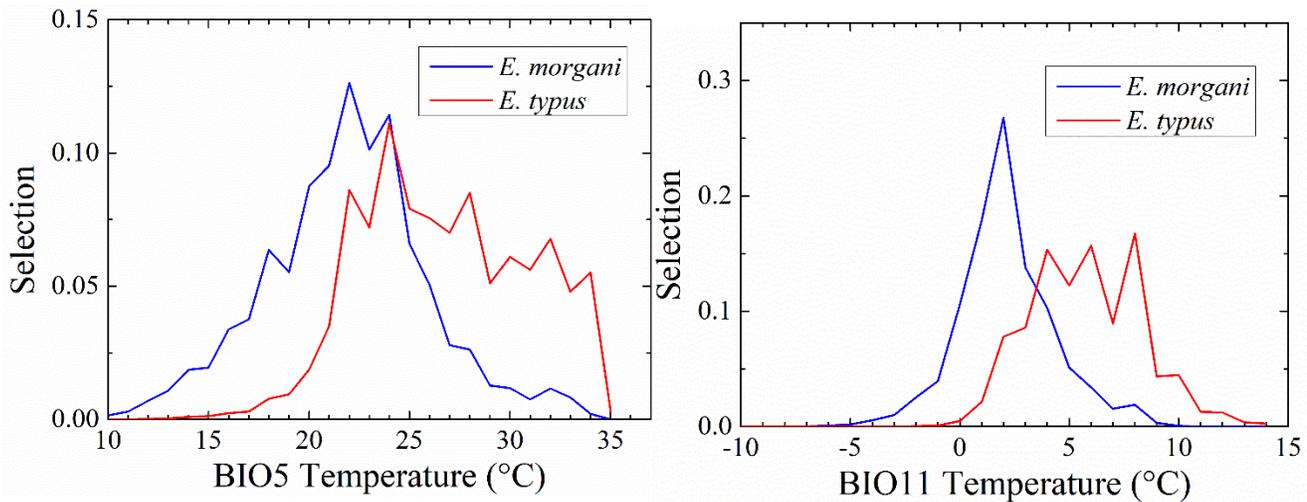


Figura 5.7. Preferencia total normalizada $R(T)$ para ambas especies para las variables Bio5 (izquierda) y Bio11 (derecha).

5.4 Discusión

Los modelos predictivos desarrollados a partir de registros de presencia (cuya determinación específica inequívoca fue corroborada por estudios genéticos) muestran una clara segregación de hábitat entre ambas especies a partir de diferente tolerancia a la temperatura.

Los modelos para cada especie por separado son bastante consistentes con una sola variable ambiental necesaria para explicar $> 40\%$ de sus distribuciones potenciales, incluso después de usar solo registros genéticamente diferenciados. El modelo generado con ambas especies combinadas mostró la necesidad de 4 variables que contribuyan casi por igual al modelo, mientras que los modelos para especies individuales respondieron altamente a una sola variable (tabla 5.1). Los datos obtenidos muestran que el modelo de distribución potencial de *E. morgani* está condicionado principalmente por una variable de temperatura (temperatura media del cuarto más frío, Bio 11), mientras que el modelo para *E. typus* está

condicionado principalmente por una variable de precipitación (precipitación anual, Bio 12) (Tabla 5.1). Esto concuerda con las características geográficas de las ecorregiones donde habitan ambas especies, *E. morgani* en la estepa patagónica con sus bajas temperaturas y heladas durante todo el año, y *E. typus* en el Monte de Llanuras y Mesetas donde la precipitación es el principal factor limitante (Paruelo et al. 1998).

El modelo generado para *E. typus* muestra que la especie se distribuye en la ecorregión Monte de Llanuras y Mesetas, y porciones este y sur de la estepa patagónica, donde la especie se encuentra mayoritariamente entre 40 ° y 50 ° Sur, superponiéndose en áreas donde se encuentra *E. morgani* (Figura 5.3). *E. typus* está presente principalmente en áreas bajas con suelo desnudo y hábitats secos, donde la temperatura media anual puede alcanzar los 13,4 °C y los meses más fríos están cerca de los 7,1 °C (Apéndice 5). Estos promedios están claramente por encima de los encontrados para *E. morgani*, para lo cual encontramos una temperatura media anual promedio de 8.6 °C, y una temperatura mínima promedio de 3.1 °C. Los gráficos de las figuras 5.6 y 5.7 indicarían que *E. typus* resistiría mejor temperaturas más elevadas que *E. morgani*. El uso de MSAVI en nuestros modelos permitió una mejor discriminación de los parches de suelo desnudos que se encuentran más comúnmente en el Monte de Llanuras y Mesetas, y que aparentemente son seleccionados por *E. typus*. Esto concuerda con Mares et al. (2008), quien mencionó que la especie vive en el oriente argentino a través de los pastos y matorrales de la Pampa a través de las tierras bajas patagónicas, pero no hasta las estribaciones de los Andes. El modelo muestra que las áreas de mayor selección para *E. morgani* se encuentran principalmente en la Patagonia occidental, al este del límite de los bosques subantárticos (Bosques Patagónicos ecorregión sensu Burkart et al. 1998) (línea A en las Figuras. 5.3), y el centro de la estepa patagónica, extendiéndose sólo escasamente a las áreas óptimas modeladas para *E. typus* (Figura 5.3).

Estos modelos son diferentes a los generados en el capítulo 4 de esta tesis, donde se modelaron distribuciones más restringidas para cada especie, con un rango geográfico más estrecho, con poca o ninguna superposición entre ellas. La distribución modelada mediante datos confiables, como son las identificaciones genéticas de las especies, que además se distribuyen en todo el rango geográfico, presentan indicadores de validación que las califican como altamente confiables y son notoriamente más eficientes que aquellas generadas a partir de registros dudosos, como los del capítulo 4 ya que se realizó una separación entre especies a partir de sitios de individuos basándose sólo en un criterio de separación según la ubicación hacia el oeste o este de los 70° de longitud. Como lo comprobaron Jayat y Pacheco (2010) en un estudio similar utilizando dos sets de datos, confiables y dudosos, de esta manera estos mapas generados muestran ser más confiables. Estas diferencias y las que existen entre las variables ambientales muestran la importancia de seleccionar localidades basadas en la distribución de especies y el área de extensión, con una idea clara de los objetivos detrás del modelado (por ejemplo, distribución potencial, factores ambientales limitantes, superposición de especies). En este sentido, el área de superposición en la extensión sur de ambas especies parece extraña, porque el clima es más extremo en la Patagonia austral. Sin embargo, esto podría ser el resultado de condiciones apropiadas del que favorecen la separación espacial de ambas especies, al tiempo que les permiten coexistir. También esperamos que esta segregación espacial vaya acompañada / acoplada con cambios en el tamaño y peso promedio de estas especies, mejorando la separación entre individuos más grandes y más pequeños de *E. morgani* y *E. typus*, respectivamente. Por otro lado, una tendencia a un tamaño más grande (y peso asociado) en *E. typus* sería una respuesta “típica” después de un gradiente clinal, especialmente hacia el sur, donde sería aún más difícil

separarse de *E. morgani* características morfológicas y morfométricas. Hasta donde sabemos, ningún análisis ha puesto a prueba estas hipótesis.

Este estudio muestra que *E. morgani* está presente en áreas áridas con mayor elevación y temperaturas más bajas en los meses fríos que las aparentemente toleradas por *E. typus*. Estos resultados coinciden con Hillyard et al. (1991), Kelt y col. (1991) y Mares et al. (2008), quienes concluyeron que *E. morgani* está más restringido a la Patagonia occidental, mientras que *E. typus* está presente en la Patagonia central y oriental sensu lato, y es abundante a lo largo de la costa atlántica. En los modelos obtenidos, el límite marginal al este de *E. morgani* se encuentra en la meseta de Somuncura (Figura 5.4), un área natural protegida ubicada en el centro-sur de la provincia de Río Negro y norte de la provincia de Chubut, con excepcionales condiciones geográficas, características botánicas y zoológicas (Sikes et al. 1997; Hillyard et al. 1997).

Somuncura es un área con extensos parches dentro de una matriz de zonas de transición, entre la estepa patagónica y pastizales de altura, y entre la estepa patagónica y el Monte de Llanuras y Mesetas (Forman y Godron 1986). Esta zona tiene mesetas y cerros que se acercan a los 1900 m sobre el nivel del mar, siendo un área con condiciones ambientales favorables para la presencia de *E. morgani* pero muy bajas para la presencia de *E. typus*. A medida que aumenta la altitud y disminuye la temperatura, aumenta la idoneidad ambiental de *E. morgani*; lo contrario se observó en los modelos generados para *E. typus*, donde la idoneidad del hábitat aumenta a altitudes más bajas (Figura 5.2). Los valores de MSAVI en los sitios de presencia de *E. typus* varían de -0,2 a 0,2, lo que implica que la idoneidad de la especie aumenta en áreas de cobertura vegetal muy baja (los valores de MSAVI más cercanos a 0 indican áreas más grandes sin vegetación).

Aunque *Eligmodontia* como género siempre se ha asociado con áreas de suelo desnudo o de baja cobertura, este trabajo señala una diferencia sustancial entre las especies *E. morgani* y *E. typus*, en la que esta última especie parece seleccionar más áreas abiertas (o desérticas) que parcialmente simpátricas donde aumenta la presencia de *E. morgani*. Da Silva (2011) encontró al menos 4 sitios donde se da simpatría entre *E. morgani* y *E. typus*, pero aclara que no siempre se da sintopía (ocurrencia en el mismo hábitat), en el noroeste patagónico (Río Negro y Chubut), región donde se da una inter-digitación entre las biozonas del oriente (ocupado por *E. typus*) y el occidente (ocupado por *E. morgani*) dependiendo de la elevación (Hillyard et al. 1997). También encontró simpatría en el sureste patagónico (costa atlántica de Chubut y Santa Cruz), donde la altitud no es la usual para que habite *E. morgani*, pero probablemente las condiciones climáticas más extremas hacen que sea un área propicia para que también habite. Coincide, además, que *E. morgani* tiene mayor fidelidad a las zonas altas de las mesetas mientras que *E. Typus* posee mayor labilidad, lo cual permite que esta especie habite en ambientes heterogéneos que van desde tierras bajas, zonas habitadas comúnmente por esta especie, a tierras de alrededor de 600 m.s.n.m., aunque aquí su presencia es escasa (Da Silva 2011).

Estudios basados en citogenética (Kelt et al. 1991; Ortells et al. 1989; Tiranti 1997; Zambelli et al. 1992), morfología (Sikes et al. 1997) y datos moleculares (Hillyard et al. 1997; Lessa et al. 2010) han permitido una mejor comprensión de la distribución geográfica de las especies de *Eligmodontia*. Estos estudios demostraron claramente la presencia de 2 especies diferentes de *Eligmodontia* en el cono sur, proporcionando datos sobre las relaciones ecológicas de *E. morgani* con *E. typus* en la región (Mares et al. 2008).

Aunque *E. morgani* presenta una distribución austral en Chile y Argentina y superpone su rango geográfico con *E. typus* en parte de la estepa patagónica (Hillyard et al.

1997), las áreas donde ambas especies se superponen se modelan a escala regional, que se puede predecir con una precisión aceptable utilizando únicamente variables de precipitación y temperatura, un resultado similar al alcanzado por Monjeau et al. (1997, 1998). Al pasar de una escala regional a una local, es probable que los indicadores climáticos pierdan variabilidad (es decir, la temperatura y la precipitación son iguales en cada píxel), y es en esta escala donde las variables "locales" se vuelven indicadores más importantes que variables climáticas. En algunas áreas, encontramos que pequeñas distancias horizontales pueden tener grandes diferencias de altitud, que pueden no diferenciarse a escala regional como lo predijo el modelo de máxima entropía (Maxent). Esto se muestra en los análisis a escalas locales de mapas de altitud y preferencias (Figura 5.4), donde *E. morgani* aparece presente en altitudes más altas mientras que *E. typus* en altitudes más bajas.

Otras condiciones locales que podrían influir en la distribución a escala local incluyen la rugosidad del paisaje, la impermeabilidad del suelo y la estructura y cobertura de la vegetación (MSAVI es un buen ejemplo, como se describió anteriormente). Andrade y Monjeau (2014) realizaron un transecto altitudinal en Somúncura mencionando a *Eligmodontia* spp. en su estudio, debido a la imposibilidad de separar una especie de otra con los datos disponibles. Las herramientas utilizadas en este trabajo nos permiten discriminar, indirectamente, el hábitat de una especie de otra, y podríamos asumir que las muestras en las estepas altas del estudio de Andrade y Monjeau (2014) pertenecen a *E. morgani* y las muestras de los sitios más bajos, más abiertas y con vegetación de Monte serían habitadas por *E. typus*. Esto es consistente con lo que encontraron en el mismo sitio Sikes et al. (1997) y Hillyard et al. (1997). Si corregimos los resultados de Andrade y Monjeau (2014) discriminando *E. typus* de *E. morgani*, su patrón descrito de recambio de especies con la

elevación sería aún más notable que el presentado por estos autores, reforzando sus postulados con estas evidencias adicionales.

Las adaptaciones fisiológicas y morfológicas y los requerimientos de nicho que presentan los integrantes de un mismo ensamble pueden dar lugar a respuestas heterogéneas frente a los mismos eventos climáticos (Meserve et al. 2003; Meserve et al. 1995; Brown y Heske 1990). Considerando las diferencias en la distribución de ambas especies y las variables que caracterizan dichas distribuciones, se esperaría encontrar diferencias fisiológicas entre *E. morgani* y *E. typus*, con base en los resultados de nuestro modelo: (1) siguiendo la regla de Bergman, *E. morgani* debería ser consistentemente más grande que *E. typus*, y también tener una mayor concentración de tejido adiposo que *E. typus*; (2) debido a la diferencia de aridez entre las ecorregiones de Monte y Patagonia, los riñones de *E. typus* deberían tener áreas medulares más grandes (y por lo tanto asas de Henle más largas) e índices renales más altos que *E. morgani*, tal como lo han demostrado Díaz y Ojeda (1999).

A pesar de los estudios actuales, la situación confusa de la taxonomía y distribución del género *Eligmodontia* es un denominador común de algunos estudios de roedores sigmodontinos en América del Sur (Lanzone y Ojeda 2005; Lanzone et al. 2015). Es claro que se necesitan más estudios de *Eligmodontia*, no sólo para *E. morgani* y *E. typus*, sino también para otras especies como *E. moreni* y *E. puerulus*, especies que también habitan áreas secas de América del Sur, se presentan de forma simpátrica, y tienen problemas de identificación similares a los descritos aquí para *E. morgani* y *E. typus* (ver Lanzone et al. 2015). De manera similar, *E. moreni* y *E. typus* se presentan de manera simpátrica en gran parte de la ecorregión norte y central del Monte de Llanuras y Mesetas (Lanzone y Ojeda 2005; Mares et al. 2008; Lanzone et al. 2007), lo que brinda una buena oportunidad para realizar análisis como los presentados.

Finalmente, se espera que los posibles modelos de distribución generados a partir de registros de presencia de individuos genéticamente diferenciados y una selección ambiental diferencial (especialmente relacionada con las variables de temperatura), puedan ayudar a aclarar los límites de distribución entre ambas especies para una identificación preliminar de individuos más confiable, proporcionando datos para resolver este problema.

A watercolor illustration of a brown mouse with large ears, looking forward. The mouse is surrounded by green foliage and dark grey, rounded shapes that resemble rocks or mushrooms. The background is a light, textured wash of yellow and brown, suggesting a forest floor or a cave entrance. The overall style is soft and artistic.

Capítulo 6:

Modelo de distribución a escala local con
factores ambientales y bióticos

CAPÍTULO 6: Modelo de distribución a escala local con factores ambientales y bióticos

6.1 Introducción

Los factores abióticos y bióticos interactúan dinámicamente y con diferente intensidad a distintas escalas para producir la distribución geográfica de una especie. Los “modelos de idoneidad” representan la distribución potencial de la especie como aquel espacio donde podría estar presente la especie objeto de estudio en función de sus características ambientales (Felicísimo et al. 2005). Adicionalmente, las relaciones bióticas tienen una gran influencia en la distribución de las especies, si se tienen en cuenta las interacciones con otras especies (e.g., la competencia) se hablará de nicho real (Hutchinson 1957). La competencia, por ejemplo, puede llevar a que las especies no ocupen más que una parte del área de distribución potencial (Anderson et al. 2002; Pearson y Dawson 2003). Es un factor importante que está ausente en la mayoría de los trabajos (Davis et al. 1998, Fitzpatrick et al. 2007), al igual que sucede con otras interacciones, tales como la facilitación, la polinización, la herbivoría, la depredación (Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer 2000; Hebblewhite et al. 2005), el parasitismo (Peterson et al. 2002), la simbiosis o el mutualismo (Gutiérrez et al. 2005; Mateo et al. 2011).

La inclusión de variables predictoras adicionales que representan la presencia-ausencia de competidores conocidos puede incrementar significativamente el poder predictivo de los modelos (Leathwick y Austin 2001; Anderson et al. 2002). Tales hallazgos sugieren que incluso con una resolución relativamente gruesa y una extensión regional, la presencia o ausencia de un competidor dado podría influir en la distribución de otra especie, pero no proporcionan una prueba formal de que el efecto de competencia observado

realmente ocurre en la naturaleza. La inclusión de otras especies como predictores podría simplemente proporcionar información sobre las condiciones físicas que no se tienen en cuenta en los descriptores ambientales incluidos en el modelo. Los resultados de los experimentos de competencia pueden ayudar aquí, pero estos intentos se han realizado muy raramente fuera de un laboratorio (Silvertown 2004). En este contexto, las simulaciones matemáticas pueden proporcionar soporte adicional. También deben considerarse otras interacciones bióticas, como las ya mencionadas facilitación, polinización, herbivoría, depredación, parasitismo y simbiosis (Guisan Thiller 2005).

La teoría ecológica también contiene controversias respecto de la importancia de las presiones “*bottom-up*” versus las “*top-down*” en el funcionamiento de los ecosistemas en general y en la composición y abundancia de la especies en las comunidades en el caso particular que nos interesa (Hunter y Price 1992; Power 1992). El control *bottom-up* depende de las limitaciones de energía del sistema, la base del triángulo en el típico esquema de la pirámide trófica. La abundancia o escasez de alimentos es una de las principales variables *bottom up*, pero también pueden intervenir otras, como el acceso a refugios. La producción de biomasa a su vez está limitada por nutrientes, agua, y depende de las variaciones estacionales de la radiación solar, de la latitud y de la altitud (Oksanen 1988), por lo que su influencia cambia tanto en el tiempo como en el espacio (Meserve et al. 1999, 2001). El control *bottom-up* está determinado principalmente por variables abióticas, con la excepción de las defensas químicas y físicas que las plantas utilizan para limitar el consumo por parte de los herbívoros. El control *top-down*, en cambio, está mediado por los consumidores de la cadena trófica, los herbívoros controlan la biomasa de los productores primarios y los depredadores controlan la abundancia de los herbívoros, siguiendo una lógica doble-negativa (supresor del supresor) que si se rompe (por ejemplo por extinción local de los depredadores)

se produce un desequilibrio ecológico como el demostrado elegantemente en Terborgh et al. (2001).

Los efectos de las interacciones competitivas son invisibles a escala regional y sólo comienzan a manifestarse desde 1:10.000 (entre 0.1 y 100 ha) hacia abajo. Problemas similares de escala aparecen al interpretar los ensamblajes de especies. La competencia interespecífica segrega especies espacialmente, en particular cuando pertenecen al mismo gremio trófico (Brown et al. 2002), estableciendo reglas de coexistencia o exclusión que se manifiestan sólo a escala micro o local. La regla de ensamblaje de Fox (1987) establece que la incorporación de una nueva especie en una comunidad depende del tipo de configuración de los ocupantes previos. Cuando se completa un nivel de organización sin redundancia trófica (por ejemplo un herbívoro, un omnívoro y un granívoro), recién puede entrar una especie redundante cuando está completo el primer nivel. Las comunidades que se ajustan a la regla de ensamblaje son los “Estados favorables“. Es decir que, si hay 3 especies en un mismo sitio es poco probable que 2 sean del mismo gremio trófico (Ej ambos herbívoros), éstos son los “Estados desfavorables“. Kelt et al. (1995), establecieron que las mismas especies estudiadas en esta tesis siguen la regla de Fox.

Una metodología usual para modelar poblaciones que se distribuyen en el espacio de manera heterogénea es la metapoblacional (Levins y Culver 1971). En los modelos metapoblacionales las poblaciones locales (o subpoblaciones) de una especie dada residen en áreas que poseen cierta estructura espacial. Cada subpoblación está constituida por un conjunto de individuos en interacción y reproducción, que presentan una dinámica relativamente independiente y tienen probabilidades finitas de extinguirse y de colonizar nuevos territorios. Se considera que cada subpoblación habita un área o “parche”, por lo que una metapoblación puede caracterizarse como una red de parches ocupados por grupos de

individuos con tasas características de migración entre parches. Las metapoblaciones ocupan una disposición cuadrada de parches de hábitats adecuados. Estos parches constituyen su único recurso. Se pueden colonizar o desocupar de acuerdo con las reglas que se especifican. Los parches también pueden destruirse y no ser aptos para la colonización, lo que representa una heterogeneidad espacial y fragmentación del paisaje, como en Bascompte y Solé (1998) y Abramson et al (2017).

Se plantea como hipótesis que la competencia de especies por recursos alimenticios y la depredación aérea influyen en la distribución y composición de los ensamblajes de especies de roedores sigmodontinos de la Patagonia. Se espera que la presencia y/o ausencia de cada factor biótico tenga efectos notorios en la posibilidad de colonizar un nuevo parche y en la disposición espacial de las poblaciones de roedores, y estos efectos sean visibles con el modelo de simulaciones propuesto. El objetivo de este capítulo fue modelar el efecto de factores bióticos (competencia interespecífica y la depredación) sobre la composición específica de los ensamblajes de roedores, para ello se realizaron simulaciones numéricas de la dinámica de cada especie de roedor usando la metodología metapoblacional, espacialmente explícito, desarrollando una versión estocástica.

6.2 Materiales y métodos

6.2.1 Área de estudio

Para determinar la influencia de factores bióticos, específicamente la depredación y la competencia interespecífica, en la distribución de roedores a una escala local se seleccionó el área de estudio dentro la distribución geográfica de las especies de roedores utilizadas, una extensión en la zona andina y de transición (Ecotono de bosque-estepa) del noroeste de la Patagonia, el Parque Nacional Nahuel Huapi y alrededores (de 38° a 42° Sur y

68° a 72° Oeste). La escala en un estudio ecológico se compone de dos elementos: la resolución y la extensión (Cueto 2006; Ruiz Rivera y Galicia 2015). La resolución espacial se refiere al granulado de los datos, mientras que la extensión geográfica se refiere a la dimensión o el tamaño del área de estudio, el límite del área discreta que es relevante al estudio de un fenómeno (McMaster y Sheppard 2004; Ruiz Rivera y Galicia 2015; Cueto 2006). Aunque la resolución espacial utilizada del área de estudio es la misma que en el capítulo 4 (casi 1 km²), no es la misma extensión geográfica. La limitante de resolución de este tipo de estudios está dada por el límite del pixel del raster que utiliza Maxent, por esa razón no es posible reducir el tamaño de pixel de 1 km a, por ejemplo, 250 mt.

6.2.2 Modelo- interacciones competitivas y depredación

Se realizaron simulaciones numéricas de la dinámica de cada especie de roedor con un modelo metapoblacional estocástico y espacialmente explícito, similar al propuesto en Laguna et al. (2015).

En el modelo, el área de estudio fue dividida en celdas o parches de 1 km² de resolución espacial, por lo que la grilla total consta de 480 x 480 sitios (un total de 230.400 parches). En esta grilla cada subpoblación de una especie dada tiene una probabilidad de colonizar un parche vecino, una probabilidad de extinguirse localmente y así desocupar el parche en el que se encuentre, y una probabilidad de ser depredada y así aumentar su probabilidad de extinción local. Para establecer estos valores para cada especie presente en el área de estudio, el modelo metapoblacional tiene en cuenta dos valores en cada parche (o celda):

1. “Idoneidad”: otorga a cada sitio de la grilla y para cada especie un valor obtenido a partir de los mapas de distribución potencial de Maxent de cada especie (capítulo 4).

2. El “NDVI”: es la cobertura vegetal en cada sitio, y se utilizó para medir la probabilidad de depredación suponiendo que a mayor cobertura del suelo por vegetación es menor la probabilidad de depredación de un predador aéreo. Se consideró el mismo valor para todas las especies, y solo depende del sitio de la grilla. En otras palabras, en áreas con escasa o sin vegetación los roedores están más expuestos a la depredación aérea.

En la siguiente sección se detalla cada una. Además de estas probabilidades, la dinámica del modelo tiene en cuenta:

3. **La regla de Fox:** para evaluar los efectos de las interacciones competitivas entre las especies de roedores.
4. Una **tasa de extinción** que emula la muerte por causas naturales. Dado que el tiempo de vida medio de todas las especies de roedores consideradas es similar, tomamos el mismo valor de extinción local para todas las especies y en todos los parches (tasa de extinción utilizada: $e=0.05$).

6.2.3 Implementación del modelo

Para estudiar la influencia de la competencia y la depredación en la probabilidad de presencia de cada especie se utilizaron los sitios de presencia conocidos de las especies de roedores que se encuentran en el área de estudio seleccionada, las mismas fueron 12 de las 14 especies estudiadas en esta tesis. Las 2 especies restantes no presentaron sitios de presencia ni área de distribución potencial considerable en el área de estudio, por lo que no fueron tenidas en cuenta en este análisis.

Luego, se clasificaron a las especies en gremios tróficos, identificando su posición jerárquica en la red alimentaria. Las **interacciones competitivas** entre las especies de

roedores presentes se establecieron a partir de la regla de Fox, que agrupa a las especies en gremios tróficos. Usando como punto de partida la división en gremios tróficos para las mismas especies de mamíferos que analizaron en Kelt et al. (1995), quienes establecieron, como se dijo más arriba, que dichas comunidades siguen la regla de Fox. Dentro del mismo gremio trófico establecimos que el competidor superior es el de mayor tamaño corporal. un aumento en la masa corporal y la condición física, conduce a tasas de supervivencia y de reproducción relativamente mayores (Predavec 2000).

Como medida de la **capacidad de colonización** de un parche que presenta una especie, se utilizó la información de idoneidad ambiental obtenida a partir de los mapas de distribución potencial, desarrollados anteriormente para cada especie. La idoneidad es una medida de la preferencia en un determinado territorio que tiene un organismo por unas condiciones ambientales. Será mayor su capacidad de colonizar un sitio si el área es más adecuada a sus requisitos ecológicos. Entonces la capacidad de colonización del sitio i por parte de la especie j es colonización $(i,j)=idoneidad (i,j)$. Esta información está normalizada entre 0 y 1, y se transforma en este modelo en la capacidad de colonización de los parches por parte de cada especie.

Además, la colonización de un dado parche por una dada especie dependerá de la cantidad de parches vecinos ocupados por dicha especie (a mayor número de parches vecinos ocupados, mayor probabilidad de ser ocupado).

En consecuencia, la probabilidad de colonización del parche i por la especie j se calcula de la siguiente manera:

$$C(i,j)= 1 - [1 - colonización(i,j)]^N$$

donde N es el número de parches vecinos de i que se encuentran ocupados.

Para la **depredación**, se simuló un depredador aéreo (por ejemplo una lechuza) con reglas de captura y distintas exposiciones de las presas. Fue obtenido indirectamente mediante una imagen del índice de vegetación NDVI del área de estudio. La cobertura vegetal, como por ejemplo matorrales de retamas, rosa mosqueta y caña colihue, permite a los roedores obtener alimentos y refugio para protegerse de los depredadores, en cambio en áreas sin vegetación o escasa están más expuestos a la depredación aérea. En el modelo, el valor del NDVI se normaliza para que quede en el intervalo [0,1] de manera que la probabilidad de depredación tenga valores entre 0 y 1 y se define en cada sitio i como:

$$\text{depredación}(i) = 1 - \text{NDVI}(i)$$

De la misma forma, y a cada paso del tiempo, cada subpoblación en un dado parche tiene una probabilidad e de extinguirse (igual para todas las especies y todos los parches). Esta probabilidad de **extinción local** da cuenta tanto de la muerte por causas naturales como la posibilidad de migración de una dada subpoblación, y en ambos casos el efecto es el mismo: la desocupación de un parche por parte de dicha especie.

Las **condiciones iniciales** (CI) utilizadas fueron dos:

CI1: Parches ocupados a partir de los sitios de presencia conocidos, la proporción de parches es igual a los sitios conocidos para cada especie. Inicialmente en la simulación el sitio de presencia de cada especie estará dentro del parche correspondiente a su ubicación. Si hay más de una especie en un dado parche, conviven y compiten desde el tiempo $t=0$.

CI2: Las especies ocupan al azar cualquier sitio de la grilla, en una proporción del 20%.

Los **estados finales** se definen como los lugares que cada especie ocupa en la grilla luego de evolucionar un cierto número de pasos y no mostrar cambios sustanciales por un

número considerable de los mismos. Se llega a un “estado estacionario” que queda claramente definido a partir de observar la evolución temporal de cada una de las especies.

Según la Regla de Fox, las especies de roedores de distintos gremios tróficos no compiten entre sí. Sin embargo, dentro de un mismo gremio existe una jerarquía que debe ser tomada en cuenta. La implementación de estas reglas en el modelo metapoblacional requiere considerar que el competidor superior es el que tiene prioridad para colonizar cualquier parche que sea idóneo y no esté ya ocupado por la misma especie. El competidor inferior sólo podrá colonizar parches disponibles, que no estén ocupados por otra subpoblación de la misma especie, ni ocupados por un competidor superior (Laguna et al 2015).

Además, aunque el sitio sea idóneo para una especie (es decir, que presente alta idoneidad ambiental para dicha especie), si el sitio ya está ocupado por otra especie de su mismo gremio, y no están presentes todos los demás gremios en el sitio, esa especie tiene vedado el acceso a dicho parche.

6.2.4 Escenarios analizados:

Para observar cuánto y de qué manera influye cada variable considerada en el modelo, se modelaron diferentes **escenarios**:

- Escenario A1: o “completo”, con sitios de presencia conocidos CI1, depredación (1-NDVI), colonización (regla de Fox + probabilidad proporcional a la idoneidad + entrada al parche según jerarquía) y tasa de extinción.
- Escenario A2: con sitios de presencia al azar (CI2), depredación, colonización y tasa de extinción.

- Escenario B: (sin extinción local) con sitios de presencia conocidos (CI1), depredación y colonización.
- Escenario C: (sin depredación) con sitios de presencia conocidos (CI1), colonización y tasa de extinción (es decir, anulando el efecto del NDVI).
- Escenario D: (sin regla de Fox), con sitios de presencia conocidos (CI1), depredación y tasa de extinción. Entran al parche si no está ocupado por la misma especie o por una de mayor jerarquía (pero sin fijarse qué otras especies de otros gremios están presentes).

6.3 Resultados

Se muestra a continuación los resultados de 12 especies distribuidas en la grilla en el área de estudio. La división en gremios tróficos es la siguiente: 5 herbívoros, 3 animalívoros, 2 granívoros y 2 omnívoros. Las especies usadas y su jerarquía (1 superior, 2 inferior, salvo los dos omnívoros que no compiten entre especies) son:

| | |
|---------------------------------------|--------------------------------|
| h1: <i>Irenomys tarsalis</i> | a1: <i>Geoxus valdivianus</i> |
| h2: <i>Loxodontomys micropus</i> | a2: <i>Paynomys macronyx</i> |
| h3: <i>Phyllotis xanthopygus</i> | a3: <i>Notiomys edwardsii</i> |
| h4: <i>Reithrodon auritus</i> | |
| h5: <i>Euneomys chinchilloides</i> | o1: <i>Abrothrix hirta</i> |
| g1: <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> | o2: <i>Abrothrix olivaceus</i> |
| g2: <i>Eligmodontia morgani</i> | |

En la Figura 6.1 se observa los mapas para el área de estudio a distintos tiempos de cómo evoluciona la simulación preliminar de una especie con el modelo propuesto, comenzando con los sitios de presencia conocidos, en el tiempo= 0 los puntos son los píxeles ocupados por la especie a medida que transcurre el tiempo va colonizando nuevos parches hasta llegar a un estado final estacionario, con 1000 pasos en este caso.

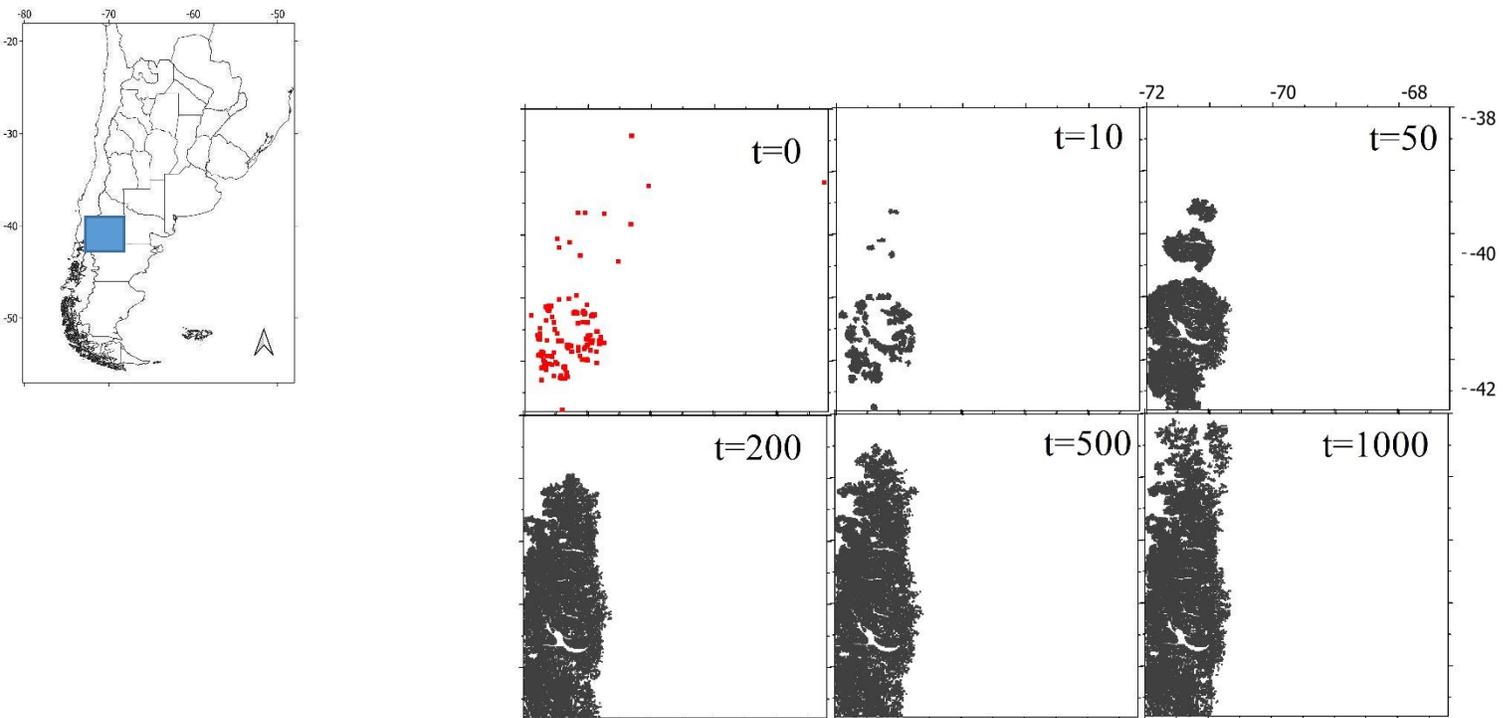


Figura 6.1 Mapas de la evolución de distribución de una especie desde la condición inicial al estado estacionario.

Los modelos generados en los escenarios con todas las variables ante diferentes condiciones iniciales (C.I.) mostraron ser robustos, con ambas situaciones se llegan a estados finales muy parecidos. La diferencia entre sí es el tiempo que lleva evolucionar (número de pasos), siendo más rápido cuando comienza la distribución al azar que el de sitios de presencia conocidos (Figura 6.2, 1000 pasos vs 120 pasos). Si bien la CI al azar (CI2) es más eficiente computacionalmente, la que corresponde a los sitios de presencia conocidos (CI1), está más justificada desde el punto de vista ecológico. En CI1 a $t=0$ el número de parches ocupados inicialmente corresponde a los sitios de presencia, siendo una fracción de parches del área total ($480 \times 480 = 230.400$ parches totales), es decir, es una fracción muy pequeña si se compara con el total de parches que no se distingue en el eje y, distinto de cero ya que no hay generación espontánea de roedores, sino solo colonización a partir de los sitios ocupados.

Con una menor fracción de parches ocupados inicialmente en CI1, la coincidencia de los estados finales de ambas CI le otorga robustez a los resultados.

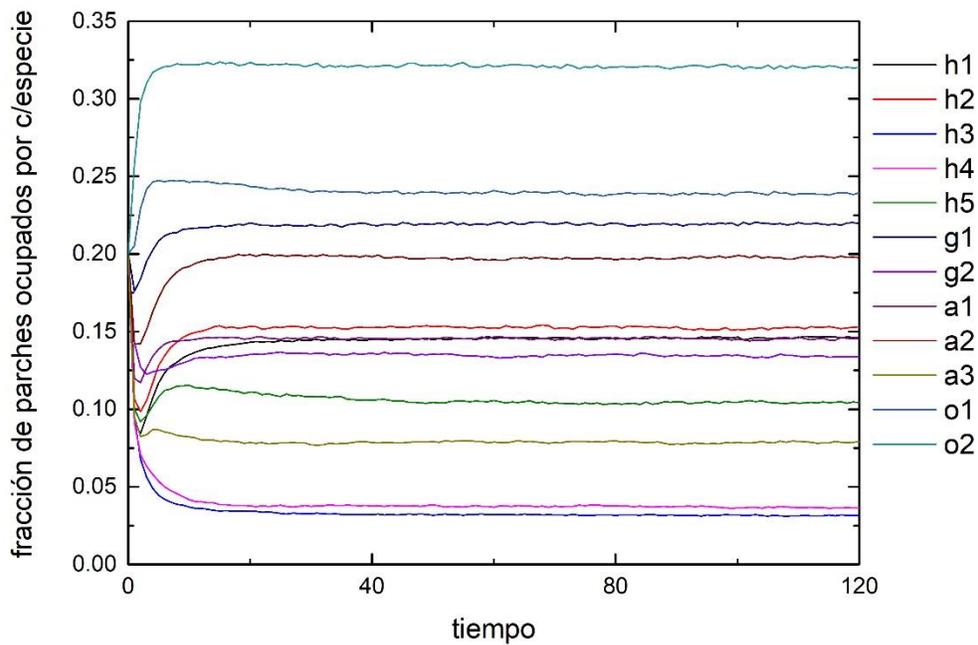
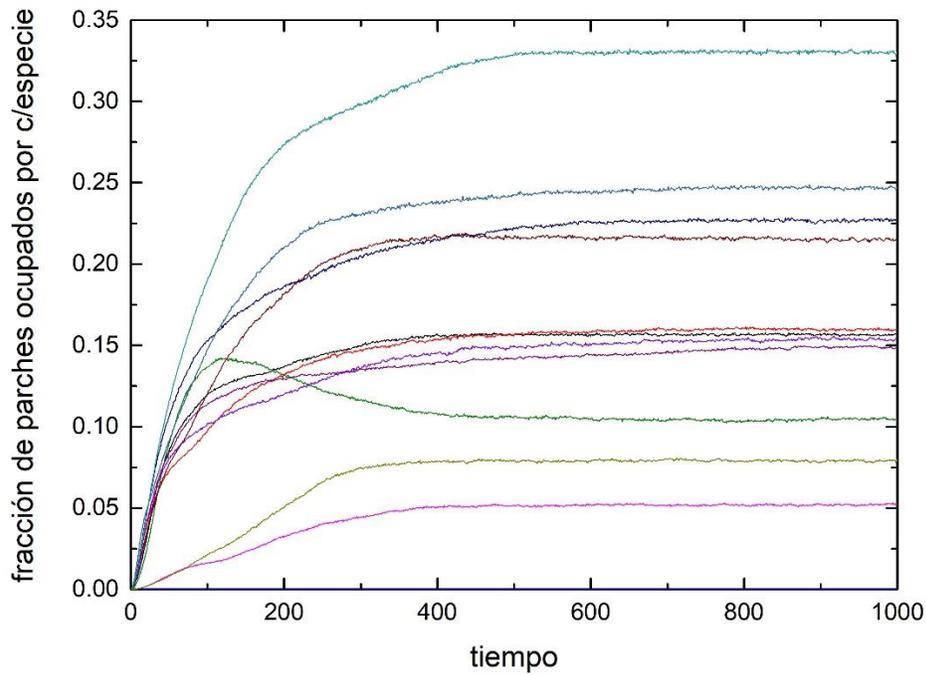


Figura 6.2 Curvas de evolución de las poblaciones de especies para los escenarios completos (A), ante diferentes condiciones iniciales: Arriba: sitios de presencia conocidos, Abajo: sitios al azar.

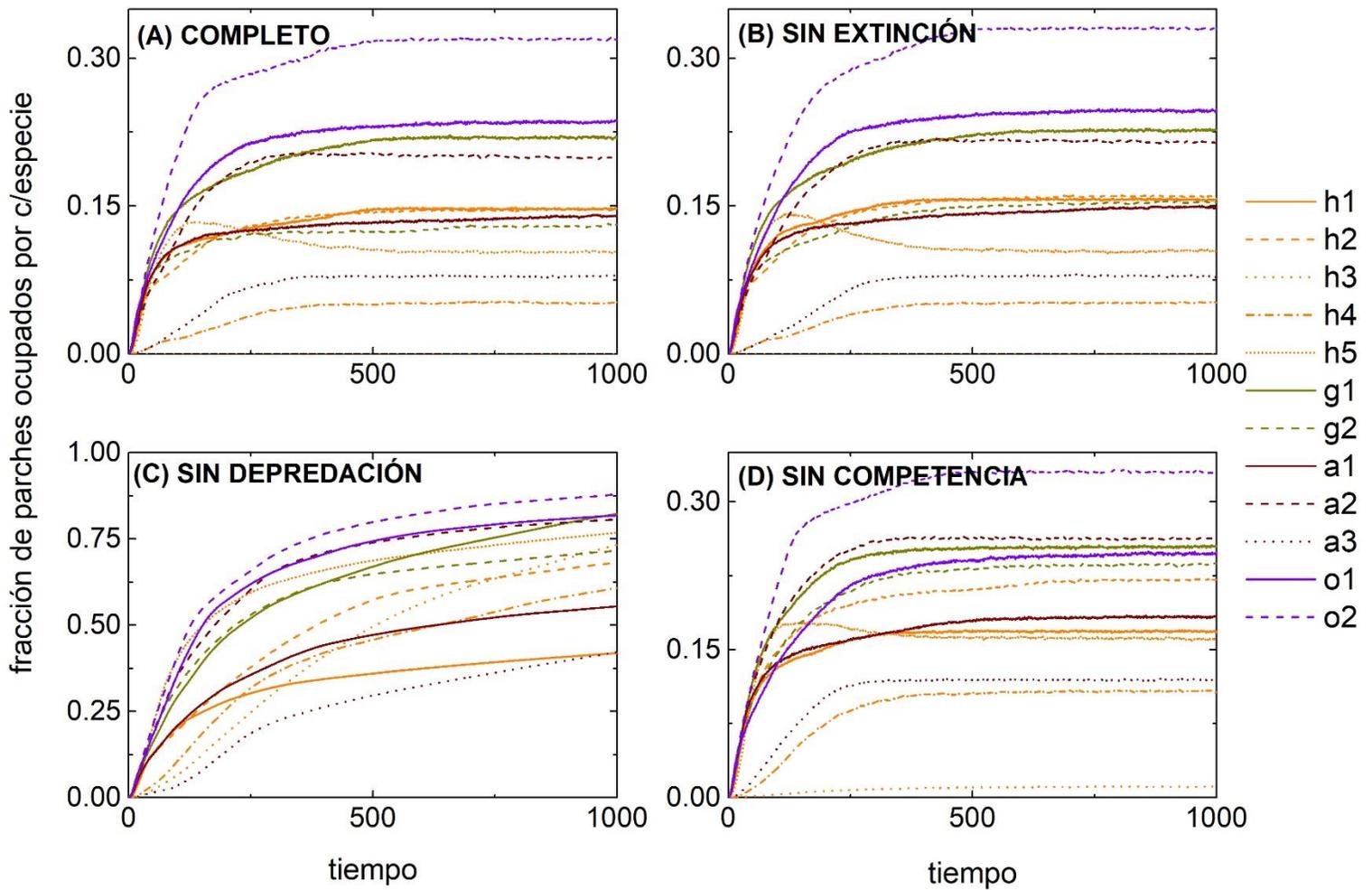


Figura 6.3 Curvas de evolución de las poblaciones de especies para los distintos escenarios. A. completo B. sin extinción C. sin depredación D. sin competencia. Especies de roedores: **Herbívoros:** h1: *Irenomys tarsalis*, h2: *Loxodontomys micropus*, h3: *Phyllotis xanthopygus*, h4: *Reithrodon auritus*, h5: *Euneomys chinchilloides* / **Granívoros:** g1: *Oligoryzomys longicaudatus*, g2: *Eligmodontia morgani* / **Animalívoros:** a1: *Geoxus valdivianus*, a2: *Paynomys macronyx*, a3: *Notiomys edwardsii* / **Omnívoros:** o1: *Abrothrix hirta*, o2: *Abrothrix olivaceus*

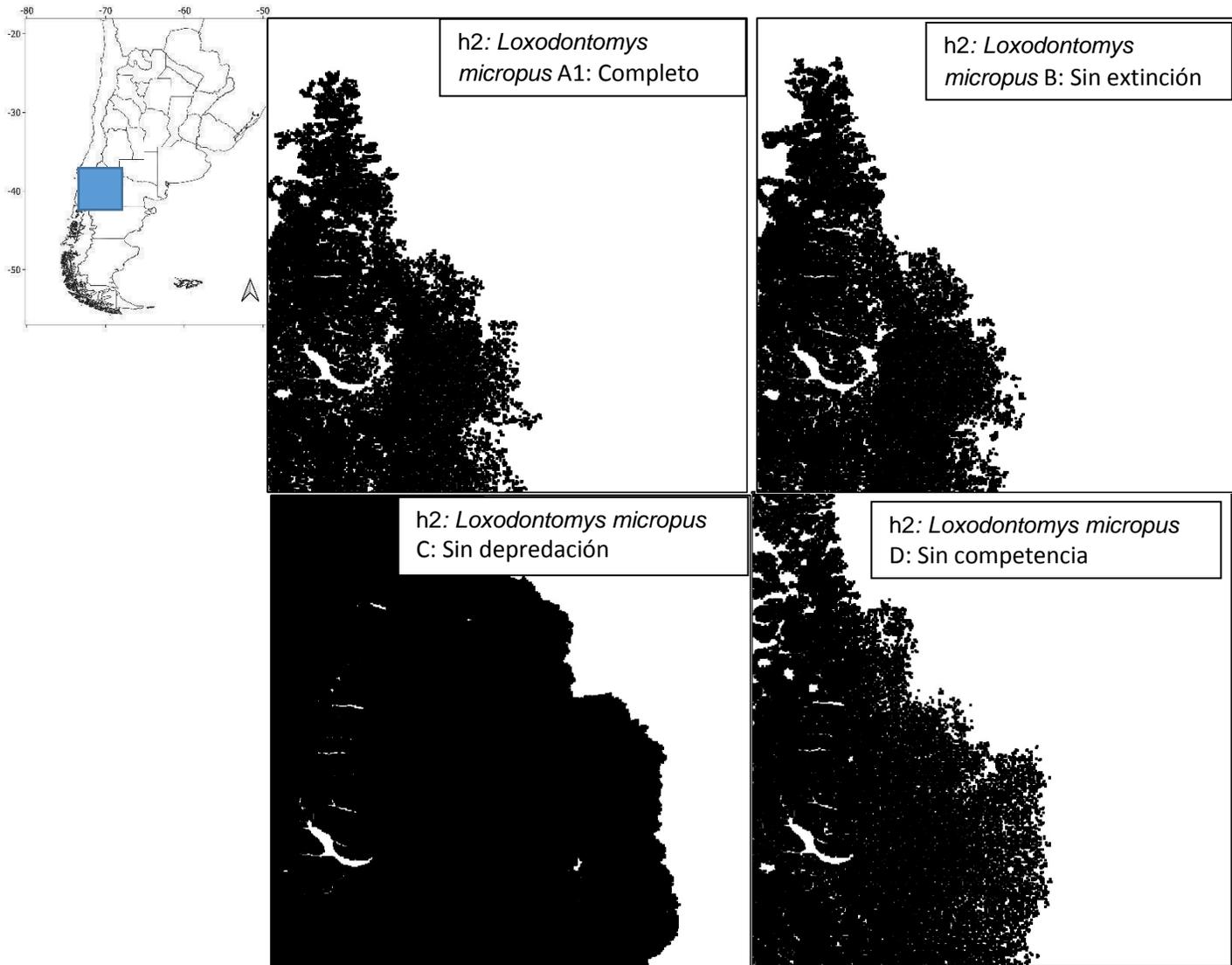


Figura 6.4 Mapas de distribución de cada escenario evolutivo para una especie, h2: *Loxodontomys micropus*.

En cada escenario del modelo se muestran las curvas de evolución de las 12 especies (Figura 6.3), a partir de la fracción de parches ocupados por cada especie en el tiempo. Todos presentan condiciones iniciales a partir de sitios de presencia conocidos. Entre los escenarios A y B se observa que la extinción local no aporta demasiado al modelo. El patrón de ocupación es muy parecido al escenario sin extinción (Figura 6.3, B), y las evoluciones son

muy parecidas, la fracción de parches ocupados en algunas especies es apenas más baja pero sin diferencias relativas.

La ausencia de la depredación (Figura 6.3, C) modifica mucho el panorama. Comparado con el escenario completo, la evolución para el tiempo de simulación todavía no alcanzó un equilibrio y la fracción de sitios ocupados aumenta considerablemente en todas las especies. Indicando que si esperamos suficiente, las especies llegarán a ocupar todos los espacios disponibles, como se esperaría en una población sin depredadores que regulan las poblaciones.

En la eliminación de la competencia entre las especies de roedores, mediante la ausencia de la regla de Fox (Figura 6.3, D), se observa un efecto tanto en la evolución en algunas especies como en la ocupación final. Claramente esta regla reduce los sitios ocupados, la proporción de parches que ocupa cada especie es mayor y en un menor tiempo en ausencia de competencia. La ocupación del granívoro *O. longicaudatus* aumenta en menor tiempo de evolución llegando a una fracción ocupada mayor que en presencia de competencia. El herbívoro *L. micropus* aumenta su presencia significativamente en ausencia de interacciones de competencia con respecto a su competidor superior *I. tarsalis*, lo mismo sucede con *R. auritus*.

En todos los escenarios la especie que presenta mayor proporción de ocupación es *A. olivaceus*, omnívoro que no compite con especies del mismo gremio trófico por alimento. La especie que se extingue (sin ocupación de parches o con un valor de ocupación cercano a 0) en los escenarios A y B en la Figura 6.3 (a partir de sitios de presencia conocidos), es *P. xanthopygus*, excepto cuando la condición inicial es al azar llega a casi 0,05 (Figura 6.2-abajo), en ausencia de competencia entre especies aumenta levemente la proporción de parches ocupados. Destacadamente en ausencia de depredación esta especie aumenta la

ocupación linealmente con el tiempo hasta llegar a una fracción mayor que 0,6 al final del tiempo de simulación, por lo que se ve muy afectada por la presencia de depredadores aéreos, ya que es una especie que está presente en la estepa, en sitios con escasa vegetación.

En la Figura 6.4 se muestra, para la especie *L. micropus* como ejemplo, los mapas de distribución de cada escenario en el estadio final a la que llega esta especie en cada situación. A continuación, en la sección 6.3.1, se encuentran los mapas del estadio final sólo para el escenario A1 (completo) para cada especie (Figuras 6.5), junto al mapa de distribución potencial generado por Maxent.

6.3.1 Mapas de distribución por especie

Las distribuciones de las especies de roedores establecidas por las reglas de interacciones y variables ambientales de las simulaciones se ven fuertemente afectadas por efecto de la depredación aérea. En áreas con vegetación, los roedores encuentran más refugios contra los depredadores aéreos y en estas zonas las distribuciones de los roedores en general se amplían con respecto a las distribuciones potenciales generadas con los modelos Maxent, a áreas incluso de mediana idoneidad ambiental.

Herbívoros

En el caso de los herbívoros que habitan en la estepa, *R. auritus* y *E. chinchilloides*, (Figuras 6.5, h4 y h5 respectivamente) son competidores inferiores con respecto a los herbívoros de ambientes boscosos, *I. tarsalis* y *L. micropus* (Figuras 6.5, h1 y h2, respectivamente). En los mapas de las simulaciones se observa que las distribuciones de los herbívoros de la estepa sólo estarían en áreas de la estepa en ausencia de los competidores

superiores. A su vez *E. chinchilloides* (Figura 6.5, h5) no se encuentra, o es menor su probabilidad, en zonas donde está presente *R. auritus*. Además, *E. chinchilloides* es una especie especialista, con un nicho estrecho, siendo más tolerante a condiciones abióticas limitantes, presenta un rango de valores de variables (como temperatura, precipitación, alimento) más estrecho, más sensible a competidores y depredadores, como se ve en las diferencias de parches ocupados en cada escenario.

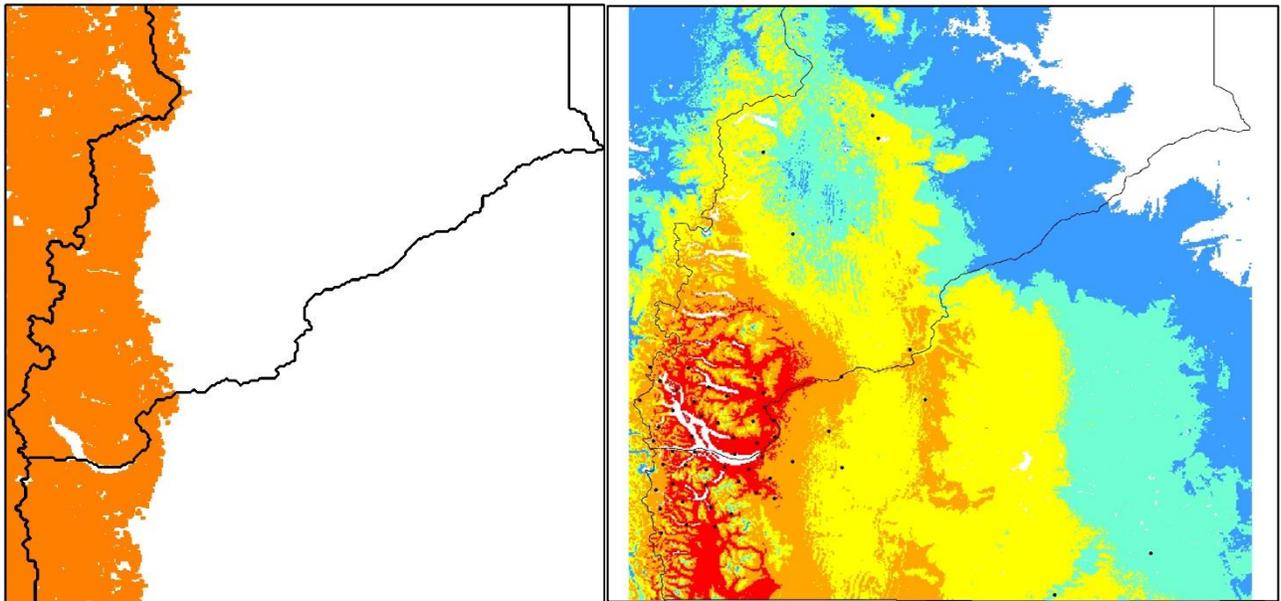


Figura 6.5 h1: *Irenomys tarsalis*

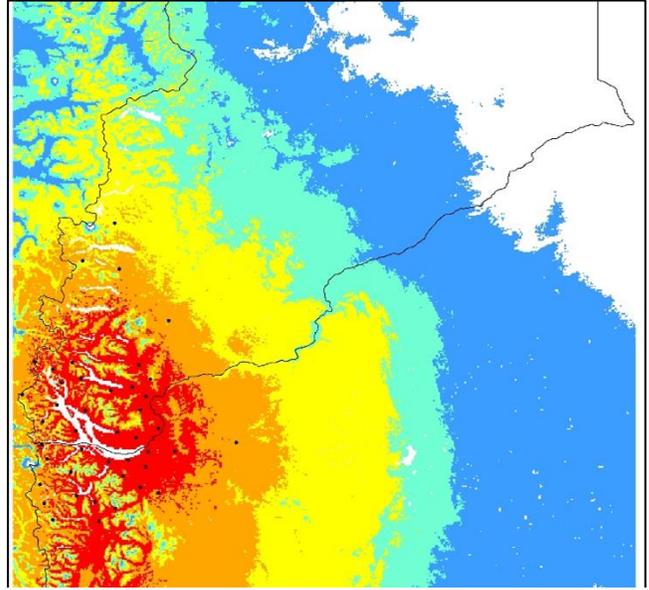
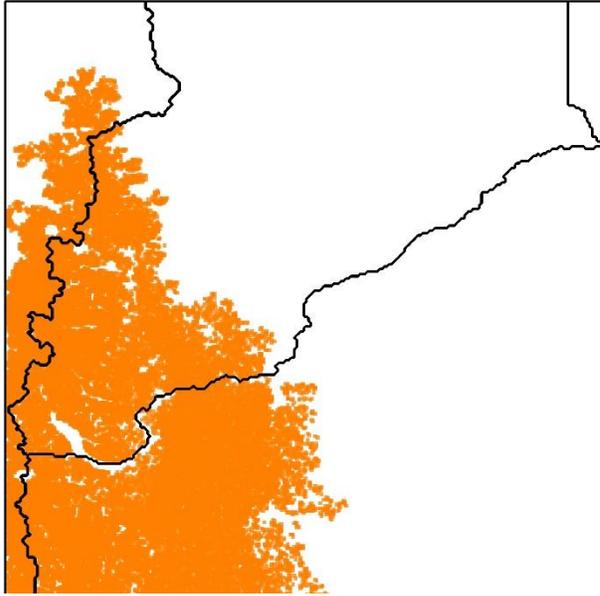


Figura 6.5 h2: *Loxodontomys micropus*

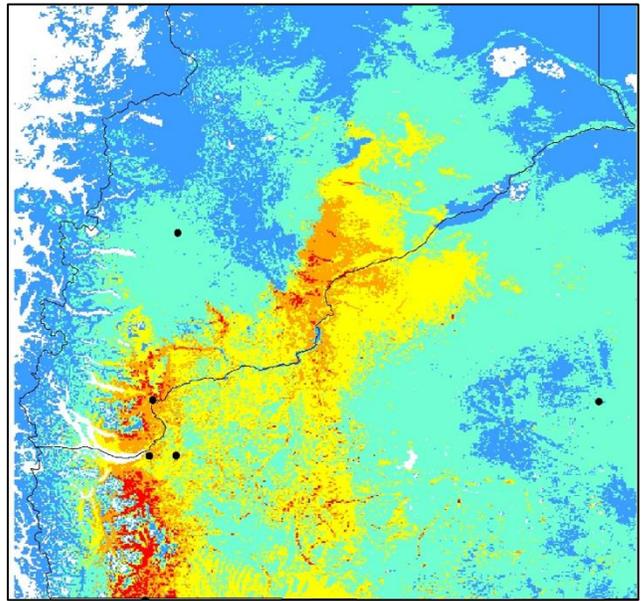
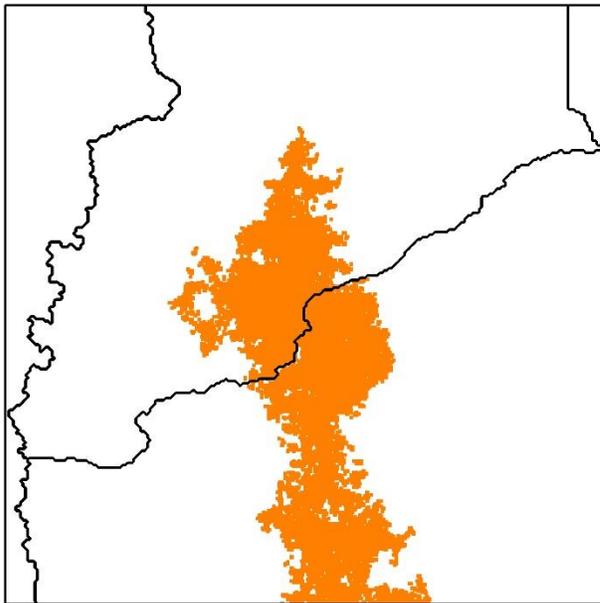


Figura 6.5 h4: *Reithrodon auritus*

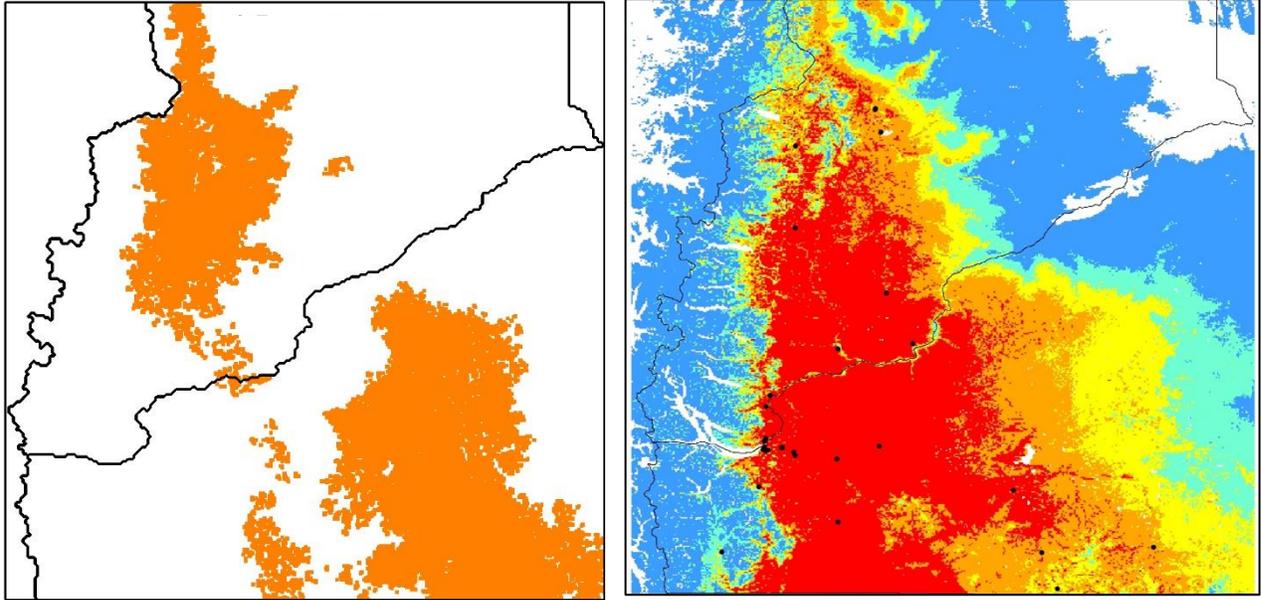


Figura 6.5 h5: *Euneomys chinchilloides*

Granívoros

Con respecto a los granívoros, la distribución de *O. longicaudatus* (Figura 6.5, g1) no se ve afectada por factores bióticos, sino que se amplía su distribución con respecto a las áreas de alta idoneidad, predichas por Maxent, hacia las zonas medias. Esta especie generalista, presenta un rango de tolerancia ambiental más amplio que otras especies, permitiendo que se adapte a diversos hábitats (como se muestra en el capítulo 4, Figura 4.6).

Con respecto a *E. morgani* (Figura 6.5, g2), en áreas de alta idoneidad ambiental establecida por Maxent probablemente se ve alterada su presencia por la depredación aérea en esa zona y por competencia con *O. longicaudatus*. En ambientes boscosos, donde la depredación aérea disminuye a causa de los refugios de la cobertura vegetal, la distribución

de *E. morgani* en el mapa de las simulaciones aumenta, aunque no sea altamente favorable ese ambiente para esta especie.

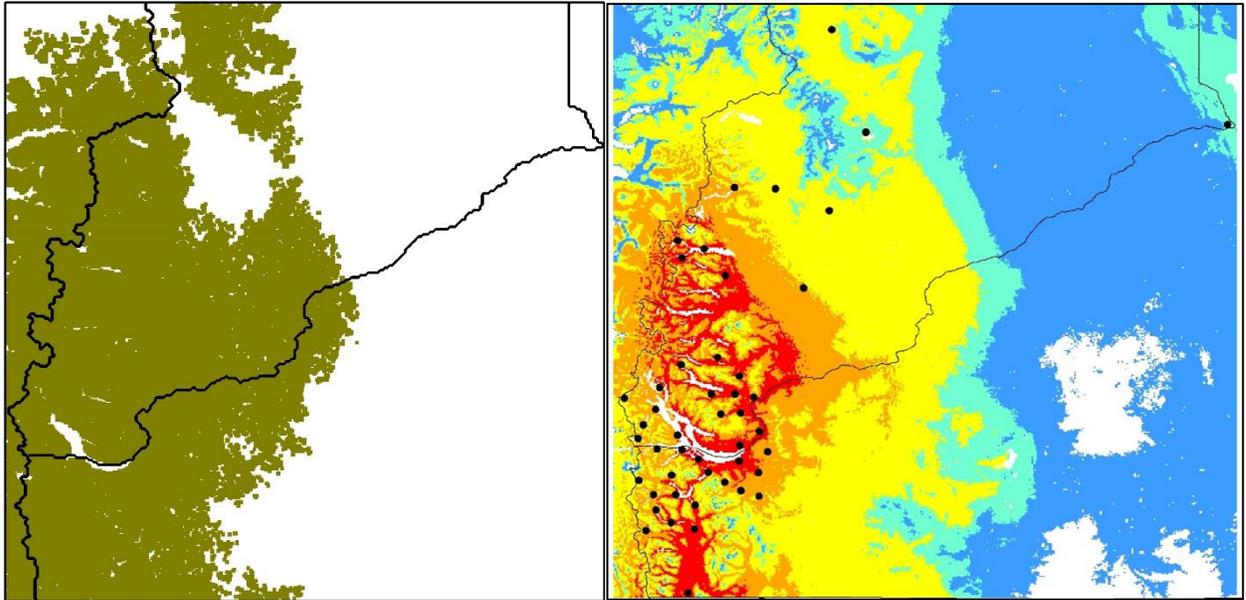


Figura 6.5 g1: *Oligoryzomys longicaudatus*

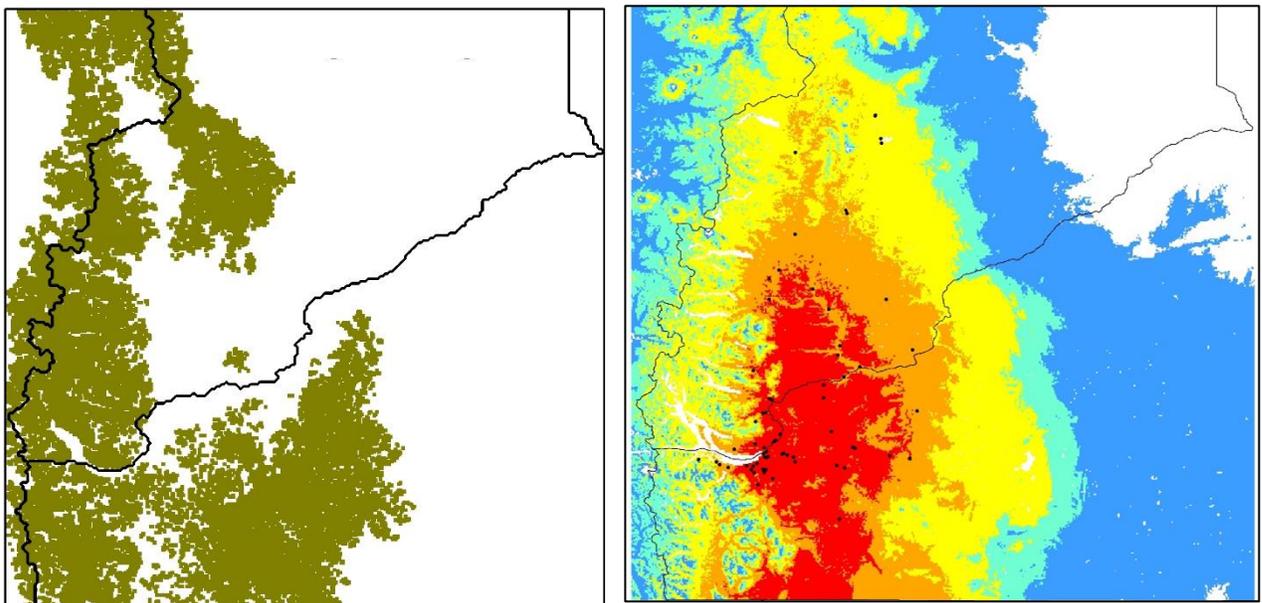


Figura 6.5 g2: *Eligmodontia morgani*

Omnívoros

Las especies de omnívoros del género *Abrothrix* (Figuras 6.5, o1 y o2) no compiten entre sí por recursos y además, al estar presentes en el bosque y en matorrales, su distribución no se vería afectada tanto por la predación, por lo que se observa un aumento en la distribución en las simulaciones a áreas de mediana y alta idoneidad ambiental predichas por Maxent.

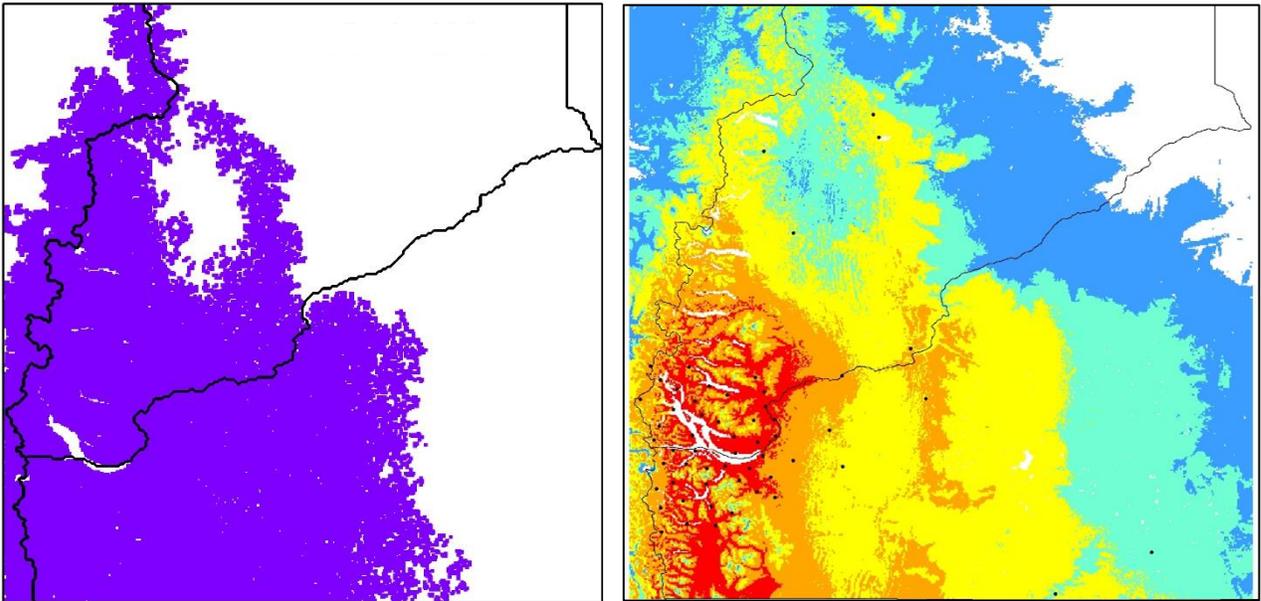


Figura 6.5 o1: *Abrothrix hirta*

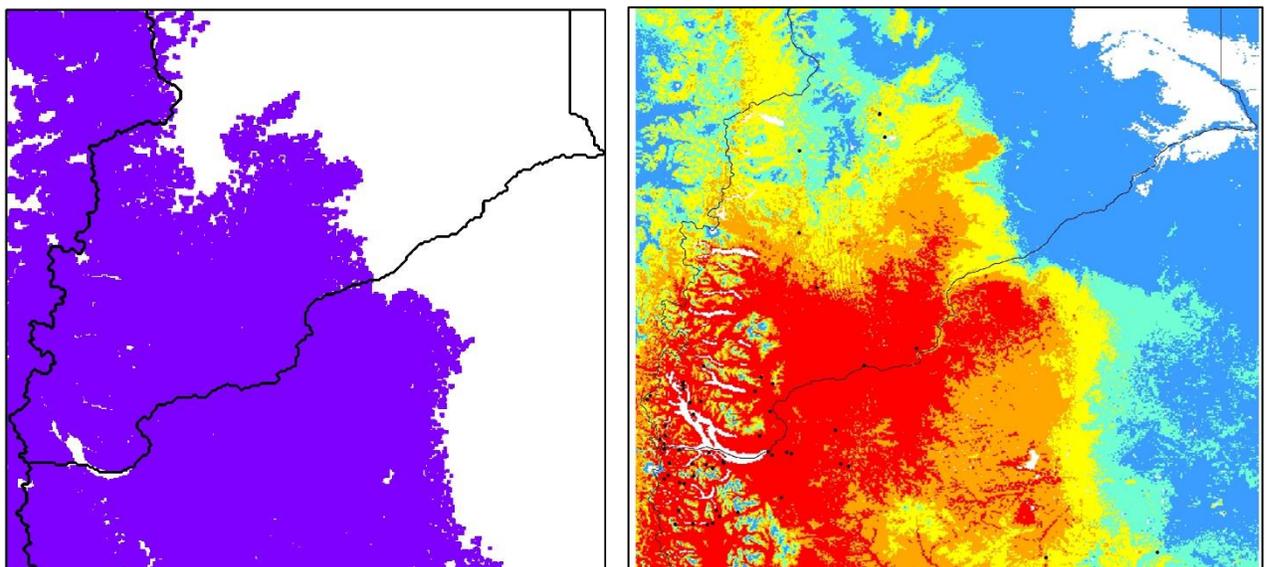


Figura 6.5 o2: *Abrothrix olivacea*

Animalívoros

Las especies de este grupo trófico las denominamos animalívoros, ya que no sólo son insectívoros (Kelt et al. 1995). Las especies que habitan en el bosque (Figura 6.5 a1 y a2), asociados a áreas húmedas y *Nothofagus*, se ven beneficiados al contar con refugio ante la depredación, probablemente compitiendo en el mismo hábitat. Los gráficos de los distintos escenarios (Figura 6.3) muestran que en ausencia de la competencia la proporción de parches ocupados aumenta, pudiendo interferir este factor. En cambio, *Notiomys* es una especie con amplio rango de distribución en la Estepa Patagónica, principalmente en áreas de vegetación escasa (capítulo 4, Figura 4.6), el mapa de simulación generado sugiere que *Notiomys* comienza a distribuirse, al disminuir el área idónea de *Paynomys*, el cual está presente en el Bosque Patagónico y penetrando hacia la estepa, en matorrales, utilizando diferentes hábitats.

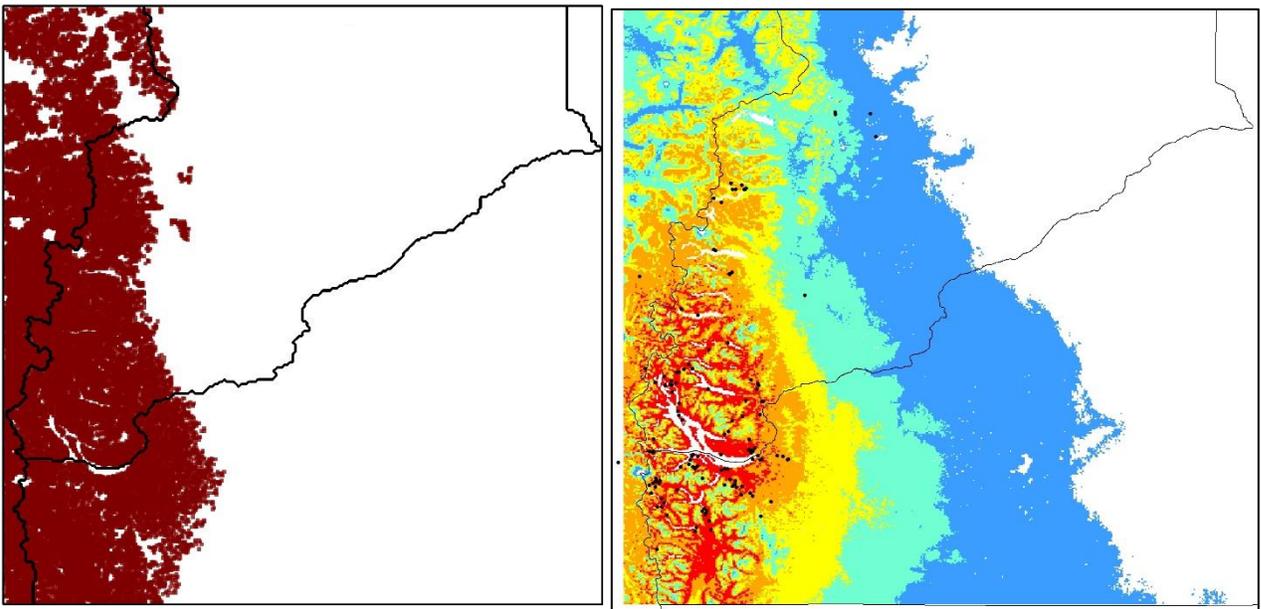


Figura 6.5 a1: *Geoxus valdivianus*

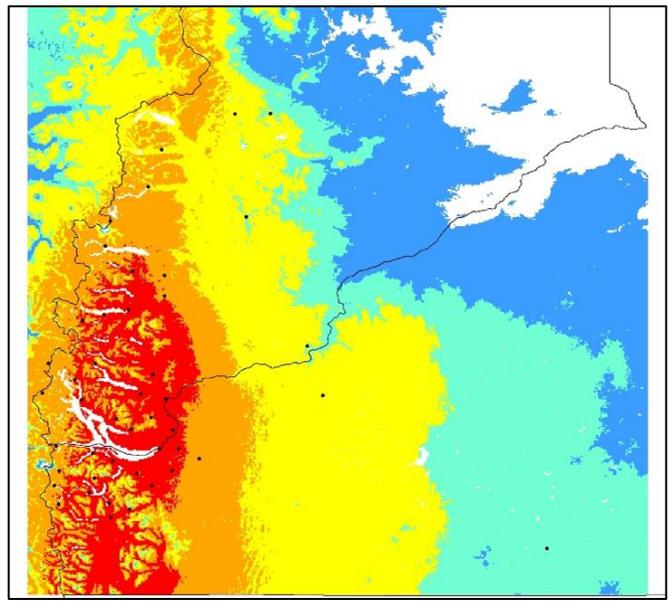
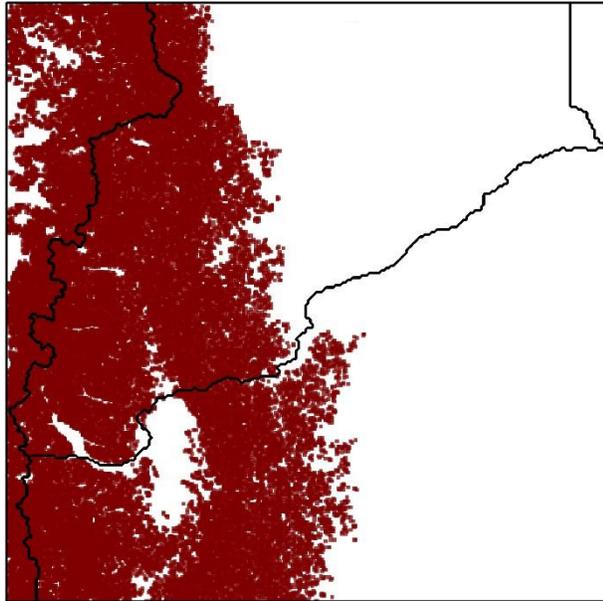


Figura 6.5 a2: *Paynomys macronyx*

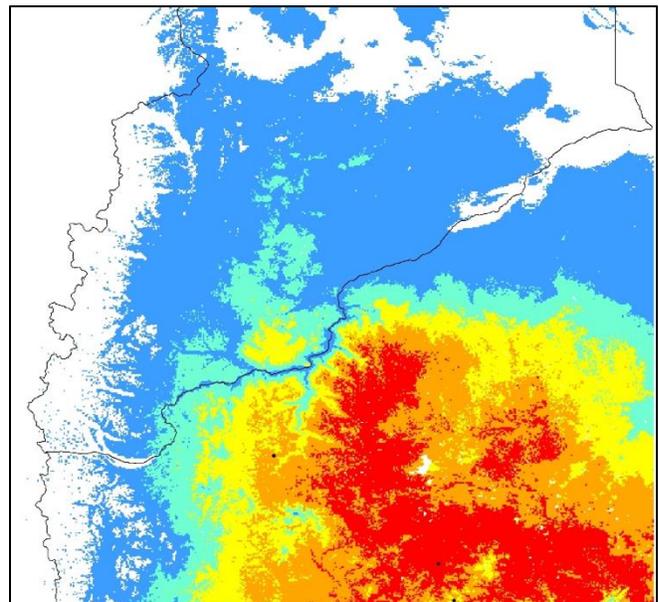
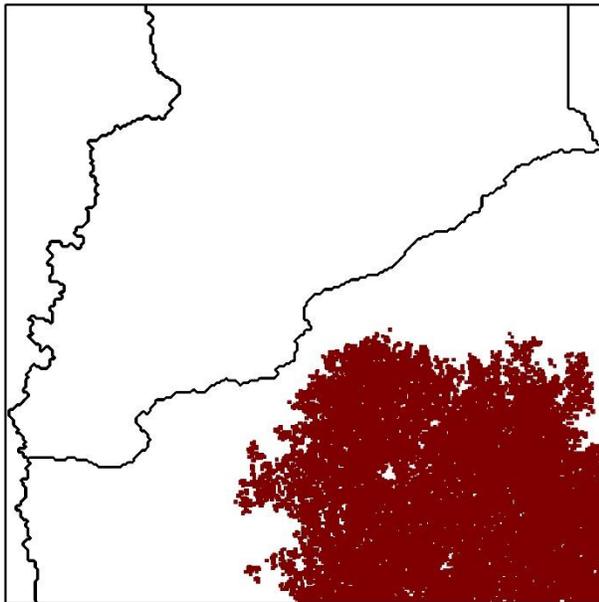


Figura 6.5 a3: *Notiomys edwardsii*

Figura 6.5 Mapas de distribución por especie. Izquierda: mapa generado por el modelo de simulaciones, derecha: mapa de distribución potencial generado por el modelo Maxent.

El mapa de riqueza de especies (Figura 6.6) al superponer las áreas de distribución de todas las especies predichas por el modelo de simulación en los escenarios completos muestra al área con mayor riqueza de especies en la ecoregión de Bosque Patagónico. Al ser comparado con el de la Figura 4.4 del capítulo 4, las principales diferencias en sus distintas áreas con mayor riqueza de especies entendemos que se deben no solo a la incorporación de los factores bióticos sino a la fuerte influencia que tiene en el modelo la depredación relacionada a la cobertura vegetal. Además el rango geográfico es más reducido y dos especies con mayor distribución hacia el este de la Estepa Patagónica y el Monte no están presentes aquí. Esta es la principal limitación que encontramos en este modelo al ser un método indirecto la medición de la depredación, puede estar sesgado.

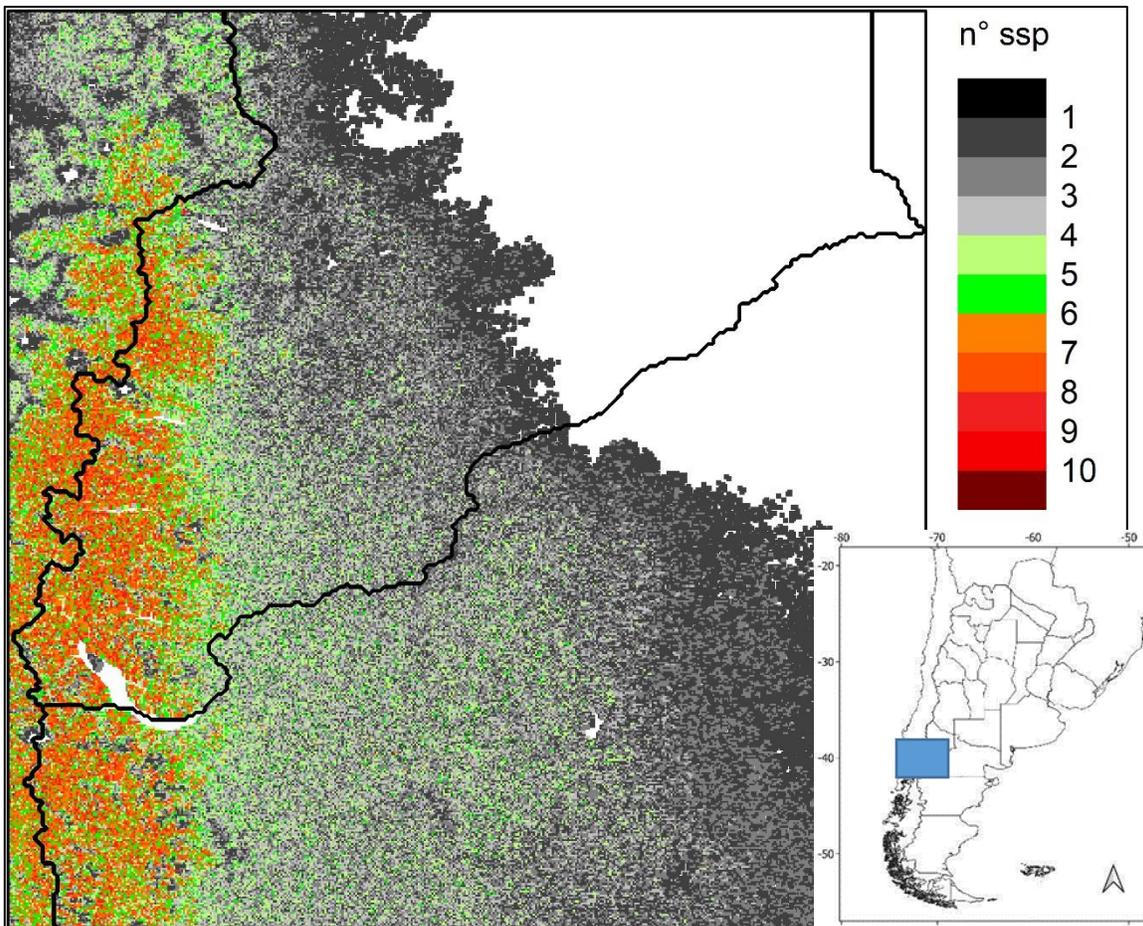


Figura 6.6 Riqueza total de especies de roedores Sigmodontinas (de 1 a 10) generada al apilar los mapas de los modelos de simulaciones de especies individuales.

6.4 Discusión

Los modelos de distribución desarrollados mediante el modelo de simulaciones utilizando variables ambientales (mediante los mapas de distribución potencial) y bióticas muestran ser consistentes, pudiendo observar un claro efecto de la competencia y depredación en la disposición espacial de las distintas especies de roedores. El factor que más influye en la composición específica de los ensambles de roedores en el área de estudio es la competencia interespecífica. El efecto de la depredación es la variable biótica que mayormente estaría interfiriendo en la disposición espacial o selección de hábitat de los micromamíferos estudiados. La cobertura vegetal proporciona refugio para las especies estudiadas y disminuye el riesgo de depredación (Bisceglia 2014; Corbalan 2004). Éste actúa como una presión selectiva sobre los roedores, influyendo sobre la selección de hábitat (los roedores suelen usar en mayor proporción los sitios cubiertos) y sobre la actividad de forrajeo (Guidobono 2013). Esto fue comprobado experimentalmente en un estudio realizado por Meserve et al (2003) de manipulación de micromamíferos a largo plazo para estudiar la importancia de las interacciones bióticas. Observaron que la depredación tuvo los mayores efectos, altamente significativos sobre la densidad de *Phyllotis darwini*, mientras que en otras especies estudiadas (*e.g.*, *Ak. iniscatus*, *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*) no mostraron efectos. Además, tuvo efectos en el número y conducta de algunas especies de micromamíferos, pero estos efectos no son persistentes o constantes en el tiempo. Parecen variar año a año y depende de la abundancia de los depredadores, los cuales exhiben respuestas retardadas a la abundancia de presas durante y después de los eventos de El Niño. La depredación es una interacción biótica fluctuante, para el estudio de Meserve et al. (2003) con efectos fuertes sólo en algunos miembros del ensamble y sólo a veces.

En cuanto a la competencia interespecífica Meserve et al. (2003) encontraron poca evidencia de efectos negativos, y algunas respuestas positivas significativas a la exclusión del competidor herbívoro superior. La competencia es considerada uno de los factores más importantes que operan en las comunidades de roedores de desiertos norteamericanos, mientras que juega un papel menor en Asia (Shenbrot et al. 1999). Campos (1997) estudió la selección de alimentos por especies de micromamíferos, encontrando una separación ecológica de las especies basada en la dieta. Corbalan (2004) en su estudio no logró identificar relaciones de competencia, pero sin embargo el hallazgo de indicios de segregación de microhábitat, sumado al uso del estrato vertical por algunas especies y de observaciones previas permite inferir que existe una partición de microhábitats en la comunidad de pequeños mamíferos estudiada. Esta partición de microhábitats, a su vez, podría reflejar la existencia de competencia interespecífica.

La hipótesis de May y MacArthur (1972) predice que la separación de nichos se incrementa con la riqueza de especies. Este uso diferencial o partición de los recursos facilita la coexistencia de las especies dentro de una comunidad (Kotler y Bown 1988; Shenbrot et al. 1999). La coexistencia estaría acompañada por diferencias en el comportamiento de forrajeo, la morfología y el tamaño corporal de las especies (Kotler 1989; Scott y Dunstone 2000), así como por una segregación temporal. En el Desierto del Monte, por ejemplo, el grado de diferenciación de nichos se da tanto en el eje trófico como en el espacial (Campos et al. 2001, Corbalán 2006, Gonnet y Ojeda 1998, Tabeni y Ojeda 2005, Albanese et al. 2011). Existen ambientes (por ejemplo pastizales, estepas arbustivas, dunas, bosques abiertos, etc.) o, incluso, parches de hábitat dentro de un mismo tipo de ambiente, con diferentes grados de cobertura vegetal donde es posible encontrar coexistiendo alrededor de cinco especies de pequeños mamíferos que difieren en morfología, tamaño corporal, dieta y

preferencia de hábitat de refugio-reproducción (Ojeda 1989). Albanese et al. (2011) observaron que las especies en estudio utilizaron el espacio arbóreo pero de diferentes formas, una mostró un comportamiento más selectivo, prefiriendo las capas más altas y el hábitat más complejo, mientras que otra mostró comportamientos más generalistas, exhibiendo poca preferencia por las características del hábitat.

En el sur de la Patagonia, Johnson et al. (1990) consideraron que la alta heterogeneidad del hábitat (hábitats más complejos) explica la alta diversidad de especies de mamíferos. El hábitat es un factor importante que actúa en la distribución de los organismos y en la estructura de la comunidad. Como sugieren Corbalan y Ojeda (2004), para estudios futuros tanto la variabilidad temporal como la espacial (la heterogeneidad del hábitat) podría tenerse en cuenta en estos modelos. Sin embargo, la idoneidad ambiental generada por los modelos de distribución podría ser un buen indicador de los distintos tipos de hábitat que una especie ocupa, de acuerdo a la estrecha relación observada en el capítulo 4 (Figuras 4.5 y 4.6).

En estudios comparativos de parches de hábitat relativamente uniformes a lo largo de un gradiente geográfico de variación en las precipitaciones demostraron que la dinámica poblacional de los roedores y la estructura de la comunidad se ven afectadas por otros factores además de la precipitación y la disponibilidad de alimentos (ej. Rosenzweig y Winakur 1969; Rosenzweig 1973; entre otros). Hábitats cercanos con precipitaciones casi idénticas pueden diferir notablemente en abundancia y composición de especies de roedores. Por lo general, estas diferencias parecen reflejar la variación en el riesgo de depredación. De esta manera, surge la posibilidad de que las poblaciones de roedores sean reguladas no sólo por un mecanismo *bottom up* (de disponibilidad de recursos), sino también por un mecanismo *top down* (presencia de depredadores) (Bisceglia 2014; Meserve et al. 2003).

Los resultados obtenidos sugieren que las especies de pequeños mamíferos son capaces de distinguir entre distintos tipos de hábitat y efectuar una selección a este nivel. Los modelos realizados para especies de distribución restringida (o especialistas) son más fiables –a igual número de presencias– que los realizados con especies de amplia distribución (o generalistas) (Kadmon et al. 2003; Seoane et al. 2005; Papes y Gaubert 2007; Pearson et al. 2007; Mateo et al. 2010). Esto se debe a que en una especie generalista el rango de valores para cada variable obtenido con un número limitado de presencias es más amplio, mientras que para las especies de distribución restringida las condiciones ambientales están muy claramente definidas por el mismo número de presencias, ya que el rango de valores que tolera es mucho menor. Esto se ve por ejemplo en las distribuciones de los roedores generalistas, como *O. longicaudatus*, *A. hirta* o *L. micropus*, observando que las áreas de distribución están en zonas tanto del Bosque Patagónico como también entrando en el ecotono hacia la Estepa Patagónica, toleran un rango amplio de precipitación y muestran varios hábitats en sus áreas idóneas (como se mostró en las Figura 4.5 y 4.6 del capítulo 4). Estos individuos presentan poca preferencia por las características del hábitat, tienden a variar su dieta de acuerdo a la disponibilidad local y estacional aprovechando los recursos que se encuentran disponibles (Noy-Meir 1979/80), siendo menores competidores y permitiendo la coexistencia con otras especies. Por ejemplo, *O. longicaudatus* se encuentra desde áreas que van de casi 0 mm a zonas con 2000 mm anuales y de 5°C a los 15°C de temperatura anual. En cambio, el rango de distribución ambiental en especies especialistas como *E. chinchilloides*, *P. xanthopygus* o *I. tarsalis*, el área de presencia se encuentra solo en áreas restringidas de su hábitat natural, como *E. chinchilloides* solo se distribuye en la estepa donde la precipitación es menor a 1000 mm y el mapa de simulaciones sugiere que,

además, su área de distribución es afectada por competidores superiores desplazando el área idónea predicha.

La omnivoría puede resultar una forma de adaptación a la impredecibilidad del ambiente, estas especies generalistas y oportunistas varían su dieta de acuerdo a la disponibilidad local y estacional de los recursos alimenticios (Noy-Meir 1979/80; Corbalán 2004). *A. hirta* parece ser un "especialista local" (Fox y Morrow 1981) en respuesta a la disponibilidad de recursos locales, es fuertemente insectívora en las regiones semiáridas (Meserve 1981), pero fuertemente fungívora en las regiones boscosas (Meserve et al. 1988). Lo mismo sucede con *A. olivaceus*, en una plantación de pinos muy alterada Mufioz-Pedrerros et al. (1990) consideraron que es herbívoro. Sin embargo, en hábitats menos alterados, se ha demostrado que esta especie es bastante omnívora (Meserve 1981, Pearson y Pearson 1982, Meserve et al. 1988).

Como suele suceder en teoría de sistemas, los extremos son más predecibles que los valores intermedios. Lo mismo sucede en los patrones de distribución de las especies estudiadas: es más fácil predecir la presencia de una especie en un hábitat marginal, extremo en su rango distribucional, donde las poblaciones de una especie se encuentran confinadas a unos pocos parches aislados en donde encuentra condiciones favorables rodeadas de una matriz de hábitat desfavorable. Este es el caso de las especies méxicas, que al oeste de la Patagonia encuentran que la matriz de hábitat les prodiga de manera continua los requerimientos adecuados, formando una distribución compacta y con pocos huecos de ausencia, patrón que, estudiando la distribución de *Abrothrix longipilis* (ahora *A. hirta*), Rapoport y Monjeau (2001) denominaron "gruyere positivo" (más queso que agujeros). A medida que el sistema se desplaza hacia el este, aumenta la desfavorabilidad en los indicadores climáticos detectados por el modelo de máxima entropía, y las condiciones

ambientales propicias empiezan a insularizarse en mallines, bosquetes en galería y microambientes en donde aún pueden sobrevivir islotes habitables. Estas especies, generalistas en el oeste, abandonan su distribución compacta y se refugian en estos “archipiélagos” cada vez más escasos y dispersos, lo que Rapoport y Monjeau (2001) denominaron como un patrón “gruyere negativo” (más agujeros que queso), ya que la matriz predominante y compacta es de ausencia de la especie. Las especies méxicas que componen los ensamblajes insularizados en la matriz de estepa son las generalistas y de distribuciones extensas y compactas en la matriz de bosque, tal como lo postula el principio de los subconjuntos anidados (Patterson 1990) y también forman una tríada bastante típica, regulada por la regla de Fox (Kelt et al 1995): un omnívoro (*A. hirta*), un granívoro (*O. longicaudatus*), un herbívoro (*L. micropus*).

Los modelos resultantes de este capítulo son una primera aproximación a partir de datos reales, de sitios de presencia conocidos de distintas especies que habitan en el área de estudio, sobre la posibilidad de generar modelos de distribución geográfica de una especie a partir de factores ambientales y la incorporación de la influencia de interacciones bióticas. Siguiendo una metodología metapoblacional donde las especies habitan inicialmente en los parches donde se encuentra su sitio de presencia conocido, con distintas reglas y datos de probabilidad podrán o no colonizar un parche vecino, ser predada o extinguirse. Permite introducir información sobre el hábitat de la especie en estudio y poblaciones de animales, adicionar barreras físicas o efectos antrópicos, testarlo con datos de campo reales, agregar efectos bióticos de cada especie en estudio. Esperamos que pueda ser un punto de partida para nuevos modelos y análisis de poblaciones de especies y que permita predecir escenarios a futuro, en un ambiente cambiante, como el efecto del cambio climático.

Es necesario advertir que los resultados del modelo, al analizar el efecto de la depredación, pueden resultar demasiado simplificados y pueden estar sesgados al ser una medida indirecta, en cuanto al papel que juega la cobertura vegetal, representada por el indicador remoto del índice de vegetación (NDVI). Futuras versiones de estos modelos pueden tener en cuenta la influencia de depredadores terrestres, como zorros, gatos, hurones y marsupiales, que pueden ser menos influenciados por la cobertura vegetal respecto de los depredadores aéreos. Sin embargo, la aptitud del hábitat, en términos de cobertura vegetal, podría ser condicionante para el crecimiento poblacional de las especies más vulnerables a la depredación (Bisceglia 2014). Este autor coincide en que parches con mayor cobertura vegetal ofrecen a estos animales refugio, disminuyendo el riesgo de depredación, y en muchos casos una mayor disponibilidad de alimento (Thompson 1982, Jaksic 1986, Simonetti 1989). Esto fue observado por ejemplo por Simonetti (1989) para un ensamble de micromamíferos chilenos donde todas las especies mostraron una clara preferencia por ambientes arbustivos cerrados y una fuerte respuesta ante la simulación de depredación. Bisceglia (2014) concluye en su estudio que la estructura de la vegetación así como la composición del sustrato influyen de manera significativa en la distribución de las especies de pequeños mamíferos del desierto (Simonetti 1989, Gonnet y Ojeda 1998, Taraborelli et al. 2003).

También en un futuro podría incluirse un factor de destrucción de hábitat, donde barreras físicas impiden la dispersión de roedores entre parches. La pérdida del hábitat y la subdivisión o fragmentación del hábitat (Fahrig 2003) ocurren simultáneamente en paisajes reales y conducen a cambios en la conectividad del paisaje, definida como la capacidad del paisaje para facilitar los flujos biológicos (Tischendorf y Fahrig 2000). Los hábitats fragmentados o alterados suelen ser altos en áreas dominadas por humanos. La comprensión

de los procesos y patrones en paisajes fragmentados requiere tener en cuenta la idoneidad de los hábitats alterados alrededor de los remanentes (es decir, los hábitats de la matriz) para la aparición o dispersión de organismos. Sin embargo, esto a menudo implica datos detallados y de largo plazo sobre la biología de las especies, que no están disponibles y su recopilación requiere mucho tiempo. Aunque la conectividad del paisaje depende de varios factores, la idoneidad de los hábitats de la matriz que rodean los remanentes para la aparición o dispersión de organismos ha sido comparativamente menos estudiada que el rol de los corredores. Utilizando la distribución y abundancia de pequeños mamíferos en un paisaje de bosque Atlántico fragmentado, Umetsu et al (2008) investigaron cómo el poder explicativo de modelos que describen la distribución de especies en remanentes de bosque varía entre variables de la estructura del paisaje que incorporan o no calidad de matriz. Para futuros modelos podría agregarse variables con ríos, rutas, asentamientos humanos, entre otros, para comprobar sus efectos en las distribuciones de los roedores.

De esta manera, las interacciones bióticas, como la competencia y la depredación, o los factores abióticos, como la precipitación o tipos de hábitats, desempeñan un papel significativo en los conjuntos divergentes de pequeños mamíferos. Los integrantes de un mismo ensamble pueden responder en forma diferente ante las mismas condiciones ambientales (Meserve et al. 2003; Meserve et al. 2011; Haythornthwaite y Dickman 2006).

Una de las lecciones aprendidas del modelo de simulaciones es que la presión de depredación no necesariamente cambia la distribución espacial de la especie, sino que regula la abundancia de las poblaciones y, al mantener un balance en las abundancias de especies en competencia, mitiga la exclusión competitiva y permite la coexistencia. En este estudio esto significa que no necesariamente debería esperarse la ausencia o presencia de una especie debido a la depredación, ya que el impacto principal es en la abundancia relativa, lo que es

invisible en los mapas y en los modelos metapoblacionales. Por esta razón, los resultados de los modelos de interacciones bióticas incorporados a este estudio centrado en la distribución (y no en la abundancia) deben interpretarse dentro del marco conceptual de los modelos metapoblacionales y de modelado de nicho ecológico espacialmente explícito. Es necesario advertir que el papel de las interacciones bióticas en la delimitación del área de distribución de las especies puede verse un tanto desdibujado, pero esto se debe precisamente a que se trata de modelos de distribución y no modelos de abundancia, en donde se esperarían resultados más notorios en cuanto al papel de las interacciones bióticas.

7. CONCLUSIONES FINALES A MODO DE SÍNTESIS

En esta tesis se generaron modelos de distribución de 14 especies de ensambles de roedores sigmodontinos de Patagonia a partir de sitios de presencias y factores abióticos y bióticos. Se pudo comprobar que las variables abióticas relacionadas a la precipitación y la temperatura permitieron predecir muy bien la distribución potencial de cada especie a una escala regional, en el rango de distribución completo, y el efecto que tienen los factores bióticos de depredación aérea y competencia interespecífica en la disposición espacial a nivel local.

Los patrones de distribución de especies de escala continental o subcontinental se explican claramente con indicadores climáticos, mayormente controlados por la temperatura. A escala regional se explican mejor con indicadores influenciados por la geología (la altura), formadores de gradientes ambientales en combinación con la temperatura y la precipitación. Entre las especies analizadas podemos encontrar dos grandes grupos, un ensamble de especies que habitan en el Bosque Patagónico y ecotono bosque-estepa, con clima húmedo y frío, que consta de *I. tarsalis.*, *G. valdivianus*, *P. macronyx*, *O. longicaudatus*, *L. micropus* y *A. hirta*. Las dos primeras especies con una distribución más estrecha, limitada a los Bosques Patagónicos, y las otras cuatro especies, con distribuciones más amplias penetrando al ecotono bosque-estepa, en una variedad de tipos de hábitats (bosques, matorrales, arbustos de estepa, en ambientes húmedos). Las distribuciones fueron descritas principalmente por variables relacionadas a la precipitación, temperaturas de los meses más húmedos y fríos. Por el otro lado, un segundo grupo de especies: *N. edwardsii*, *Eu. chinchilloides*, *E. morgani*, *Ph. Xanthopygus*, *E. typus*, *R. auritus* y *A. olivacea* se distribuyen en los ambientes áridos de

la Estepa Patagónica y el Monte. La variable que mayormente contribuyó en las distribuciones de muchas de estas especies fue la temperatura de los meses más cálidos (Bio 5).

Los modelos de distribución potencial generados permiten predecir satisfactoriamente las distribuciones sólo utilizando variables climáticas, coincidiendo con lo detallado según referencias por cada especie en el capítulo 3. Además, se observó que las áreas idóneas de cada especie permiten relacionar los tipos de hábitats que ocupan, infiriendo que la idoneidad podría ser un buen indicador de los hábitats que una especie ocupa.

Las interacciones bióticas comienzan a operar a escala local, modificando la disposición espacial de los individuos de cada especie, que forman ensambles controlados por reglas de coexistencia, segregando el nicho trófico. Dentro de los factores bióticos, las especies del mismo ensamble que pertenecen a diferentes gremios tróficos, hacen posible la coexistencia si presentan diferentes requisitos de recursos y hábitats. Entre las especies que pertenecen al mismo gremio trófico, competirán mayormente aquellas que comparten hábitats y requisitos alimenticios. En cuanto a la depredación, las áreas con mayor cobertura vegetal presentan refugio ante los depredadores para muchas especies, y también recursos de alimento (Bisceglia 2014). Aunque para algunos roedores del ambiente árido, que presentan distribuciones en ambientes abiertos con suelo desnudo, donde la cobertura vegetal es muy baja o suelo rocoso, algunas habitan entre roquedales que podrían utilizar también como refugios (como por ejemplo *E. chinchilloides* y *P. xanthopygus*; Pearson y Christie 1991; Pardiñas et al 2003), o el caso de *E. typus* que se distribuye en áreas de suelo mayormente desnudo y presenta atributos ecomorfológicos (patas traseras alargadas, locomoción saltatoria; Mares 1975) que podrían ser ventajosos para una mayor evitación de depredadores. De esta manera, la heterogeneidad del hábitat, la dieta, el tamaño corporal y las relaciones

intra e inter-específicas podrían influir y facilitar la coexistencia de especies dentro de cada hábitat o parche (Corbalán y Ojeda 2004).

La importancia de las interacciones bióticas debe considerarse dentro del contexto del entorno abiótico (Meserve et al. 2016). Las variaciones de las precipitaciones y de la disponibilidad de alimento pueden representar diferentes señales para cada una de las especies de micromamíferos (Previtali et al. 2009). En el estudio a largo plazo realizado por Meserve et al. (2003, 2016) sobre ensamblajes de micromamíferos y efectos de factores abióticos y bióticos, los cambios en el régimen de lluvias en el centro-norte de Chile parecen estar influyendo en la dinámica regional y local. Estos cambios probablemente son una consecuencia del cambio climático en curso (Jaksic 2001; Kelt y Meserve 2014) y han llevado a cambios dramáticos, un tanto sorprendentes e inesperados, en el conjunto de pequeños mamíferos y, a su vez, en el alcance de los impactos de los herbívoros en la comunidad vegetal (Meserve et al. 2016). En este sentido, cuando los recursos cambian los pequeños mamíferos pueden responder de varias maneras. Si los recursos se reducen pero durante un período relativamente corto, los animales pueden conservar su energía reduciendo su actividad temporalmente. En cambio, si la disminución en la disponibilidad de recursos es prolongada, pueden retrasar o, incluso, detener la actividad reproductiva y comenzar a explotar recursos alternativos. Sin embargo, la obtención de dichos recursos puede llevarlos a explorar e, incluso, permanecer, por períodos más largos, en aquellos lugares donde el riesgo de depredación es relativamente alto (Bisceglia 2014). Estas señales se verán traducidas en las respuestas de cada una de las especies a través de su dinámica poblacional (Bisceglia 2014), pero aún se desconocen las características ecofisiológicas capaces de predecir respuestas ante cambios en el ambiente. Por lo tanto, ante la variedad de factores

abióticos y bióticos, cada especie responderá de manera individual, según sus requisitos de nicho y estrategias adaptativas y fisiológicas.

La controversia sobre la influencia de los factores *top-down* o *bottom-up* en la estructuración de los ensambles de especies, o la influencia de los factores bióticos o abióticos en éstos, puede resolverse integrando ambas fuerzas dentro de la concepción jerárquica de la estructura natural, interpretada como un conjunto de ecosistemas anidados, donde los factores abióticos operan en la más altas jerarquías (clima, geología, geomorfología, hidrología, suelos) y los factores bióticos operan en las jerarquías más subordinadas (vegetación, fauna, hábitats). Cuanta más pequeña es la escala, mayor es la influencia de los factores bióticos y la intervención del azar, es decir, procesos estocásticos que escapan a los patrones que podamos modelar determinísticamente (Andrade et al., 2016). La interacción predador-presa es una de las hipótesis planteadas para explicar la existencia de ciclos poblacionales (Pearson 1985, Hanski et al. 1991, Krebs et al. 1995, Lambin et al. 2000, Gilg et al. 2003, Nie y Liu 2005) y determina la abundancia y la distribución tanto de depredadores como de presas (Begon et al. 2006).

El incremento de riqueza hacia el noroeste de la Patagonia puede vincularse con un paulatino incremento de la diversidad ambiental –por factores topográficos y climáticos– en el extenso gradiente semiárido patagónico. La heterogeneidad ambiental creciente que se verifica en las mesetas centrales y en el pedemonte se traduce en un aumento de la riqueza de especies, que alcanza su máximo en el ecotono bosque-estepa con una gran variedad de hábitats. Vinculando el incremento de la riqueza específica con una mayor disponibilidad de nichos y recursos generados por ambientes más heterogéneos (Kelt 1996; Pardiñas et al. 2003; Bernardis 2019). La importancia relativa de los diferentes factores que generan esta heterogeneidad varía con la escala (Gillson 2004) y la estructura de los ensambles de

pequeños mamíferos muestra diferencias con la heterogeneidad del hábitat (Corbalan y Ojeda 2004), la coexistencia o competencia por los recursos.

Considerando el incremento de la actividad antrópica, que lleva como consecuencia a la transformación del ambiente por cambios de uso de suelo (como el pastoreo, la fragmentación y los cambios climáticos globales), las distribuciones de los individuos se podrían verse afectados, algunos más que otras (Eg. Baltensperger y Huettmann 2018). Myers y col. (2009) concluyen que muchas especies del norte en Estados Unidos han sufrido recientemente contracciones de distribución hacia el norte y han disminuido en abundancia relativa, mientras que las especies del sur han extendido sus rangos hacia el norte y han aumentado en abundancia relativa. Esto sugiere que el calentamiento climático continuo podría cambiar sustancialmente la composición de la comunidad de pequeños mamíferos (Stephens y Anderson 2014). Baltensperger y Huettmann (2018), en Alaska, observaron este mismo patrón, las distribuciones de clima frío y las especies de pequeños mamíferos del interior experimentaron grandes disminuciones en el área mientras se desplazaban hacia el norte, hacia arriba en elevación y tierra adentro en todo el estado. En contraste, muchas especies del sur y continentales se expandieron por Alaska y también se movieron cuesta abajo y hacia la costa. Además, los ensamblajes de comunidades en todo el estado se mantuvieron constantes para 15 de las 17 especies, pero los cambios de distribución dieron como resultado ensamblajes de especies novedosas en varias regiones. De acuerdo a las especies de roedores sigmodontinos en Patagonia, es probable que suceda algo similar, la desertificación y la degradación son generalizadas en las tierras secas debido al calentamiento global y los efectos del rápido desarrollo económico, el crecimiento demográfico y la urbanización (Fu y Ma 2008; Huang et al. 2015). Algunos estudios indican el aumento de la intensidad hidroclimática se convertirá en una característica del calentamiento del siglo XXI,

lo que lleva a precipitaciones más breves, menos frecuentes y menos generalizadas y a un aumento de la duración de los períodos secos. Para la Patagonia se espera una desviación de la temperatura media anual esperada, un mayor calentamiento en la zona central de la Patagonia y una disminución de las precipitaciones anuales en la zona central de la Patagonia con un aumento en la zona sudoeste y noroeste (Barbero et al. 2008), agravando el proceso de degradación existente, debido a un aumento en el desequilibrio hídrico resultante de las mayores temperaturas y de la pequeña variación en las precipitaciones (Gonzalez et al. 2018). Un aumento de áreas áridas podría provocar una expansión del rango de distribución de especies que habitan en la Estepa y Monte y una reducción del rango de distribución de las especies de ambientes méxicos, del Bosque Patagónico.

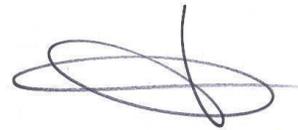
Según Lissovsky y Obolenskaya (2015), el rango de distribución basado en la probabilidad refleja con mayor precisión la distribución real de una especie en la naturaleza en comparación con los otros métodos actualmente disponibles para cartografiar la distribución de especies (Tupikova y Komarova 1979; Emel'yanova y Ogureeva 2006;). Refleja fenómenos que son observables al estudiar los rangos de distribución, el óptimo ecológico y diferentes probabilidades de captura de animales en diferentes partes de su rango de distribución. Dicho modelo es biológicamente significativo, ya que el algoritmo de cálculo de probabilidades es en general similar al algoritmo según el cual un animal busca un nuevo hábitat al expandir su rango: primero se colonizan los hábitats más adecuados y, una vez que se llenan, los animales comienzan a habitar sitios subóptimos. Este enfoque le da al investigador una vasta área de estudio. El desajuste entre la distribución observada y su modelo (rango de distribución potencial) no es menos interesante, ya que proporciona material para estudiar las interacciones espaciales entre especies ecológicamente cercanas en la interfaz de rangos de distribución, mejora la búsqueda de pequeños enclaves y aclarar el

efecto de factores históricos en el establecimiento de rangos de distribución (Lissovsy y Obolenskaya 2015).

Por lo tanto, estas técnicas de modelado de rangos de distribución potencial basadas en nichos, partiendo de datos puntuales, como así también el modelo propuesto en esta tesis que incorpora factores bióticos, permitirán un aumento considerable en la calidad del mapeo del rango de distribución como también una comprensión de la estructura de los rangos de distribución y los factores que influyen (Lissovsy y Obolenskaya 2015). Permiten mejorar el conocimiento de los requisitos ecológicos de una especie, como así también predecir las distribuciones de las especies a futuro, un aspecto importante ante el cambio climático y la actividad antrópica. Otra aplicación, en relación a los roedores, también es la epidemiológica, conocer la distribución y generar mapas de riesgo sobre las especies que son vectores de enfermedades, como por ejemplo el hantavirus (Eg. Andreo et al. 2014).



Lic. Trinidad Ruiz Barlett
Doctoranda



Dr. Adrián Monjeau
Director



Dra. M. Fabiana Laguna
Codirectora



Dr. Guillermo Abramson
Codirector

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramson, G, M.F Laguna., M.N Kuperman., J.A.Monjeau y J.L Lanata. 2017. On the roles of hunting and habitat size on the extinction of megafauna. *Quaternary International* 121: 12-23.
- Abramson, G. V., M. Kenkre, T. L. Yates y B.R. Parmenter. 2003. Traveling waves of infection in the hantavirus epidemics. *Bulletin of Mathematical Biology* 65: 519–534.
- Abramson, G. y V. M. Kenkre. 2002. Spatio-temporal patterns in the hantavirus infection. *Physical Review E* 66: 11–912.
- Aguirre, M.A., G. Abramson, A.R. Bishop y V.M. Kenkre. 2002. Simulations in the mathematical modeling of the spread of the hantavirus. *Physical Review E* 66:041908.
- Alarcón, O., G. D'ellia, E. P. Lessa y U.F.J. Pardiñas. 2011. Phylogeographic structure of the fossorial long-clawed mouse *Chelemys macronyx* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoological Studies* 50: 682–688.
- Albanese, S., D. Rodríguez y R.A. Ojeda. 2011. Differential use of vertical space by small mammals in the Monte desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 92:1270–1277.
- Anderson, R.P., M. Góme Laverde y A.T. Peterson. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: Insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11: 131-141.
- Andrade, A. 2020. Small mammal species turnover in response to climatic variations during the Holocene in Patagonia: A paleo-landscape reconstruction. *Journal of Arid Environments* 173, Article 104023.
- Andrade, A. 2009. Ecología geográfica y biodiversidad de los pequeños mamíferos de la Meseta de Somuncurá (provincias de Río Negro y del Chubut). Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Andrade, A., J.F. Saraiva de Menezes y J.A Monjeau. 2016. Are owl pellets good estimators of prey abundance? *Journal of King Saud University – Science* 28: 239–244
- Andrade, B. O., et al. 2015. Grassland degradation and restoration: a conceptual framework of stages and thresholds illustrated by southern Brazilian grasslands. *Natureza & Conservação* 13: 95–104.

- Andrade, A. y J.A Monjeau. 2014. Patterns in community assemblage and species richness of small mammals across an altitudinal gradient in semi-arid Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environment* 106: 18-26.
- Andreo, V., Glass, G., Shields, T. *et al.* 2011. Modeling Potential Distribution of *Oligoryzomys longicaudatus*, the Andes Virus (Genus: *Hantavirus*) Reservoir, in Argentina. *EcoHealth* 8, 332–348. <https://doi.org/10.1007/s10393-011-0719-5>
- Andreo, V., M. Neteler, D. Rocchini, C. Provensal, S. Levis, X. Porcasi, A. Rizzoli, M. Lanfri, M. Scavuzzo, N. Pini, D. Enria y J. Polop. 2014. Estimating Hantavirus Risk in Southern Argentina: A GIS-Based Approach Combining Human Cases and Host Distribution. *Viruses* 6: 201-222.
- Astorga, F., L.E. Escobar, D. Poo-Munoz, J. Escobar-Dodero, S. Rojas-Hucks, A. Penafiel-Ricaurte, F. Toro, F.T. Pena-Gomez y A.T. Peterson. 2018. Distributional ecology of Andes hantavirus: a macroecological approach Astorga et al. *Int J Health Geogr* 17:22.
- Baltensperger A.P. y Huettmann. 2015. Predicted Shifts in Small Mammal Distributions and Biodiversity in the Altered Future Environment of Alaska: An Open Access Data and Machine Learning Perspective. *PLoS ONE* 10: e0132054. doi:10.1371/journal.pone.0132054
- Barbero N., C.Rössler, P. Canziani. 2008. Cambio climático y viticultura: Variabilidad climática presente y futura y aptitud Vitícola en 3 localidades de la Patagonia. *Revista Enología* N°2, año V
- Bascompte, J. y R.V. Solé. 1998. Effects of habitat destruction in a prey-predator metapopulation model, *Journal of Theoretical Biology* 195: 383–393.
- Bascompte, J. y R.V., Solé. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *J. Anim. Ecol.* 65: 465–473.
- Barquez, R. M., M.M. Díaz y R.A. Ojeda. 2006. *Mamíferos de Argentina Sistemática y Distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, Argentina, 330pp.
- Barquez, R.M., M.A. Mares y R.A. Ojeda. 1991. *Mamíferos de Tucumán*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma.
- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S.P. Maher, T. Peterson, J. Soberón y F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: 1810–1819.
- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology, From Individuals to Ecosystems*. 4° Edition edition. Blackwell Publishing. 759 páginas.

- Begon M., J.I. Harper y C.R. Townsend. 1995. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications Eds. 886 pp.
- Belloq, M. I. y F. O. Kravetz. 1990. Practical and theoretical implications of perch use for avian predator on rodent populations. *Ecosur* 16:61-67.
- Bernardis, A.M. 2019. Ensamblajes de micromamíferos terrestres no-voladores de la región extra-andina de la provincia del Neuquén (Argentina). Ph.D. dissertation. Universidad nacional de La Plata
- Bickford, D., D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram y I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 148-155.
- Birney, E. C., G. E. Nordquist, R. S. Sikes y J. A. Monjeau. 2000. Small mammal assemblage composition in Minnesota: ecogeographic versus ecological influences. Pp. 95–124 in *Reflections of a naturalist: papers honoring Professor Eugene D. Fleharty* (J. R. Choate, ed.). Forts Hays Studies, Special Issue 1, Forts Hays, Kansas.
- Birney, E. C., J. A. Monjeau, C. J. Phillips, R. S. Sikes y I. Kim. 1996a. *Lestodelphis halli*: new information on a poorly known Argentine marsupial. *Mastozoología Neotropical* 3:171–181.
- Birney, E. C., R. S. Sikes, J. A. Monjeau, N. Guthmann y C. J. Phillips. 1996b. Comments on Patagonian marsupials of Argentina. Pp. 149–154 en *Contribution in mammalogy, a memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones Jr.* (H. H. Genoways and R. J. Baker, eds.). Museum of Texas Tch University Press, Lubbock, Texas.
- Bisceglia, S.B.C. 2014. Los efectos de los cambios en las condiciones climáticas y ambientales sobre un ensamble de roedores sigmodontinos y la respuesta de sus principales depredadores en un área protegida de la ecorregión del Monte. Ph.D. dissertation. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Bisigato, A.J. y M.B. Bertiller, 1997. Grazing Effects on Patchy Dryland Vegetation in Northern Patagonia. *Journal of Arid Environment* 36 (4): 639-53.
- Bonino N., C. Cabezas, C. Chehebar, D. De Lamo, J.A. Monjeau y S.L. Saba. 1995. Mamíferos Continentales Patagónicos. Pp. 62–71 en *Recalificación del Estado de Conservación de la Fauna Silvestre Argentina, Región Patagónica* (C. Ubeda, D. Grigera, D. de Lamo, and A. Reza, eds). Dirección de Fauna y Flora Silvestres, Secretaría de Recursos Naturales y Ambiente Humano y C.A.R.P.F.S. Consejo Asesor Regional Patagónico de la Fauna Silvestre, Buenos Aires, Argentina.
- Bowers, M.A. y Brown, J.H. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance of community structure? *Ecology* 63: 391-400.

- Box, E.O. 1981. Predicting physiognomic vegetation types with climate variables. *Vegetatio* 45: 127–139.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Brown, J.S. 1989. Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59: 1–20.
- Brown, J.H. y E.J. Heske. 1990. Temporal changes in a Chihuahuan desert rodent community, *Oikos* 59: 290-302.
- Brown J. H. y M.A. Kurzius. 1987. Composition of desert rodent faunas: combinations of coexisting species. *Ann. Zool. Fennici* 24: 227-237.
- Brown, J. H., D.A. Kelt y B.J. Fox. 2002. Assembly rules and competition in desert rodents. *American Naturalist* 160: 815–818.
- Brown, J.H., D.W. Davidson, J.C. Munger y R.S. Inouye. 1986. Experimental community ecology: The desert granivore system. Pp. 41–61 en Diamond J, Case TJ, eds. *Community Ecology*. New York: Harper and Row.
- Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, R.O. y Gómez A.D, 1999. Eco-regiones de la Argentina. Programa de Desarrollo Institucional, Componente de Política Ambiental, Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press. 269 pp
- Campos C. M., R.A. Ojeda, S. Monge y M. Dacar. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26:142-149.
- Campos, C.M. 1997. Utilización de recursos alimentarios por mamíferos medianos y pequeños del Desierto del Monte. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Exactas, Físicas y Naturales, U.N.C.
- Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14:42.
- Carbajo, A.E. y U.F.J. Pardiñas. 2007. Spatial distribution model of a Hantavirus reservoir, the long-tailed colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), in Argentina. *Journal of Mammalogy*, 88: 1555–1568.
- Cavia, R., I. E. Gómez Villafañe, E. A. Cittadino, D. N. Bilenca, M. H. Miño, y M. Busch. 2005. Effects of cereal harvest on abundance and spatial distribution of the rodent *Akodon azarae* in central Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107:95-99.

- Chillo, V., D. Rodríguez y R. Ojeda. 2010. Niche partitioning and coexistence between two mammalian herbivores in the Dry Chaco of Argentina. *Acta Oecologica* 36: 611-616.
- Chillo, V. 2013. Respuestas de la biodiversidad a gradientes de perturbación por pastoreo en el desierto del Monte central, Argentina. Universidad Nacional de Córdoba, Tesis doctoral.
- Christie, M.I. 1983. Informe preliminar del relevamiento de fauna de los Parques Nacionales Lanín y Nahuel Huapi. Vol. III: Mamíferos. Argentina, Administración de Parques Nacionales.
- Cody, M. 1974. Competition and structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Cody M. y J. Diamond. 1975. Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press.
- Connor E.F. y D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology* 60: 1132-1140.
- Corbalán, V.E. 2004. Uso de hábitat y ecología poblacional de pequeños mamíferos del desierto del Monte central, Mendoza, Argentina. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina
- Corbalán V. 2006. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte Desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 65: 102-110.
- Corbalán V. y R. Ojeda. 2004. Spatial and temporal organization of small mammal communities in Monte desert, Argentina. *Mammalia* 68: 5-14.
- Corbalán V., S. Tabeni, y R.A. Ojeda. 2006. Assessment of habitat quality for four small mammal species of the Monte Desert, Argentina. *Mamm Biol* 71: 227-237
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.02.002>
- Cueto V.R. 2006. Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* 21:1-13
- Cueto, G. R., P. Teta, y P. De Carli. 2007. Rodents from southern Patagonian semi-arid steppes (Santa Cruz Province, Argentina). *Journal of Arid Environments* 72:56-71.
- D'Elía, G., R. Barria y P. Teta. 2016. First record of the genus *Notiomys* Thomas 1890 (Rodentia, Cricetidae) for Chile. *Therya* 7: 315-319.
- Da Silva, C.C. 2011. Filogeografía del género *Eligmodontia* (Rodentia: Cricetidae) en la Patagonia Argentina. Ph.D. dissertation. Universidad de la República de Uruguay, Montevideo, Uruguay.

- Davies, J., L. Poulsen, B. Schulte-Herbrüggen, K. Mackinnon, N. Crawhall, W.D. Henwood, N. Dudley, J. Smith y M. Gudka, 2012. Conserving Dryland biodiversity. UICN, UNEP-WCMC y UNCCD. xii + 84
- Davis, A.J., L.S. Jenkinson, J.H. Lawton, B. Shorrocks y S. Wood. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391: 783–786.
- de Villafañe, G., J. Merler, R. Quintana, y R. Bo. 1992. Habitat selection in cricetine rodent populations on maize field in the Pampa Region of Argentina. *Mammalia* 56:215- 229.
- de Villafañe, G., R. Quintana, J. Merler, y S. M. Bonaventura. 1994. Selección de hábitat y efecto de la densidad en *Akodon azarae* y *Calomys laucha* (Mammalia, Rodentia, Muridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 29:113-123.
- del Valle, H.F., Labraga, J.C., Goergen, J., 1995. Biozonas de la región Patagónica. Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la Patagonia (informe final de la etapa 1). Proyecto INTA-GTZ, Río Gallegos – Trelew – Puerto Madryn – Bariloche, Argentina, pp. 37-55.
- Díaz, G.B y R.A. Ojeda, 1999. Kidney structure and allometry of Argentine desert rodents. *Journal of Arid Environments* 41: 453–461.
- Díaz M.M. y R.M. Barquez. 1999. Contributions to the knowledge of the mammals of Jujuy Province, Argentina. *The Southwestern Naturalist* 44:324-333.
- Díaz M.M. y R.M. Barquez. 2002. Los mamíferos de Jujuy, Argentina. Editorial L O L A, Argentina.
- Díaz M.M., J.K. Braun, M.A. Mares y R.M. Barquez. 2000. An update of the taxonomy, systematics, and distribution of the mammals of Salta province, Argentina. *Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma* 10:1-52.
- Díaz, M.M., Teta P., Pardiñas U.F.J. y R. Barquez. 2006. *Phyllotini Vorontzov, 1959*. Pp. 175-189, in: Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución (ed. R. Barquez, M. Díaz and R. Ojeda). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza.
- Diamond, J., y T.J. Case, 1986. *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York, USA.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of Species Communities, en *Ecology and Evolution of Communities* (M. Cody and J. Diamond, eds). Belknap Press.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G.L., García Marquéz, J.R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2012.

- Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 027–046.
- Dudik, M., S.J. Phillips y R.E. Schapire, 2004. Performance guarantees for regularized maximum entropy density estimation. En: *Proceedings of the 17th Annual Conference on Computational Learning Theory*, ACM Press, New York, pp. 655–662.
- Eastman, J.R., 1990. IDRISI: A grid-based geographic analysis system; software version: IDRISI version 3.2. Clark University, Worcester, MA.
- Elith, J., C. Graham, R. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129.
- Emel'yanova, L.G. y G.N., Ogureeva. 2006. *Biogeograficheskoe kartografirovaniye (Biogeographic Mapping)*, Moscow: Mosk. Gos. Univ.
- Escobar, L., A. Lira-Noriega, G.A. Medina-Voge y T. Peterson, 2014. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health* 9: 221-229.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.
- Feller, W. 1967. *An introduction to probability theory and its applications*. 3rd ed, Wiley, New York.
- Fitzpatrick M.C., J.F. Weltzin, N.J. Sanders y R.R. Dunn. 2007. The biogeography of prediction error: Why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography* 16: 24-33.
- Flueck, W.T., J.M. Smith-Flueck y J.A. Monjeau. 2011. Protected areas and extensive production systems: a phosphorus challenge beyond human food. *BioScience* 61: 582.
- Forman, R.T.T., Gordon, M., 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Formoso, A.E. 2013. *Ensambls de micromamíferos y variables ambientales en Patagonia continental extra – andina Argentina*. Ph.D. dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Formoso, A.E., D.E Udrizar Sauthier, P. Teta y U.F.J. Pardiñas. 2011. Dense-sampling reveals a complex distributional pattern between the southernmost marsupials *Lestodelphys and Thylamys* in Patagonia, Argentina. *Mammalia* 75: 371–379.
- Fraschina, J., C. Knight, y M. Busch. 2009. Foraging efficiency of *Akodon azarae* under different plant cover and resource levels. *Journal of Ethology* 27:447.
- Fu, C. B. y Ma, Z. G. 2008. Global change and regional aridification. *Chin. J. Atmos. Sci.* 32, 752-760.

- Gaston, K.J. 2003. The structure and dynamics of geographic range. Oxford University Press.
- Giannoni, S.M., M. Dacar, P. Taraborelli, C.E. Borghi. 2001. Seed hoarding by rodents of the Monte desert, Argentina. *Austral Ecology* 26: 259-263.
- Gil G. Y S. Heinonen Fortabat. 2003. Lista comentada de los mamíferos del Parque Nacional Baritú (Salta, Argentina). *Acta Zoológica Lilloana* 47:117-135.
- Gilg, O., I. Hanski y B. Sittler. 2003. Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator- Prey Community. *Science* 302:866-868
- Giménez, A., N.P. Giannini, M.I. Schiaffini y G.M. Martin. 2015. Geographic and potential distribution of a poorly known South American bat, *Histiotus macrotus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica* 17: 143–158.
- Gonnet, J.M. y R.A. Ojeda., 1998. Habitat use by small mammals in the arid Andean foothills of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environ-ments* 38: 349-357.
- Gonzalez C.C., Llorens M., Calderon D.A. 2018. Principales impactos esperados y actividades de adaptación propuestas frente al cambio global para el centro-norte del Chubut, Patagonia Argentina. *Naturalia Patagónica* 11: 43-58.
- Graham, R.W., et al. 1996. Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations. *Science* 272: 1601–1606.
- Guidobono, J.S. 2013. Dinámica poblacional de roedores en agroecosistemas y su relación con variables ambientales. Ph.D. dissertation, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Guisan, A., y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Guthmann, N., M. Lozada, J. A. Monjeau y K. M. Heinemann. 1997. Population dynamics of five sigmodontine rodents of northwestern Patagonia. *Acta Theriologica* 42: 143–152.
- Gutiérrez, E. E., R.A. Boria y R.P. Anderson. 2014. Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography* 37: 741–753.
- Gutiérrez D., P. Fernández, A.S. Seymour y D. Jordano. 2005. Habitat distribution models: Are mutualist distributions good predictors of their associates? *Ecological Applications* 15: 3-18.
- Grant, P.R. 1968. Bill size, body size, and the ecological adaptation of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Biology* 17: 319-333.

- Grabherr, G. y S. Kojima. 1993. Vegetation diversity and classification systems. Pp 218-232, en (A.M. Solomon y H. Shugart, eds). *Vegetation Dynamics & Global Change*. Chapman and Hall, New York. Hebblewhite M., E.H. Merrill y T.L. McDonald. 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf-elk predator-prey system. *OIKOS* 111: 101-111.
- Huang, J., H. Yu, X. Guan, G. Wang y R. Guo. 2015. Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature climate change*. Doi: 10.1038/nclimate2837
- Hang-Kawang, L. y S.L. Pimm. 1993. The assembly of ecological communities: a minimalist approach. *Journal of Animal Ecology* 62:749-765.
- Hanski, I., L. Hansson y H. Henttonen. 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60:353-367.
- Haythornthwaite, A. y C.R. Dickman. 2006. Distribution, abundance and individual strategies: a multi-scale analysis of dasyurid marsupials in arid central Australia. *Ecography* 29: 285-300.
- Heinemann, K., N. Guthmann, M. Lozada y J. A. Monjeau. 1995. Área de actividad de *Abrothrix xanthorhinus* (Muridae, Sigmodontinae) e implicaciones para su estrategia reproductiva. *Mastozoología Neotropical* 2: 23-30.
- Heinonen S. y A. Bosso. 1994. Nuevos aportes para el conocimiento de la mastofauna del Parque Nacional Calilegua (Provincia de Jujuy, Argentina). *Mastozoología Neotropical* 1:51-60.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of the Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana, Zoology* 46: 1-524.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones y A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hillyard, J., C.J. Phillips, E.C Birney, J.A Monjeau, R.S. Sikes. 1997. Mitochondrial DNA analysis and zoogeography of two species of silky desert mouse *Eligmodontia*, in Patagonia. *Mammalian Biology* 62: 281-292.
- Huete, A.R. 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sens. Environ.* 25: 295-309.
- Huete, A., K. Didan, T. Miura, E.P. Rodriguez, X. Gao, L.G. Ferreira. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sens. Environ.* 83: 195-213.
- Hunter M.D. y Price P.W. 1992. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.

- Hutchinson, G.E. 1978. An introduction to population ecology. New Heaven: Yale University Press.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145-159.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415–427.
- Jaksic F. M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24: 241-250.
- Jaksic, F. M. 1986. Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:209-221.
- Jayat J.P. y S. Pacheco. 2006. Distribución de *Necomys lactens* y *Phyllotis osilae* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) en el noroeste argentino: modelos predictivos basados en el concepto de nicho ecológico. *Mastozoología Neotropical* 13:69-88.
- Jayat, J.P., P.E. Ortiz, P. Teta, U.F.J. Pardiñas y G. D'Elía. 2006. Nuevas localidades Argentinas para algunos roedores sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae). *Mastozoología Neotropical* 13: 51-67.
- Ji L., L. Zhang, J. Rover, B.K. Wylie, X. Chen. 2014. Geostatistical estimation of signal-to-noise ratios for spectral vegetation indices. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 96: 20–27.
- Johnson, D.H. 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Kadmon R., O. Farber y A. Danin. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications* 13: 853-867.
- Kelt, D.A. 1994. The natural history of small mammals from Aisen Region, southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 183-207.
- Kelt, D.A. y P.L. Meserve. 2014. Status and challenges for conservation of small mammal assemblages in South America. *Biol. Rev.* 89: 705-722.
- Kelt, D.A., Taper M.L. y P.L. Meserve. 1995. Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals. *Ecology* 76: 1283-1296.
- Kelt, D.A., R.E. Palma, M.H. Gallardo, J.A. Cook. 1991. Chromosomal multiformity in *Eligmodontia* (Muridae, Sigmodontinae), and verification of the status of *E. morgani*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 352-358.

- Kim, I., C.J. Phillips, J.A. Monjeau, E.C. Birney, K. Noack, D.E. Pumo, R.S. Sikes, y J.A. Dole. 1998. Habitat islands, genetic diversity, and gene flow in a Patagonian rodent. *Molecular Ecology* 7: 667–678.
- Klijn, F. y H.A. Udo de Haes. 1994. A hierarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. *Landscape Ecology* 9: 89-104.
- Kotler, B.P. 1989. Temporal variation in the structure of a desert rodent community. En: Morris, D.W. Abramsky, Z., Fox, B.J. y M.R. Willig (Eds.), *Patterns in the structure of mammalian communities*, pp. 127-139. Texas: Texas Technical University Press. 266 pp.
- Kotler, B. y J. Brown. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 281-307.
- Kramer, K. M., J.A. Monjeau, E.C. Birney y R.S. Sikes. 1999. *Phyllotis xanthopygus*. *Mammalian Species* 617: 1–7.
- Krebs, C. J., S. Boutin, R. Boonstra, A. R. E. Sinclair, J. N. M. Smith, y R. Turkington. 1995. Impact of food and predation on the Snowshoe hare cycle. *Science* 269:1112- 1115.
- Laguna, M.F., G. Abramson, M.N. Kuperman, J.L. Lanata, J.A. Monjeau. 2015. Mathematical model of livestock and wildlife: Predation and competition under environmental disturbances. *Ecological Modelling* 309–310: 110–117.
- Lambin, X., S.J. Petty y J.L. Mackinnon. 2000. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology* 69:106-119.
- Lanzone, C. y R.A. Ojeda, 2005. Citotaxonomía y distribución del género *Eligmodontia* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 12: 73–77.
- Lanzone, C., C. Labaroni, N. Suárez, D. Rodríguez, M.L. Herrera, A.D. Bolzán. 2015. Distribution of Telomeric Sequences (TTAGGG)_n in Rearranged Chromosomes of Phyllotine Rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). *Cytogenetic Genome Research* 147: 247-252.
- Lanzone, C., R.A. Ojeda, M.H. Gallardo. 2007. Integrative taxonomy, systematics, and distribution of the genus *Eligmodontia* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in the temperate Monte Desert of Argentina. *Mammalian Biology* 72: 299–312.
- Larrieu, E., et al. 2003. Hantavirus seroprevalence in rodents and human cases in southern Argentina. *Revista Brasileira de Epidemiologia* 6: 68–75.
- León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo, A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125–144.

- Lessa, E.P., G. D'Elia, U.F.J. Pardiñas. 2010. Genetic footprints of late Quaternary climate change in the diversity of Patagonian- Fuegian rodents. *Molecular Ecology* 19: 3031–3037.
- Levis S., S.P. Morzunov, J.E. Rowe, D. Enria, N. Pini, G. Calderón, M. Sabattini y S.C. ST. Jeor. 1998. Genetic diversity and epidemiology of Hantaviruses in Argentina. *Journal Infectious Diseases*, 177: 529–538.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Levins R. y D. Culver. 1971. Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. *PNAS*. 68: 1246-1248
- Lissovsy, A.A. y E.V. Obolenskaya. 2015. A study of the distribution ranges of small mammals in southeastern Transbaikalia using ecological niche-based modeling methods. *Biol Bull Rev* 5, 233–248. <https://doi.org/10.1134/S2079086415030056>
- Lozada, M., N. Guthmann y N. Baccala. 2000. Microhabitat selection of five sigmodontine rodents in a forest–steppe transition zone in northwestern Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environments* 35:85–90
- Lozada, M., J.A. Monjeau, K. Heinemann, N. Guthmann y E.C. Birney. 1996. *Abrothrix xanthorhinus*. *Mammalian Species* 540:1–6.
- MacArthur, R. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton University Press.
- Mares, M.A. 2002. *A Desert Calling: Life in a Forbidding Landscape*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mares, M. A. 1993a. Heteromyids and their ecological counterparts: a pandesertic view of rodent ecology. En: Genoways, H. H. & Brown, J. H. (Eds). *The Biology of the Family Heteromyidae*. Special Publication No. 10, American Society of Mammalogists, pp. 652–713.
- Mares, M.A. 1993b. Desert rodents, seed consumption, and convergence: the evolutionary shuffling of adaptations. *BioScience* 43: 372–379.
- Mares, M.A. 1980. Convergent evolution among desert rodents: a global perspective. *Bulletin of Carnegie Museum* 16: 1–51.
- Mares, M.A., 1977. Water economy and salt balance in a South American desert rodent, *Eligmodontia typus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 56: 325–332.
- Mares, M.A. 1975a. Observations of Argentine desert rodent ecology, with emphasis on water relations of *Eligmodontia typus*. In: Prakash, I. & Ghosh, P. K. (Eds). *Rodents in Desert Environments*. W. Junk, The Hague, The Netherlands, pp. 155–175.

- Mares, M.A., J.K. Braun, B.S. Coyner y R.A. Van Den Bussche. 2008. Phylogenetic and biogeographic relationships of gerbil mice *Eligmodontia* (Rodentia, Cricetidae) in South America, with a description of a new species. *Zootaxa* 1753: 1–33.
- Mares M.A., R.A. Ojeda, J.K. Braun y R.M. Barquez. 1997. Systematics, distribution, and ecology of the mammals of Catamarca Province, Argentina. Pp. 89-141, en: *Life among the muses: Papers in honor of James S. Findley* (T L Yates, W L Gannon y D E Wilson, eds.). Special Publication, The Museum of Southwestern Biology 3.
- Mares M.A., R.A. Ojeda y R.M. Barquez. 1989. Guía de los mamíferos de la provincia de Salta, Argentina. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Mares M.A., R.A. Ojeda y M.P. Kosco. 1981. Observations on the distribution and ecology of the mammals of Salta Province, Argentina. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History* 50:151-206.
- Mateo R.G., A.M. Felicísimo y J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 217-240
- Mateo R.G., A.M. Felicísimo y J. Muñoz. 2010. Effects of the number of presences on the reliability and stability of MARS species distribution models: The importance of regional niche variation and ecological heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 21: 908-922.
- Matyukhina, D.C., Miquelle, D.G., Murzinc, A.A., Pikunov, D.G., Fomenkod, P.V., Aramilev, V.V., Litvinov, M.N., Salkina, G.P., Seryodkinc, I.V., Nikolaevg, I.G., Kostyriag, A.V., Gaponovh, V., Yudin V.G., Dunishenko, Y.M., Smirnov, E.N., Korkishkok, V.G., Marino, J., 2014. Assessing the influence of environmental parameters on Amur Tiger distribution in the Russian Far East using a Maxent modeling approach. *Achievements in the Life Sciences* 8: 95–100.
- Martin, G.M. 2011. Geographic distribution of *Rhyncholestes raphanurus* Osgood, 1924 (Paucituberculata: Caenolestidae), an endemic marsupial of the Valdivian Temperate Rainforest. *Australian Journal of Zoology* 59:118–126.
- Martin, G.M. 2010a. Geographic distribution and historical occurrence of *Dromiciops gliroides* Thomas (Metatheria: Microbiotheria). *Journal of Mammalogy* 91:1025–1035.
- Martin, G.M. 2010b. Mammalia, Rodentia, Cricetidae, *Irenomys tarsalis* (Philippi, 1900): new records for Argentina and filling gaps. *CheckList* 6:561–563.
- Martin, G.M. 2008. Sistemática, distribución y adaptaciones de los marsupiales Patagónicos. Ph.D. dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

- Martin, G.M. y L. Piudo. 2019. *Irenomys tarsalis*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- May, R.M. y R.H. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Science*. 69: 1109-1113.
- McMaster, R. y E. Sheppard. 2004. “Introduction: scale and geographic inquiry”, in Sheppard, E. and R. McMaster (eds.), *Scale and geographic inquiry: nature, society and method*, Blackwell Publishing, Oxford, pp. 1-22.
- Meserve, P.L., D.A. Kelt, J.R. Gutiérrez, M.A. Previtali y W.B. Milstead. 2016. Biotic interactions and community dynamics in the semiarid thorn scrub of Bosque Fray Jorge National Park, north-central Chile: A paradigm revisited. *Journal of Arid Environments* 126: 81-88
- Meserve, P.L., D.A. Kelt, M.A. Previtali, W.B. Milstead y J.R. Gutiérrez. 2011. Global climate change and small mammal populations in north-central Chile. *Journal of Mammalogy* 92:1223–1235
- Meserve, P.L., D.A. Kelt, W.B. Milstead y J.R. Gutiérrez. 2003. Thirteen Years of Shifting Top- Down and Bottom-Up Control. *BioScience* 53: 633-646.
- Meserve P.L., W.B. Milstead y J.R. Gutiérrez. 2001. Results of a food addition experiment in a north-central Chile small mammal assemblage: Evidence for the role of “bottom-up” factors. *Oikos* 94: 548–556.
- Meserve P.L., W.B. Milstead, J.R. Gutiérrez y F.M. Jaksic. 1999. The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: Results of a long-term experiment. *Oikos* 85: 364–372.
- Meserve, P.L., Yunger, J.A., Gutiérrez, J.R., Contreras, L.C., Milstead, W.B., Lang, B.K., Cramer, K.L., Herrera, S., Lagos, V.O., Silva, S.I., Tabilo, E.L., Torrealba, M.A. y F.M. Jaksic. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy*, 76: 580-595.
- Merow, C., M.J. Smith, y J.A. Silander. 2013. A practical guide to Maxent for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36: 1058–1069.
- Merritt, E.J. 1973. *Ecology: an evolutionary approach*. Indiana University. Addison-Wesley Publishing Company. 493 pp.
- Millán de la Peña, N., A. Butet, Y. Delettre, G. Paillat, P. Morant, L. Le Du, y F. Burel. 2003. Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18:265-278.

- Monjeau, J.A. 2010. Conservation crossroads and the role of hierarchy in the decision-making process. *Natureza & Conservação* 8: 1–8.
- Monjeau, J.A. 1989. *Ecología y distribución geográfica de los pequeños mamíferos del Parque Nacional Nahuel Huapi y áreas adyacentes*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 258 pp.
- Monjeau, J.A., B. Araujo, G. Abramson, M. Kuperman, M.F. Laguna y J.L. Lanata. 2017. The controversy space on Quaternary megafaunal extinctions. *Quaternary International* 12: 1-11
- Monjeau, J.A., J.R. Rau y C.B. Anderson. 2015. El síndrome del factor de impacto y la ética ambiental en América Latina: ¿ha llegado el tiempo de la insurrección? *Cuadernos de Ética* 30: 2-19.
- Monjeau, J.A., J. Smith-Flueck y W.T. Flueck. 2013. The need to unmask lurking false friends: sustainability is a state, not a process! *Natureza & Conservação* 10:4–8.
- Monjeau, J. A., C.H. Rotela, M.L., J. Márquez, C.M. Scavuzzo, M. Stanulescu, M.J. Nabte y E. Gonzalez Rial. 2011. Estimating habitat suitability for potential hantavirus reservoirs in north-western Patagonia using satellite imagery: searching for the best predictive tools. *Mammalian Biology* 76:409–416.
- Monjeau, J.A., E.C. Birney, L. Ghermandi, R.S Sikes, L. Margutti y C.J. Phillips. 1998. Plants, small mammals, and the hierarchical landscape classifications in Patagonia. *Landscape Ecology* 13: 285–306.
- Monjeau, J.A., R.S. Sikes, E.C. Birney, N. Guthmann y C.J. Phillips. 1997. Small mammal community composition within the major landscape divisions of Patagonia, Southern Argentina. *Mastozoología Neotropical* 4: 113-127.
- Monjeau, J. A., N. Bonino y S. L. Saba. 1994. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 1: 143–156.
- Monjeau, J.A., J. Tort, J. Marquez, A. Di Vincenzo, P. Jayat, S. Nazar Anchorena y F. Polop. 2009. Latitudinal patterns of species richness distribution in South American carnivores. *Mastozoología Neotropical* 16: 2-19.
- Monteverde M.J. 2013. Selección de hábitat denso-dependiente y riesgo de exposición al Hantavirus “Andes”: un estudio experimental con un ensamble de roedores en Patagonia norte, Argentina. Ph.D. dissertation, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Monteverde, M. J. y K. Hodara. 2017. Movimientos de roedores intra- e inter-ambiente y riesgo de exposición al Hantavirus “Andes” en Patagonia norte, Argentina. *Ecología Austral* 27: 279–289.

- Monteverde, M., L. Piudo, R.E. González-Ittig, M.C. Provensal, A.E. Formoso, A. Andrade. 2019. *Oligoryzomys longicaudatus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Morello, J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana II. Universidad Nacional de Tucumán. Inst. Miguel Lillo, Tucumán.
- Movia, C.P., A. Soriano y R.J.C. León. 1987. La vegetación de la cuenca del río Santa Cruz. Darwiniana, 28: 9-78.
- Mukherjee, S., S.P. Goyal, A.J.T. Johnsingh, y M.R.P. Leite Pitman. 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. Journal of Zoology 262:405-411.
- Musser, G.G., y M.D. Carleton. 2005. Superfamily *Muroidea*. In: Wilson, D.E. y Reeder, D.M. (Eds). Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, pp. 894-1529.
- Myers, P., B.L. Lundrigan, S.M.G. Hoffman, A.P.Haraminac, y S.H. Seto. 2009. Climate-induced changes in the small mammal communities of the northern Great Lakes region. Global Change Biology 15:1434–1454.
- Nabte, M., A. Marino, M. Rodriguez, J.A. Monjeau, y S. Saba. 2013. Range management affects native ungulate populations in Península Valdés, a World Natural Heritage. PLoS One 8:e55655.
- Nabte, M. J., S. L. Saba, and J. A. Monjeau. 2009. Mamíferos terrestres de la Península Valdés: lista sistemática comentada. Mastozoología Neotropical 16: 109–120.
- Nie, H. y J. Liu. 2005. Regulation of root vole population dynamics by food supply and predation: a two-factor experiment. Oikos 109:387-395.
- Novillo, A., A. Andrade. 2019. *Euneomys chinchilloides*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Noy-Meir, I. 1979/80. Structure and function of desert ecosystems. Israel Journal of Botany, 28: 1-19.
- Núñez-Penichet, C., M. Cobos Cobos, J. Amaro and A. Cañamero. 2016. Distribución potencial del género *Omphalea* (Euphorbiaceae) en Cuba: Aproximación a su distribución real / Potential distribution of the genus *Omphalea* (Euphorbiaceae) in Cuba: Approach to its actual distribution. Revista Del Jardín Botánico Nacional 37:165-175. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/44318551>

- Ojeda R.A. y M.A. Mares. 1989. A biogeographic analysis of the mammals of Salta province, Argentina. Patterns of species assemblage in the neotropics. Special Publications, The Museum Texas Tech University 27:1-66.
- Ojeda, A.A., G. D'Elía y R.A. Ojeda. 2005. Taxonomía alfa de *Chelemys* y *Euneomys* (Rodentia, Cricetidae): el número diploide de ejemplares topotípicos de *C. macronyx* y *E. mordax*. Mastozoología Neotropical 12:79–82.
- Ojeda, R. A., P. G. Blendinger y R. Brandl. 2000. Mammals in South American drylands: faunal similarity and trophic structure. Global Ecology and Biogeography 9:115-123.
- Oksanen L. 1988. Ecosystem organization: Mutualism and cybernetics of plain Darwinian struggle for existence. American Naturalist 131: 424–444.
- Ortells, M.O., O.A. Reig, R.L. Wainberg, G.E. Hurtado De Catalfo y T.M.L. Gentile De Fronza. 1989. Cytogenetics and karyosystematics of phyllotine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) II. Chromosome multiformity and autosomal polymorphism in *Eligmodontia*. Z. Säugetierkunde 54: 129-140.
- Osgood, W.H. 1943. The mammals of Chile. Field Museum of Natural History, Zoological Series 30:1–268.
- Owens, H. L., L. P. Campbell, L. L. Dornak, E. E. Saupe, N. Barve, J. Soberón, K. Ingenloff, A. Lira-Noriega, C. M. Hensz, C. E. Myers, y A. T. Peterson. 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. Ecol. Modell. 263: 10–18.
- Palma, R. E., et al. 2005. Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. Journal of Mammalogy 86: 191–200.
- Papes M. y P. Gaubert. 2007. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: Assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. Diversity and Distributions 13: 890-902.
- Pardiñas, U.F.J., 1999. Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la región Pampeana (sector este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental. Ph.D. dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Pardiñas, U. F. J. y C. A. Galliari. 2001. *Reithrodon auritus*. Mammalian Species, 664: 1-8.
- Pardiñas, U. F. J., P. Teta y J. Salazar-Bravo. 2015. A new tribe of sigmodontinae rodents (Cricetidae). Mastozoología Neotropical 22:171–186.

- Pardiñas, U.F.J., P. Teta, G. D'Elía, y E.P. Lessa. 2011. The evolutionary history of sigmodontine rodents in Patagonia and Tierra del Fuego. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 495–513.
- Pardiñas, U.F.J., P. Teta y D. Udrizar Sauthier. 2008. Mammalia, Didelphimorphia and Rodentia, southwest of the province of Mendoza, Argentina. *Check List* 4:218–25.
- Pardiñas, U. F. J. ET AL. 2017. Cricetidae (true hamsters, voles, lemmings and new worldrats and mice) – Species accounts of Cricetidae. *Handbook of the Mammals of the World* vol. 7. Rodents II. (D. E. Wilson, T. E. Lacher, R. A. Mittermeier, eds.). Lynx Ediciones, Barcelona.
- Pardiñas, U.F.J., P. Teta, J.C. Chebez, F. D. Martínez, S. Ocampo, y D.O. Navas. 2010. Mammalia, Rodentia, Sigmodontinae, *Euneomys chinchilloides* (Watherhouse, 1839): Range extensión. *Check List* 6:167–169.
- Pardiñas, U.F.J., G. D'Elía, P. Teta, P. Ortiz, P. Jayat y S. Cirignoli. 2006. Akodontini Vorontsov, 1959 (sensu D'Elía, 2003). Pp. 146-166. En: *Mamíferos de Argentina, sistemática y distribución* (R. Barquez; M. Díaz, y R. Ojeda, eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza.
- Pardiñas U.F.J., P. Teta, S. Cirignoli y D.H. Podestá. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical* 10: 69–113.
- Pardiñas, U. F. J., G. Moreira, C. García Esponda y L.J.M. De Santis. 2000. Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 72:541–556.
- Parmenter, R.R., and J.A. Macmahon. 1983. Factors determining the abundance and distribution of rodents in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrubs. *Oecologia* 59: 154–156.
- Paruelo, J.M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O.E. Sala, y R.A. Golluscio. 1999. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85–101.
- Paruelo, J.M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O.E. Sala, y R.A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8: 85–101.
- Patterson, B. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59: 330-342.
- Patterson, B.D. y R. Pascual. 1972. The fossil mammal fauna of South America. Pp. 247-309, en: *Evolution, mammals, and southern continents* (A Keast, FC Erk y B Glass, eds.). State University of New York Press, Albany.

- Patterson, B., M. Smith y P. Teta. 2015. Genus *Abrothrix* Waterhouse, 1837. Mammals of South America, volume 2: rodents (J. M. Patton, G. D'Elía & U. F. J. Pardiñas, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Patton, J.L., U.F.J. Pardiñas y G. D'Elía. 2015. Mammals of South America, volume 2—rodents. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Pearson, O.P. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanin National Park, Southern Argentina. *Mastozoología Neotropical* 2: 99–148.
- Pearson, O.P. 1988. Biology and feeding dynamics of a South American herbivorous rodent, *Reithrodon*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23: 25–39.
- Pearson, O.P. 1987. Mice and postglacial history of the Traful Valley of Argentina. *Journal of Mammalogy* 68:469–478.
- Pearson, O. P. 1985. Predation. Biology of the New World *Microtus*. Special Publication of the American Society of Mammalogists 8:535-566.
- Pearson, O. P. 1984. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, Southern Argentina. *Journal of Zoology* 202: 225–237.
- Pearson, O.P. 1983. Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, southern Argentina. *Journal of Mammalogy* 64: 476–492.
- Pearson, O.P. y A.K. Pearson, 1982. Ecology and biogeography of the southern rainforest of Argentina. In: Mares, M.A., Genoways, H.H. (Eds.), *Mammalian Biology in South America*. Special Publication Series 6, Pymatuning Laboratory of Ecology. University of Pittsburgh, pp. 129–142.
- Pearson, O.P. y M. Christie. 1991. Sympatric species of *Euneomys* (Rodentia, Cricetidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26:121-127.
- Pearson R.G., C.J. Raxworthy, M. Nakamura y A.T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.
- Pearson, R.G. y T.P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12:361–371
- Peixoto, I. D. y G. Abramson. 2006. The effect of biodiversity on the hantavirus epizootic. *Ecology* 87:873–879.
- Peterson, T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38: 817–827.

- Peterson, A.T., M. Papes y M. Eaton. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30: 550–560.
- Peterson, A.T., V. Sánchez-Cordero, C. Ben Beard y J.M. Ramsey. 2002. Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases* 8: 662-667.
- Phillips, S.J. y M. Dudik. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175.
- Phillips, S.J., R. P. Anderson y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E., 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Pp. 655–662 in *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, ACM Press, New York.
- Pine, R. H., S. D. Miller, y M. L. Schamberger. 1979. Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia*, 43:339-376.
- Piudo, L. 2011. Efecto de la modificación antropogénica del hábitat en la composición e infección de roedores y su implicancia en el riesgo de contagio por Hantavirus. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.
- Piudo, L., A.E. Formoso, M. Monteverde, E. Burgos y P. Teta. 2019. *Akodon iniscatus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Piudo, L., A.E. Formoso, P. Teta, L. Calfayan. 2019. *Geoxus valdivianus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Piudo, L., A. Andrade, A.E. Formoso. (2019). *Loxodontomys micropus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Piudo, L., A. Andrade, A.E. Formoso, E. Burgos, L. Calfayan. 2019. *Reithrodon auritus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.

- Piudo, L., M. Monteverde, S. González Capria, P. Padula, y P. Carmanchahi. 2005. Distribution and abundance of sigmodontine rodents in relation to Hantavirus in Neuquén, Argentina. *Journal of Vector Ecology* 30:119–125.
- Pontin A.J. 1982. Competition and coexistence of species. University of London. Pitman Advanced Publishing Program. Boston, London, Melbourne. 102 pp.
- Power ME. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? *Ecology* 73: 733–746.
- Previtali M.A., M. Lima, P.L. Meserve, D.A. Kelt y Gutierrez J.R. 2009. Population dynamics of two sympatric rodent species in a highly variable environment: The influence of rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90: 1996- 2006.
- Prohaska, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. Pp. 13-122 in *Climates in Central and Southern America. World Survey of Climatology, Vol. 12* (ed. W. Schwerdtfeger). Elsevier, Amsterdam.
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A.R., Kerr, Y.H., Sorooshian, S., 1994. A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sens. Environ.* 48: 119–126.
- QGIS Development Team, 2011. QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- Quintanilla Pérez, V. 1983. Geografía de Chile. Tomo III. Biogeografía. Instituto Geográfico Militar. 230 pp.
- R Core Team, 2017. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Radosavljevic, A. y R.P. Anderson. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of biogeography* 41: 629–643.
- Raxworthy, C.J., C.M. Ingram, N. Rabibisoa, y R.G. Pearson, 2007. Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A Review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56: 907–923.
- Rapoport, E.H y J.A. Monjeau. 2001. Areografía. Pp 23-30, en: *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones* (J. Llorente Bousquets, J. J. Morrone, editores). Siglo XXI, México.
- Reig, O. A. 1981. Teoría y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae. Museo Municipal de Ciencias Naturales «Lorenzo Scaglia», Mar del Plata, Argentina*

- Reise, D. y M.H. Gallardo. 1990. Un estudio taxonómico del género *Euneomys* (Cricetidae, Rodentia) de América del Sur. *Revista Chilena de Historia Natural* 63:73–82.
- Rodríguez, D., M. Monteverde, L. Piudo, D.E. Procopio. 2019. *Eligmodontia typus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Rodríguez, D., y A. A. Barauna. 2015. Respuesta de la diversidad de mamíferos a gradientes de pastoreo caprino en el extremo hiperárido del desierto del Monte. Libro II Taller de restauración de la diagonal árida sudamericana
- Rosenzweig, M.L. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology* 54: 111–7.
- Rosenzweig, M.L. y J. Winakur. 1969. Population ecology of desert rodent communities: Habitats and environmental complexity. *Ecology* 50: 558–572.
- Royle, A.J., R.B. Chandler, C. Yackulic y J.D. Nichols. 2012. Likelihood analysis of species occurrence probability from presence-only data for modelling species distribution. *Methods in Ecology and Evolution*. USGS publications.
- Ruano, A. J. 2013. Aplicabilidad de las imágenes MODIS para la caracterización de zonas afectadas por incendios forestales en Aragón. Trabajo fin de Máster, Departamento de Geografía y Ordenación del Territorio, Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain.
- Ruiz Barlett, T., G.M. Martin, M.F. Laguna, G. Abramson, A. Monjeau. 2020. Tell me where you live and I'll tell you who you are: spatial segregation of southern species of *Eligmodontia* Cuvier in Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 186: 104411 <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104411>
- Ruiz Barlett, T., G.M. Martin, M.F. Laguna, G. Abramson, A. Monjeau. 2019. Climatic constraints and the distribution of Patagonian mice. *Journal of Mammalogy* 100: 1979–1991.
- Ruiz Rivera N. y L. Galicia. 2015. La escala geográfica como concepto integrador en la comprensión de problemas socio-ambientales. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*. 89: 137-153
- Schiaffini, M.I., G.M. Martin, A.L. Gimenez y F.J. Prevosti. 2013. Distribution of *Lyncodon patagonicus* (Carnivora, Mustelidae): changes from the Last Glacial Maximum to the present. *Journal of Mammalogy* 94: 339–350.
- Scott, D.M. y N. Dunstone. 2000. Environmental determinants of the composition of desert-living rodent communities in the north-east Badia region of Jordan. *Journal of Zoology*, 251: 481-494.

- Seoane J., L.M. Carrascal, C.L. Alonso y D. Palomino. 2005. Species-specific traits associated to prediction errors in bird habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 185: 299-308.
- Sikes, R. S., J. A. Monjeau, E.C. Birney, C.J. Phillips y J.R. Hillyard. 1997. Morphological versus chromosomal and molecular divergence in two species of *Eligmodontia*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 265-280.
- Simões, M., D. Romero-Alvarez, C. Nuñez-Penichet, L. Jiménez y M.E. Cobos. 2020. General theory and good practices in ecological niche modeling: a basic guide. *Biodiversity Informatics* 15: 67–68.
- Simonetti J.A. 1989. Microhabitat Use by Small Mammals in Central Chile. *Oikos* 56:309-318.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115– 1123
- Soberón, J., y A.T. Peterson, 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1–10.
- Sánchez-Cordero V. y E. Martínez-Meyer. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 7074- 7077.
- Shenbrot, G.I., Krasnov, B.R. y K.A. Rogovin. 1999. Spatial ecology of desert rodent communities. SpringerVerlag. 292 pp.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol. Evol.* 19: 605–611.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 10: 323-347.
- Soriano, A., et al. 1983. Desert and semideserts of Patagonia. Pp. 423–460 en *Temperate desert and semi-deserts* (N. E. West ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, the Netherlands.
- Spotorno, O., E. Angel, V. Palma, R. Eduardo, y F. Valladares. 2000. Biología de roedores reservorios de hantavirus en Chile. *Revista Chilena de Infectología* 17:197–210.
- Stephens, R.B. y E.M. Anderson. 2014. Habitat associations and assemblages of small mammals in natural plant communities of Wisconsin. *Journal of Mammalogy*, 95:404–420.
- Steppan, S.J., y O. Ramirez. 2015. Genus *Phyllotis* Waterhouse, 1837. *Mammals of South America*, volume 2: rodents (J.M. Patton, U.F.J. Pardiñas, & G.D'Elía, eds.). University of Chicago Press, Chicago.

- Strong, D.R., D. Simberloff, L. G. Abele y A.B. Thistle. 1984. Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Swets, J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240: 1285-1293.
- Tabeni, M.S. 2006. Heterogeneidad espacio-temporal del ensamble de pequeños y medianos mamíferos del Desierto del Monte central. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Tabeni, M.S. y R.A. Ojeda. 2005. Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *Journal of Arid Environment* 63: 244-255.
- Taraborelli, P., V. Corbalán y S. Giannoni. 2003. Locomotion and Escape Modes in Rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology* 109: 475-485.
- Terborgh, J., L. Lopez, P. Nuñez, M. Rhao, G. Shahabuddin, M. Riveros, R. Ascanio, T.D. Lambert y L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 30: 1923-1926.
- Teta, P.V., A.M. Abba; G.H. Cassini, D.A. Flores, C.A. Galliari, et al. 2018. Lista revisada de los mamíferos de Argentina; Unidad de Zoología y Ecología Animal, Instituto Argentino de Investigación de Las Zonas Áridas, Cricyt, Conicet; Mastozoología Neotropical; 25; 1; 3-; 1-36 <http://cma.sarem.org.ar/>
- Teta, P. 2019. *Phyllotis xanthopygus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Teta, P. y D'Elía, G. 2019. *Paynomys macronyx*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Teta, P. y G. D'Elía. 2019. *Abrothrix hirta*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Teta, P. y U.F.J. Pardiñas. 2014. Variación morfológica cualitativa y cuantitativa en *Abrothrix longipilis* (Waterhouse, 1837) (Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 21:291–309.
- Teta, P., U.F.J. Pardiñas y G. D'Elía. 2015. Genus *Chelemys* Thomas, 1903. *Mammals of South America, Volume 2 Rodents* (J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas & G. D'Elía, eds.). University of Chicago Press, Chicago.

- Teta, P., A. Andrade y U.F.J. Pardiñas. 2005. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) y paleoambientes del Holoceno tardío en la Patagonia noroccidental extra-andina (Argentina). *Archaeofauna* 14:183–197.
- Teta, P., A. Andrade y U.F.J. Pardiñas. 2002. Novedosos registros de roedores sigmodontinos (Rodentia: Muridae) en la Patagonia central Argentina. *Mastozoología Neotropical* 9: 79–84.
- Thompson S.D. 1982. Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: Effects of a simple habitat manipulation. *Ecology* 63: 1313–1321.
- Tiranti, S. 1997. Cytogenetics of silky desert mice, *Eligmodontia* spp. (Rodentia, Sigmodontinae) in central Argentina. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 37–42.
- Tischendorf, L. y L Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90: 7-19.
- Torres R. y J.P. Jayat. 2010. Modelos predictivos de distribución para cuatro especies de mamíferos (cingulata, artiodactyla y rodentia) típicas del Chaco en Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 17:335-352.
- Tupikova, N.V. y L.V. Komarova. 1979. *Printsipy i metody zoologicheskogo kartografirovaniya* (Principles and Methods of Zoological Mapping), Moscow: Mosk. Gos. Univ.
- Udrizar Sauthier, D.E. 2009. Los micromamíferos y la evolución ambiental durante el Holoceno en el río Chubut (Chubut, Argentina). Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Udrizar Sauthier D.E. y U.F.J. Pardiñas. 2014. Estableciendo límites: distribución geográfica de los micromamíferos terrestres (rodentia y didelphimorphia) de Patagonia centro-oriental. *Mastozoología Neotropical* 21: 79-99.
- Udrizar Sauthier, D.E., A.E. Formoso y P. Teta. 2019. *Notiomys edwardsii*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Umetsu F., J.P. Metzger y R. Pardini. 2008. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31: 359-370.
- Veblen, T.T y D.C. Lorenz. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*. 78: 93-111.

- Warren, D.L., y S.N., Seifert. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21: 335–342.
- Wiens, J. A. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrub steppe birds. In *Community ecology*. Diamond, J. and Case, T. J. (eds.). Harper and Row, New York. p. 154-172.
- Yanga, X., S.P.S. Kushwahab, S. Saranb, Jianchu Xuc y P.S. Royb. 2013. Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. *Ecological Engineering* 51: 83–87.
- Yirga, G., H. H. De Iongh, H. Leirs, K. Gebrihiwot, J. Deckers, y H. Bauer. 2012. Adaptability of large carnivores to changing anthropogenic food sources: diet change of spotted hyena (*Crocuta crocuta*) during Christian fasting period in northern Ethiopia. *Journal of Animal Ecology* 81:1052-1055.
- Yuan, H. S., Y, L. Wei y X. G. Wang. 2015. Maxent modeling for predicting the potential distribution of Sanghuang, an important group of medicinal fungi in China. *Fungal Ecology* 17: 140–145.
- Zalapa S.S., S. Guerrero, M.H. Badii y F.A. Cervantes. 2012. Variación espacial del ensamble de pequeños mamíferos de tres áreas de bosque tropical subcaducifolio en la costa norte de Jalisco, México. En: *Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos*. Instituto de Biología UNAM.
- Zambelli, A., Dyzenchouz, F., Ramos, A., de Rosa, N., Wainberg, R., Reig, O.A., 1992. Cytogenetics and karyosystematics of phyllotine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) III. New data on the distribution and karyomorphs of the genus *Eligmodontia*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57: 155–162.

APÉNDICE

Apéndice 1. Registros de presencia de especies de roedores

Tabla 1. Localidades para cada especie de roedor sigmodontino, provincia, coordenadas geográficas (en grados decimales) y fuente de cada información utilizada para generar los modelos de nicho. Las especies están ordenadas alfabéticamente e identificadas con las iniciales.

| | PROVINCIA | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | A. I | A. H | A. O | E. M | E. T | E. C | G. V | I. S | L. M | N. E | O. L | P. M | P. X | R. A | REFERENCIA, COLECTOR |
|----|-----------|--|------------|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|---|
| 1 | Córdoba | Washington (Río Cuarto) | -33.883330 | -64.700000 | | | | | | | | | | | | | | X | Pardiñas et al. (2008a), Jayat et al. (2006) |
| 2 | Mendoza | Las Aguaditas | -34.716667 | -68.083333 | | | X | | | | | | | | | | | | Pardiñas et al. (2008a), Massoia (1981) |
| 3 | Mendoza | Laguna El Sosneado | -34.850000 | -69.883333 | | X | X | | | X | | | | | | X | | | Fernandez et al. (2009) |
| 4 | Mendoza | Laguna de la Niña Encantada | -35.160556 | -69.869167 | | | X | | | X | | | X | | | X | | X | Pardiñas et al. (2008a), Jayat et al (2006), Natbe et al. (2006), Massoia et al. (1994) |
| 5 | Mendoza | Las Leñas | -35.200000 | -70.083333 | | | X | X | | X | | | X | | | | X | | Fernandez et al. (2009) |
| 6 | Mendoza | Valle Hermoso | -35.200280 | -70.099943 | | | | | | | | | | | | X | | | Ojeda et al. (2005) |
| 7 | Mendoza | Cerro Morocho, Laguna Llancanelo | -35.600000 | -69.200000 | | | X | | | X | | | | | | | X | X | Pardiñas et al. (2008a) |
| 8 | Mendoza | Caverna de Las Brujas | -35.750000 | -69.816667 | | | X | | | X | | | X | | | X | X | X | Pardiñas et al. (2008a), Gasco et al. (2006) |
| 9 | Mendoza | 10 km W Bardas Blancas | -35.874444 | -69.879444 | | X | X | | | X | | | | | | | X | | Monjeau (1989), Pardiñas et al. (2008a) |
| 10 | Mendoza | La Pasarela (conjunction Río Grande and RN 40, | -36.312778 | -69.667500 | | | X | | | X | | | | | X | | X | | Pardiñas et al. (2008a) |
| 11 | Mendoza | Los Frisos | -36.472222 | -69.648333 | | | | | | | | | | | | | X | | Pardiñas et al. (2008a) |
| 12 | Neuquén | Ruta Provincial 37, laguna Tromen, Parque Provincial VolcánTromen, 2245 m (CNP 823). | -37.078880 | -70.118330 | | | | | | | | | | | | X | | | Jayat et al. (2006) |
| 13 | Neuquén | Chos Malal | -37.320000 | -70.170000 | | | | | | | | | | X | | | | | Porcasi et al. (2005) |
| 14 | Neuquén | Chos Malal | -37.387500 | -70.277778 | X | | | X | | | | | | | | | | | Pardiñas et al. (2003), Tiranti (1996) |
| 15 | Neuquén | El Huecu | -37.600000 | -70.600000 | | | | | | | | | | X | | | | | Porcasi et al. (2005) |
| 16 | Neuquén | 1km S Copahue | -37.826990 | -71.096360 | | | | | | X | | | | | | | | | GBIF, APN (1988) |
| 17 | Neuquén | 1km N, 3km W Caviahue, Cascada Escondida | -37.855210 | -71.085760 | | | | | | | X | | | | | | | | GBIF, APN (1988) |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|-----------|--|------------|------------|---|---|---|---|---|---|---|---|--|--|--|--|---|---|--|
| 18 | Neuquén | Riscos Bayos | -37.961944 | -70.797222 | X | | | | | | | | | | | | | | Pardiñas et al. (2003) |
| 19 | La Pampa | Parque Nacional Lihué Calel | -37.950000 | -65.550000 | | | | | | | | | | | | | X | X | Teta et al. (2009) |
| 20 | Neuquén | Rinuilon | -38.350000 | -70.600000 | | | | | | | | | | | | | X | | Porcasi et al. (2005) |
| 21 | Neuquén | 20.5 km W Paso de los Indios, sobre Arroyo Covunco | * | * | X | | | | | | | | | | | | | | Formoso (2013)*, Colector: Formoso y Podesta |
| 22 | Río Negro | Fortín Uno | * | * | X | | | | | | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, Colector: Formoso y Podesta |
| 23 | Neuquén | 3 km w puente RPN°13 sobre río Carreri | * | * | X | | | | | | | | | | | | | | Formoso (2013)*, Colector: Podestá, D. |
| 24 | Río Negro | Juan de Garay | * | * | X | | | | | | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, Colector: Formoso y Podesta |
| 25 | Neuquén | 3 km O de Puente Carreri | -38.883333 | -70.433333 | | | X | X | X | | | | | | | | | | Monjeau (1989), Pardiñas et al. (2003) |
| 26 | Neuquén | Puente Carreri | -38.887222 | -70.435556 | | X | | | | | X | | | | | | | X | Monjeau (1989), Pardiñas et al. (2003) |
| 27 | Neuquén | | -38.889170 | -71.154270 | | | | | | | | X | | | | | | | GBIF, OMNH (1991) |
| 28 | Neuquén | Portal La Atravesada, 3km S, 7km W Primeros Pinos. | -38.890180 | -70.662650 | | | | | | | | | | | | | | X | GBIF, APN (1995) |
| 29 | Neuquén | Ruta Prov.13, 0,5km E Portal La Atravesada. CartaIGM: | -38.892680 | -70.658020 | | | | | | | X | | | | | | | | GBIF, APN (1996) |
| 30 | Neuquén | Neuquén | -38.960000 | -68.060000 | | | | | | | | | | | | | X | | Porcasi et al. (2005) |
| 31 | Neuquén | E end Laguna Verde, 1000m | -39.008290 | -70.381080 | | | | | | | | | | | | | X | | GBIF, APN (1983) |
| 32 | Neuquén | Parque Nacional Laguna Blanca | -39.033984 | -70.401150 | | X | X | | X | X | | | | | | | | | Monjeau (1989), Pardiñas et al. (2003), Massoia y Pastore (1997) |
| 33 | Neuquén | Costa SW de Laguna Blanca | -39.063660 | -70.395430 | | | | X | | | | | | | | | | | GBIF, APN (1980) |
| 34 | Neuquén | Paraje La Querencia | -39.121944 | -70.947500 | X | X | X | X | X | | | | | | | | | X | Pardiñas et al. (2003) |
| 35 | Río Negro | Paso Cordova | * | * | | | | | | | | | | | | | X | | Formoso (2013)*, Colector: Formoso y Podesta |
| 36 | Río Negro | Ea. Santa Julia | * | * | | | | | | | | | | | | | X | | Formoso (2013)*, Colector: Formoso y Podesta |
| 37 | Neuquén | Woods at NE end Lago Quillen, 1km E, 1,3km S Co Quillen. | -39.362220 | -71.223460 | | | | | | | | | | | | | X | X | GBIF, APN (1982) |
| 38 | Neuquén | NW shore Lago Quillen | -39.367877 | -71.310342 | | | | | | | X | | | | | | | | GBIF, APN (1982) |
| 39 | Neuquén | | -39.370000 | -71.233610 | | | | | | | | X | | | | | | | GBIF, OMNH (2007), Collector(s): RD Sage |
| 40 | Neuquén | 3km W Rahue | -39.372020 | -70.961090 | | | | | | | | | | | | | X | | GBIF, APN (1986) |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|-----------|---|------------|------------|--|---|---|---|--|--|---|---|---|---|--|--|---|---|--|----------------|
| 101 | Neuquén | Norte lago Correntoso | -40.609117 | -71.695089 | | | X | | | | | | | | | | X | | Monjeau (1989) | |
| 102 | Neuquén | Arroyo Machico | -40.611522 | -71.565478 | | | | | | | | | X | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 103 | Neuquén | Po. del Cordoba | -40.616339 | -71.119461 | | | | | | | | | X | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 104 | Neuquén | Lago Correntoso | -40.626003 | -71.695011 | | | | | | | | X | | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 105 | Neuquén | Lago Traful suroeste | -40.633617 | -71.466203 | | | | | | | X | | | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 106 | Neuquén | Lago Traful suroeste | -40.633722 | -71.489086 | | X | | | | | | | | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 107 | Neuquén | Cerro Colihue | -40.640067 | -71.691128 | | | | | | | | | X | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 108 | Neuquén | Lago Espejo, Seccional Espejo 1524, 5500. CartaIGM: 4172.10 | -40.648770 | -71.704650 | | | | | | | | | | | | | X | | GBIF, APN (1984) | |
| 109 | Neuquén | Guardaparque Correntoso | -40.651333 | -71.694897 | | X | | | | | | | | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 110 | Neuquén | Río Traful - Pto. J. B. Coronado | -40.666086 | -71.235039 | | | X | | | | | | | X | | | | | Monjeau (1989) | |
| 111 | Neuquén | Confluencia | -40.669618 | -71.137099 | | X | | | | | | | | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 112 | Neuquén | Confluencia | -40.689421 | -71.110298 | | | | | | | | | X | | | | | | Monjeau (1989) | |
| 113 | Neuquén | Cerro Negro | -40.689422 | -71.371547 | | X | | | | | | | | | | | X | | Monjeau (1989) | |
| 114 | Neuquén | Ea. La Primavera, casco | -40.690550 | -71.222330 | | | | | | | | X | | | | | X | | GBIF, APN (1990) | |
| 115 | Neuquén | Pto. Constancia | -40.695181 | -71.905353 | | | | | | | | | | | | | X | | Monjeau (1989) | |
| 116 | Río Negro | Pampa de Nestares | -40.700000 | -70.766667 | | | | X | | | | | | | | | | | Pardiñas et al. (2003), Massoia y Pardiñas (1988a) | |
| 117 | Neuquén | Cueva Traful | -40.700950 | -71.271040 | | | | | | | | | | | | | X | | GBIF, MACN | |
| 118 | Neuquén | Piedra del Viento | -40.705869 | -71.235040 | | | | | | | | | | | | | | X | Monjeau (1989) | |
| 119 | Neuquén | Ruta Nacional Compl. L, 4,6km E 0,8 km S Co. Del Medio 1565, 5495. CartaIGM: 4172.17.1 | -40.706120 | -71.225380 | | | | | | | | X | | | | | | | GBIF, APN (1984) | |
| 120 | Neuquén | Confluencia | -40.712036 | -70.097000 | | X | X | | | | | | | | | | X | X | X | Monjeau (1989) |
| 121 | Neuquén | Paso Puyehue, 6km N Co. Pantojo 1505, 5494. CartaIGM: 4172.16 | -40.714680 | -71.940290 | | | | | | | | | X | | | | | | GBIF, APN (1984) | |
| 122 | Neuquén | Port. Puyehue | -40.718431 | -71.928992 | | X | X | | | | | X | | | | | X | | Monjeau (1989) | |
| 123 | Neuquén | Río Cuyin Manzano | -40.723600 | -71.108800 | | | | | | | X | | | | | | | | X | Monjeau (1989) |
| 124 | Neuquén | Margen SE Lago Correntoso 2,2km E de la naciente del Río Correntoso 1529, 5491. CartaIGM: 4172.16 | -40.725780 | -71.647487 | | | | | | | | X | | | | | | | GBIF, APN (1983) | |
| 125 | Neuquén | 6km W Confluencia (sobre valle Cuyin Manzano, subiendo al W) | -40.726000 | -71.146480 | | | | | | | | | X | | | | | | GBIF, APN (1980) | |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--------|---|------------|------------|---|---|---|---|---|---|--|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 296 | Chubut | Estancia San Pedro | -42.066667 | -67.566667 | | X | X | | | X | | | | | | | X | | Monjeau (1989), Pardiñas et al. (2003) |
| 297 | Chubut | El Hoyo | -42.070000 | -71.510000 | | | X | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Barquez et al. (1999), Carbajo y Pardiñas (2007), MACN, MVZ |
| 298 | | Punta Norte (reserva) | -42.079229 | -63.768982 | X | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) |
| 299 | Chubut | P.N. Lago Puelo | -42.094444 | -71.614444 | | X | | | | | | | | | | | X | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 300 | Chubut | 9 km S El Maitén | -42.135278 | -71.160556 | X | | X | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 301 | Chubut | Ea. Talagapa 1 | -42.137778 | -68.254722 | | X | | | | | | | | X | | | X | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 302 | Chubut | Ea. La Esperanza | -42.142982 | -64.952412 | X | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 303 | Chubut | Colonia Cushamen | -42.158611 | -70.666667 | | | X | X | | X | | | X | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 304 | Chubut | Lago Puelo 2 | -42.159722 | -71.659722 | | | X | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Carbajo y Pardiñas (2007), MVZ |
| 305 | Chubut | El Cohiue | -42.166667 | -71.300000 | | | | X | | X | | X | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 306 | Chubut | RPN°4 camino El Maitén-Cushamen | -42.180000 | -71.073056 | | X | | X | | | | X | | X | X | X | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 307 | Chubut | Talagapa | -42.186111 | -68.257222 | | | X | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 308 | Chubut | Ea. La Colmena | -42.216111 | -65.049167 | X | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 309 | Chubut | | -42.228570 | -71.365950 | | | | | | | | X | | | | | | | GBIF, MHNG (1983) |
| 310 | Chubut | Epuyen | -42.229167 | -71.368611 | | X | X | | | | | | | | | | X | | Udrizar Sauthier (2009), MACN |
| 311 | Chubut | 2 km NW Gastre | -42.233056 | -69.200000 | | X | X | | | X | | | X | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009), Jayat et al. (2006) |
| 312 | Chubut | Sierra de Talagapa | -42.233333 | -68.233333 | | X | | | | X | | | | | | | | X | Monjeau (1989), Pardiñas et al. (2003), Jayat et al. (2006) |
| 313 | Chubut | Sierras de Talagapa | -42.233822 | -68.240269 | | | | | | | | | | X | | | | | Pardiñas et al. (2008b), Teta y Andrade (2002) |
| 314 | Chubut | Ranquilhuao | -42.251111 | -70.930278 | | X | X | X | | | | X | | X | X | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 315 | Chubut | Lago Futalaufquen | -42.320000 | -71.220000 | | | | | | | | | | | | | X | | Porcasi et al. (2005) |
| 316 | Chubut | Cueva Loncon | -42.324167 | -71.020278 | | | | | | X | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 317 | Chubut | Campo de Netchovitch, Fofó Cahuel | -42.325278 | -70.558333 | X | | X | X | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 318 | Chubut | Ea. Leleque (La Potrada) | -42.329722 | -70.994167 | | X | X | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 319 | Chubut | Ea. Leleque, cuadro La Potrada | -42.332222 | -70.983333 | X | | | X | | | | X | | X | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 320 | Chubut | 13 km S Epuyen | -42.350000 | -71.349722 | | X | | | | | | X | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), MVZ |
| 321 | Chubut | Cholila | -42.351287 | -71.356358 | X | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) |
| 322 | Chubut | 5 km W Leleque | -42.380000 | -71.109722 | | X | X | X | | | | X | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009), Carbajo y Pardiñas (2007), MVZ |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--------|---|------------|------------|---|---|---|--|--|---|---|---|---|---|--|--|--|---|---|--|
| 323 | Chubut | Ea. Mallín Grande | -42.385556 | -67.690278 | | | X | | | X | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 324 | Chubut | Cholila | -42.401749 | -71.113828 | X | | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) |
| 325 | Chubut | Esc. N°59 Fofó Cahuel | -42.408333 | -70.529444 | | X | | | | X | | X | X | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 326 | Chubut | 2 km N Telsen | -42.416944 | -66.970833 | | | | | | | | | X | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 327 | Chubut | 11 km N Gan Gan, sobre RPN°67 | -42.418056 | -68.277778 | | | X | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 328 | Chubut | Riacho San José | -42.426667 | -64.601389 | | | | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Massoia et al. (1988) |
| 329 | Chubut | Ea. El Pampero | -42.427222 | -64.615833 | X | | | | | | | | | | | | | | | Nabte et al. (2009), Nabte (2003), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 330 | Chubut | R.P. Isla de los Pájaros, alred. vivienda | -42.429444 | -64.516667 | | | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Daciuk (1974), MACN |
| 331 | Chubut | Playa Fracasso | -42.430556 | -64.124167 | X | | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 332 | Chubut | Ea. La Maciega, Puesto El Palenque | -42.431944 | -65.401944 | X | | | | | X | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 333 | Chubut | Caleta Valdés | -42.435278 | -63.615556 | | | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Monjeau et al. (1997, 1998) |
| 334 | Chubut | Cholila | -42.463099 | -71.337945 | X | | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) |
| 335 | Chubut | Ea. Las Charas | -42.485833 | -64.666944 | | | | | | X | | | | | | | | | | Nabte et al. (2009), Nabte (2003), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 336 | Chubut | El Blanco | -42.500000 | -71.450000 | | | X | | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 337 | Chubut | Ea. El Desempeño | -42.510278 | -64.747222 | | | | | | | | | | | | | | | X | Nabte et al. (2009), Nabte (2003) |
| 338 | Chubut | Cholila (matadero) | -42.516667 | -71.450000 | | X | | | | | X | X | X | X | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 339 | Chubut | Ea. El Deseado | -42.533333 | -64.858056 | X | | | | | X | | | | | | | | | | Nabte et al. (2009), Nabte (2003) |
| 340 | Chubut | Ea. El Oasis | -42.533333 | -65.666667 | X | | | | | X | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 341 | Chubut | P. Valdés, e/ P. Hércules y P. Cantor | -42.553889 | -63.605278 | | | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Daciuk (1974) |
| 342 | Chubut | Cholila | -42.554036 | -71.096450 | X | | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) |
| 343 | Chubut | Itsmo Carlos Ameghino 2 | -42.559444 | -64.264444 | X | | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Monjeau et al. (1997, 1998), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 344 | Chubut | Cañadón del Loro | -42.565833 | -69.869167 | | X | | | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009), Vincón (2004), Martin (2005) |
| 345 | Chubut | Puerto Piramide | -42.570000 | -64.276389 | | | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Udrizar Sauthier (2009), Monjeau et al. (1997, |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--------|--|------------|------------|---|---|---|--|---|---|--|---|---|---|--|---|---|---|--|
| 369 | Chubut | Campo de Cretón 3 | -42.743889 | -70.055000 | | X | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 370 | Chubut | P.N. Los Alerces, río Arrayanes | -42.750000 | -71.750000 | | | X | | | | | X | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Carbajo y Pardiñas (2007), MVZ |
| 371 | Chile | | -42.750000 | -72.633330 | | X | | | | | | X | | | | | | | GBIF, FMNH (1985), Collector(s): PL Meserve |
| 372 | Chubut | Arroyo Mayoco | -42.756288 | -70.864027 | X | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) |
| 373 | Chubut | Punta Delgada 1 | -42.766170 | -63.645799 | | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Pardiñas et al. (2001), MLP |
| 374 | Chubut | Punta Delgada | -42.770278 | -63.640278 | X | | | | X | | | | | | | | | | Pardiñas et al. (2003) |
| 375 | Chubut | Puerto Madryn | -42.774167 | -65.041944 | | | | | | X | | | | | | | | | Pardiñas et al. (2003), De Santis et al. (1996) |
| 376 | Chubut | Puerto Madryn 2 | -42.776356 | -65.017315 | | | X | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Daciuk (1974), Ortells et al. (1989), Salazar Bravo et al. (2001) |
| 377 | Chubut | Punta Delgada 2 | -42.780013 | -63.654748 | X | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Trejo y Lambertucci (2007) |
| 378 | Chubut | Punta Este | -42.783333 | -64.933333 | X | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), De Santis y Pagnoni (1989) |
| 379 | Chubut | El Golfito, 5 km S Puerto Madryn | -42.784722 | -65.994722 | X | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 380 | Chubut | Playa Kaiser | -42.785332 | -64.966953 | | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 381 | Chubut | San Pablo | -42.803237 | -64.204055 | X | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) |
| 382 | Chubut | 4 km S Tres Banderas | -42.808611 | -68.015556 | | X | X | | | X | | | X | X | | X | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 383 | Chubut | Punta Loma | -42.817500 | -64.909722 | | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 384 | Chubut | 2,5 km W Laguna Honda | -42.818056 | -68.301389 | | X | X | | | X | | | | X | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 385 | Chubut | Laguna La Blanca | -42.821238 | -65.132541 | X | | | | X | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), De Santis y Pagnoni (1989) |
| 386 | Chubut | 13,5 km SE Paso del Sapo, sobre RPN°12 | -42.839167 | -69.533611 | X | | | | X | | | | X | X | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 387 | Chubut | Puerto Limonao, lago Futalaufquen | -42.853331 | -71.635520 | | X | X | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Carbajo y Pardiñas (2007), MVZ |
| 388 | Chubut | Parque Los Alerces | -42.870000 | -71.770000 | | | | | | | | | | X | | | | | Porcasi et al. (2005) |
| 389 | Chubut | Laguna Larga | -42.887500 | -71.573611 | | | | | | | | | X | X | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 390 | Chubut | Esquel | -42.900000 | -71.320000 | | | | | | | | | | X | | | | | Porcasi et al. (2005) |
| 391 | Chubut | 22,5 km SE Paso del Sapo, sobre RPN°12 | -42.906667 | -69.481111 | | | X | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--------|--------------------------------------|------------|------------|---|---|---|---|---|---|---|---|--|---|--|--|--|---|---|--|
| 418 | Chubut | Rawson | -43.299167 | -65.096389 | X | X | X | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Thomas (1929), MACN |
| 419 | Chile | | -43.300000 | -72.450000 | | | | | | | X | X | | | | | | | | GBIF, FMNH (1987), Collector(s): PL Meserve |
| 420 | Chubut | Ea. Los Manantiales, Languiño | -43.300000 | -69.833333 | | X | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Reig (1959), Marshall (1977), MVZ |
| 421 | Chubut | Lle Cul | -43.333333 | -65.583333 | X | | | | | | | | | | | | | X | | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Pardiñas et al. (2003), García Esponda et al. (1998) |
| 422 | Chubut | Km 1467, RNN°3 S Trelew | -43.334722 | -65.303333 | X | | | | X | | | | | | | | | X | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 423 | Chubut | Entrada a 28 de Julio, sobre RNN°25 | -43.347500 | -65.913889 | | | | | X | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 424 | Chubut | La Angostura (Lle Cul) | -43.356667 | -65.626667 | | | | | X | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 425 | | valle del Tecka | -43.387209 | -70.882222 | X | | | | | | | | | | | | | | | Martin (inédito) |
| 426 | Chubut | 36 km NW Paso Berwin, sobre RPN°12 | -43.388889 | -69.170278 | X | | | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 427 | Chubut | Cerro Condor | -43.402500 | -69.153611 | | | | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 428 | Chubut | 3 km N Tecka | -43.450000 | -70.800000 | | | | | X | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Barquez et al. (1999) |
| 429 | Chubut | Boca Toma 1 | -43.451389 | -65.943611 | | | | | X | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 430 | Chubut | 30 km E Las Chapas | -43.453056 | -66.113889 | | | | | X | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 431 | Chubut | Boca Toma 2 | -43.467222 | -66.024167 | X | | | | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 432 | Chubut | 19,5 km NW Paso Berwin, sobre RPN°12 | -43.513333 | -69.122222 | | | | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 433 | Chubut | Campo de Pichiñan 1 | -43.555278 | -69.067778 | X | | | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 434 | Chubut | Campo de Pichiñan 2 | -43.563889 | -69.067222 | | | X | | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009), Pardiñas et al. (2008a) |
| 435 | Chubut | 7 km NE Las Chapas | -43.571389 | -66.468056 | | | | | X | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 436 | Chubut | 1 km N conjunción RPN°40 y RPN°12 | -43.573889 | -69.046944 | | | | | | | | | | X | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 437 | Chubut | Campo de Conrad | -43.594444 | -66.344167 | X | | | | X | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 438 | Chubut | 6,5 km W Puente río Tecka y RPN°17 | -43.597778 | -71.109444 | | X | X | X | | X | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 439 | Chubut | 1 km W río Tecka y RPN°177 | -43.608333 | -71.040556 | | | | | X | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 440 | Chile | | -43.617720 | -72.334430 | | | | | | | X | | | | | | | | | GBIF, MSB (2005), Collector(s): Hantavirus Project, Chile |
| 441 | Chubut | RPN°40, puente sobre río Chubut | -43.620833 | -68.951389 | X | | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--------|---|------------|------------|---|---|---|---|---|---|--|---|---|---|--|--|--|---|---|--|
| 495 | Chubut | Ea. El Gauchito | -45.183333 | -67.183333 | | | X | X | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Pardiñas et al. (2000) | |
| 496 | Chubut | Ea. Laguna Grande | -45.190278 | -67.132222 | | | | | X | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) | |
| 497 | Chubut | Puente Nollman, río Chico y RPN°27 | -45.309444 | -67.740556 | | | | X | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) | |
| 498 | Chubut | Ea. Puerto Visser | -45.345556 | -67.145833 | | | | | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 499 | Chubut | Pampa de los Guanacos | -45.363056 | -68.641111 | X | | X | | X | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 500 | Chubut | Pampa de Salamanca | -45.363611 | -67.379444 | | | X | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Apfelbaum y Reig (1989), Ortells et al. (1989) |
| 501 | Chubut | Cerro Guacho, Ea. Cerro Guacho | -45.404722 | -68.479167 | | | X | | X | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 502 | Chubut | Pico Salamanca | -45.408889 | -67.416111 | X | | | | X | X | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Thomas (1929), Pearson notas 1971-1974:6 (MVZ) |
| 503 | Chubut | Pampa Lehman, sobre RPN°20 | -45.409722 | -69.868889 | | | | | | | | X | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) |
| 504 | Chubut | Pico Salamanca 1 | -45.413056 | -67.418333 | | | | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009), Thomas (1929), Simpson (1972), Crespo (1974), Marshall (1977), Birney et al. (1996a), Pearson notas (1971-1974), (MVZ), Carbajo y Pardiñas (2007), MACN |
| 505 | Chile | | -45.433330 | -72.400000 | | | | | | | | X | | | | | | | | GBIF, FMNH (1987), Collector: DA Kelt |
| 506 | Chubut | Sa. San Bernardo, flanco S sobre RPN°20 | -45.457500 | -69.602500 | | X | X | | | | | | | X | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 507 | Chubut | Puesto El Chango | -45.464306 | -69.431667 | | | | | | | | | | X | | | | | | Pardiñas et al. (2008b) |
| 508 | Chile | | -45.483330 | -71.600000 | | | | | X | X | | | | | | | | | | GBIF, FMNH (1986), Collector: Kelt |
| 509 | Chubut | Ea. Los Manantiales | -45.507778 | -67.488889 | X | | X | | X | X | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |
| 510 | Chile | | -45.532630 | -71.838250 | | | | | | | | X | | | | | | | | GBIF, MSB (2005) |
| 511 | Chile | | -45.539670 | -72.066670 | | | | | | | | X | X | | | | | | | GBIF, FMNH (1985), Collector: Kelt |
| 512 | Chubut | Astra | -45.733333 | -67.483333 | X | | | | X | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Nabte et al. (2006) |
| 513 | Chubut | Comodoro Rivadavia 1 | -45.825000 | -67.463333 | X | | | | X | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009), Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|------------|---|------------|------------|---|---|---|---|---|--|--|---|--|---|---|--|---|---|---|--|--|
| 514 | Chubut | 14 km SE Comodoro Rivadavia | -45.883333 | -67.583333 | X | X | | | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014), Rodriguez y Theiler (2007) | |
| 515 | Chubut | 4 km W Lago Blanco | -45.909722 | -71.299722 | | | X | | | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009), MVZ | |
| 516 | Chubut | Peñasco Salida Lago Blanco | -45.915000 | -71.065000 | | | X | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) | |
| 517 | Chubut | Extremo W-SW Lago Blanco | -45.922222 | -71.317222 | | X | | | | | | X | | | | | | | X | Udrizar Sauthier (2009) | |
| 518 | Chubut | 1 km E Lago Blanco | -45.925833 | -71.249444 | | | X | | | | | | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) | |
| 519 | Chubut | Valle Huemules | -45.934590 | -71.508057 | X | | | | | | | | | | | | | | | Martin (inérito) | |
| 520 | Chubut | Estancia Valle Huemules | -45.948000 | -71.507000 | | | | | | | | | | | X | | | | | Pardiñas et al. (2008b), Thomas (1919) | |
| 521 | Chubut | Ea. Valle Huemules, km 89, RPN°260 | -45.949722 | -71.528611 | | | | | | | | X | | | | | | | | Udrizar Sauthier (2009) | |
| 522 | Chubut | Holdich | -45.966111 | -68.200556 | | | | | X | | | | | | | | | | X | Udrizar Sauthier y Pardiñas (2014) | |
| 523 | Chubut | 13 km SW Holdich | -46.014167 | -68.328611 | | | X | | X | | | | | | | | | | X | X | Udrizar Sauthier (2009) |
| 524 | Chile | | -46.300000 | -71.933330 | | | | | X | | | | | | | | | | | | GBIF, FMNH (1986), D. A. Kelt |
| 525 | Santa Cruz | Piedra Clavada | -46.583333 | -68.566667 | | | | | | | | | | X | | | | | | | Pardiñas et al. (2008b), Thomas (1929) |
| 526 | Santa Cruz | Ea. La Aurora, 44km E Los Antiguos | -46.607320 | -71.075560 | | | | X | | | | | | | | | | | | | GBIF ,APN (1992) |
| 527 | Santa Cruz | L. Buen Aire, 30 km Perito Moreno, Sta Cruz | -46.608200 | -71.278550 | | | | X | | | | | | | | | | | | | GBIF, APN (1992) |
| 528 | Santa Cruz | Cueva de las Manos (CNP-E 47-4) | -47.173000 | -70.642000 | | | | | | | | X | | | | | X | | | | Jayat et al. (2006) |
| 529 | Santa Cruz | Cueva de las Manos | -47.183333 | -70.583333 | | | | | | | | | | X | | | | | | | Pardiñas et al. (2008b) |
| 530 | Santa Cruz | Ea. El Macanudo | * | * | | | X | | X | | | | | X | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso y Podesta |
| 531 | Santa Cruz | Ea. Los Mellizos | * | * | | X | X | | X | | | | | X | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso y Podesta |
| 532 | Santa Cruz | Ea. La Española | * | * | | | X | | | | | | | X | | | | | | | Formoso (2013)*, Formoso et al. (2011)*, colector: Formoso y Podesta |
| 533 | Santa Cruz | 4,3 km W Ea. La Española | * | * | | | | | X | | | | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso y Podesta |
| 534 | Santa Cruz | Ea. Casa Blanca | * | * | | X | X | X | X | | | | | X | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso y Podesta |
| 535 | Santa Cruz | 30 km E Bajo Caracoles | * | * | | | X | X | X | | | | | X | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso y Podesta |
| 536 | Santa Cruz | 17,3 km N RPN°49 sobre RPN°12 | * | * | | | X | | X | | | X | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, Formoso et al. (2011)*, |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|------------------|---|------------|------------|----|----|----|----|----|----|----|---|---|----|----|----|----|----|---|-----------------------|--|
| 557 | Santa Cruz | 13 km E Gdor. Gregores | * | * | | | X | X | | X | | | | | | | | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. | | |
| 558 | Santa Cruz | N end Lago Cardiel and RN 40 | -48.900000 | -71.016667 | | | | | | | | | | | | | X | | Pardiñas et al. (2008) | | |
| 559 | santa Cruz | Estancia Cerro Ventana (48° 59' 23"S; 70° 15' 55"O) | -48.989722 | -70.265278 | | | | X | | | | | | | | | | X | X | Sanchez et al. (2009) | |
| 560 | Santa Cruz | | -49.143170 | -69.664920 | | | | | | | | | | | | | | X | | GBIF, MACN | |
| 561 | Santa Cruz | Frigorífico Swift | * | * | | | X | X | | | | | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 562 | Santa Cruz | 8 km N El Chaltén | * | * | | X | X | | | X | | | | X | | X | X | | X | | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 563 | Santa Cruz | Cordón del Bagual | * | * | | X | X | X | | | | | | X | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 564 | Santa Cruz | 6 km N Tres Lagos | * | * | | | | | | | | | | X | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 565 | Santa Cruz | Arroyo de los Paisanos y RN 40 | * | * | | X | X | X | | X | | | | | | | | | | | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 566 | Santa Cruz | Parador Luz Divina | * | * | | | X | X | | | | | | X | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 567 | Santa Cruz | Punta Beagle | * | * | | | X | | X | X | | | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 568 | Santa Cruz | Puerto Santa Cruz | -50.017262 | -68.517976 | | | | | | | | | | X | | | | | | | Pardiñas et al. (2008b), Thomas (in Milne-Edwards, 1890) |
| 569 | Santa Cruz | Cerro Fortaleza | * | * | | X | X | X | | X | | | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 570 | Santa Cruz | Cerro Comisión | * | * | | X | X | X | | X | | | | X | | X | X | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 571 | Santa Cruz | Lago Argentino, Cerro Buenos Aires | -50.403360 | -72.880570 | | | | | | | X | | | | | | | | | | GBIF, MACN |
| 572 | Santa Cruz | Secc. Glaciar Moreno, PM Los Glaciares | -50.464760 | -73.024670 | | | | | | | | | | | | | | | X | | GBIF, APN (1981), Colección PI-IABIN |
| 573 | Santa Cruz | 52km WSW El Calafate | -50.563800 | -72.862410 | | | | | | | | | | | | | | | X | | GBIF, APN, Plan de vertebrados de la Patagonia |
| 574 | Santa Cruz | 4,5 km W Capitán Eyroa | * | * | | | X | X | | X | | | | | | | | | | | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 575 | Santa Cruz | Capitán Eyroa | * | * | | | | | | | | | | | | | | | | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 576 | Chile | | -52.073890 | -69.752500 | | | | | | X | | | | | | | | | | | GBIF, MSB (2008), Collector: Hantavirus Project, Chile |
| 577 | Santa Cruz | R.P. Geológica Laguna Azul | * | * | | X | X | | | X | | | | | | | | | X | X | Formoso (2013)*, colector: Formoso et al. |
| 578 | Chile | | -53.150000 | -70.916670 | | | | | | | X | | | | | | | | | | GBIF, FMNH (1983), Colector: Patterson |
| 579 | Tierra del Fuego | Estancia San Martín | -53.316944 | -68.403889 | | | X | | | | | | | | | | | | | | Sanchez et al. (2009) |
| 580 | Tierra del Fuego | Estancia Harberton | -54.848890 | -68.324767 | | | X | | | | | | | | | | | | | | Sanchez et al. (2009) |
| TOTAL | | | | | 91 | 10 | 14 | 74 | 56 | 97 | 71 | 5 | 2 | 78 | 52 | 88 | 73 | 10 | 13 | 8 | 1215 |

Apéndice 2: Variables seleccionadas para cada especie de roedor sigmodontino.

| | Bio_1 | Bio_2 | Bio_3 | Bio_4 | Bio_5 | Bio_6 | Bio_7 | Bio_8 | Bio_9 | Bio_10 | Bio_11 | Bio_12 | Bio_13 | Bio_14 | Bio_15 | Bio_16 | Bio_17 | NDVI | EVI | Altitud |
|-----------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------|-----|---------|
| <i>Abrothrix hirta</i> | | X | X | X | X | | | | X | | | | | X | X | | | | | |
| <i>Abrothrix olivaceus</i> | | X | X | X | X | | | | X | | | | X | X | | | | | X | |
| <i>Akodon iniscatus</i> | | | | | X | | | | X | X | | | | X | | | | X | | |
| <i>Eligmodontia morgani</i> | | | X | X | X | | | | X | | | | X | X | | | | X | | |
| <i>Eligmodontia typus</i> | | | X | | X | | | | X | | | | | X | X | X | X | X | | |
| <i>Euneomys chinchilloides</i> | | X | X | X | X | | | | X | | | | | X | X | X | X | X | | |
| <i>Geoxus valdivianus</i> | | | X | X | X | | | | X | | | | | X | X | | | X | | |
| <i>Irenomys tarsalis</i> | | | X | | X | | | | X | | | | | X | X | | | X | | |
| <i>Loxodontomys micropus</i> | | X | X | X | | | | | X | | | | | X | X | | | X | | |
| <i>Notiomys edwardsii</i> | | | X | X | X | | | | X | X | | | | X | | | X | X | | |
| <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> | | X | X | | | X | | | | | | | | X | X | | | | | |
| <i>Paynomys macronyx</i> | | X | X | X | X | | | | X | | | | | X | X | | | | | |
| <i>Phyllotis xanthopygus</i> | | X | X | X | X | | | | X | X | | | | X | | | | X | | |
| <i>Reithrodon auritus</i> | | X | X | X | X | X | | | | X | | | | X | | | | X | | |

Bio_1 = Temperatura media anual

Bio_2 = Intervalo medio diurna (media mensual de (temp - temperatura mínima))

Bio_3 = Isotermalidad (P2 / P7) * (100)

Bio_4 = Temperatura estacionalidad (desviación estándar * 100)

Bio_5 = Temperatura máxima del mes más cálido

Bio_6 = Temperatura mínima del mes más frío

Bio_7 = Rango anual de temperatura (P5-P6)

Bio_8 = Temperatura media del trimestre más húmedo

Bio_9 = Temperatura media del trimestre más seco

Bio_10 = Temperatura media del trimestre más cálido

Bio_11 = Temperatura media del trimestre más frío

Bio_12 = precipitación anual

Bio_13 = Precipitación del mes más húmedo
 Bio_14 = Precipitación del mes más seco
 Bio_15 = Precipitación de estacionalidad (coeficiente de variación)
 Bio_16 = Precipitación del Trimestre más húmedo
 Bio_17 = Precipitación del Trimestre más seco
 Bio_18 = Precipitación del Trimestre más caliente
 Bio_19 = Precipitación del trimestre más frío

Apéndice 3. Porcentajes del tipo de cobertura vegetal y cobertura de suelo en el área idónea (>50), para cada especie.

I.T.: *Irenomys tarsalis*; *G.V.:* *Geoxus valdivianus*, *P.M.:* *Paynomys macronyx*, *O.L.:* *Oligoryzomys longicaudatus*, *L.M.:* *Loxodontomys micropus*, *A.H.:* *Abrothrix hirta*, *A.O.:* *A. olivaceus*, *N.E.:* *Notiomys edwardsii*, *E.CH.:* *Euneomys chinchilloides*, *Ak.I.:* *Akodon iniscatus*, *P.X.:* *Phyllotis xanthopygus* y *R.A.:* *Reithrodon auritus*.

| Tipo de cobertura vegetal (%) | <i>I.T.</i> | <i>G.V.</i> | <i>P.M.</i> | <i>O.L.</i> | <i>L.M.</i> | <i>A.H.</i> | <i>A.O.</i> | <i>N.E.</i> | <i>E.CH.</i> | <i>Ak.I.</i> | <i>P.X.</i> | <i>R.A.</i> |
|--|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Tierras de cultivo de secano | 3,41 | 3,09 | 2,47 | 2,07 | 2,33 | 2,35 | 1,27 | 0,10 | 0,63 | 0,61 | 0,72 | 0,57 |
| Tierras de cultivo de mosaico (50-70%) / vegetación (praderas / matorrales / bosques) (20-50%) | 2,41 | 2,40 | 2,27 | 1,63 | 1,63 | 1,64 | 1,03 | 0,10 | 0,62 | 0,93 | 0,52 | 0,34 |
| Vegetación de mosaico (50-70%) (praderas / matorrales / bosques)/ tierras de cultivo (20-50%) | 2,77 | 2,75 | 3,69 | 3,13 | 2,57 | 3,00 | 1,53 | 0,02 | 0,80 | 2,30 | 0,83 | 0,48 |
| Bosque cerrado a abierto (> 15%) de hoja ancha perenne o semideciduo (> 5 m) | 53,88 | 51,59 | 27,97 | 32,58 | 28,64 | 23,81 | 8,47 | 0,00 | 0,06 | 0,08 | 0,07 | 0,91 |
| Bosque cerrado (> 40%) caducifolio de hoja ancha (> 5 m) | 5,17 | 5,70 | 4,70 | 4,31 | 4,43 | 3,73 | 1,49 | 0,00 | 0,35 | 0,30 | 0,24 | 0,57 |
| Bosque abierto (15-40%) caducifolio de hoja ancha / bosque (> 5m) | 0,03 | 0,03 | 0,01 | 0,01 | 0,02 | 0,01 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Bosque mixto cerrado a abierto (> 15%) de hojas anchas y hojas agudas (> 5 m) | 0,65 | 0,55 | 0,26 | 0,40 | 0,27 | 0,22 | 0,09 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Bosque de mosaico o matorral (50-70%) / pastizal (20-50%) | 0,71 | 0,97 | 5,01 | 6,45 | 5,73 | 9,63 | 15,12 | 22,99 | 19,01 | 24,15 | 18,95 | 23,01 |
| Pastizales en mosaico (50-70%) / bosques o matorrales (20-50%) | 0,50 | 0,84 | 6,94 | 5,10 | 7,29 | 6,73 | 12,26 | 13,03 | 16,01 | 14,26 | 15,77 | 14,39 |
| Matorral cerrado a abierto (> 15%) (arbustos de hoja ancha o de aguja, de hoja perenne o caducifolio) (<5 m) | 26,16 | 28,57 | 35,83 | 31,73 | 35,17 | 32,84 | 22,97 | 9,44 | 23,37 | 15,96 | 18,45 | 16,30 |
| Vegetación herbácea cerrado a abierto (> 15%) (pastizales, sabanas o líquenes / musgos) | 0,82 | 0,65 | 0,37 | 0,29 | 0,46 | 0,36 | 0,19 | 0,00 | 0,01 | 0,05 | 0,01 | 0,04 |
| Vegetación escasa (<15%) | 0,62 | 0,78 | 6,96 | 9,81 | 9,47 | 12,47 | 29,48 | 47,84 | 32,90 | 18,73 | 34,74 | 25,54 |

| | | | | | | | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|--------------|------|--------------|
| Bosque cerrado a abierto (> 15%) latifoliadas regularmente inundado (semipermanente o temporal) - Agua dulce o salobre | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 |
| Cerrado a pastizales abiertos (> 15%) o vegetación leñosa en suelos regularmente inundados o anegados - Agua dulce, salobre o salina | 0,63 | 0,51 | 0,34 | 0,39 | 0,39 | 0,36 | 0,11 | 0,00 | 0,03 | 0,01 | 0,03 | 0,06 |
| Superficies artificiales y áreas asociadas (áreas urbanas > 50%) | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,01 | 0,03 |
| Áreas desnudas | 0,11 | 0,10 | 2,12 | 0,87 | 0,40 | 1,81 | 4,74 | 6,44 | 6,02 | 21,87 | 9,52 | 17,38 |
| Cuerpos de agua | 1,73 | 1,17 | 0,71 | 1,18 | 0,92 | 0,90 | 0,87 | 0,04 | 0,17 | 0,68 | 0,13 | 0,39 |
| Nieve y hielo permanente | 0,40 | 0,30 | 0,34 | 0,05 | 0,25 | 0,14 | 0,37 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,01 |

| Cobertura de suelo en área idónea (%) | I.T. | G.V. | P.M. | O.L. | L.M. | A.H. | A.O. | N.E. | E.C. | Ak.I. | P.X. | R.A. |
|--|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| PLANTA URBANA. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,08 | 0,05 | 0,05 | 0,03 | 0,01 | 0,02 | 0,08 | 0,02 | 0,05 |
| NIEVE O HIELO PERSISTENTE, VENTISQUERO, GLACIAR, MORENA. | 1,45 | 1,81 | 1,84 | 0,31 | 1,52 | 1,26 | 0,72 | 0,05 | 0,08 | 0,01 | 0,03 | 0,09 |
| CUMBRE ROCOSA. | 2,76 | 2,26 | 2,95 | 1,39 | 2,02 | 2,69 | 0,51 | 0,00 | 0,05 | 0,03 | 0,04 | 0,05 |
| PLANTACIONES PERENNES. | 0,73 | 0,40 | 0,32 | 0,46 | 0,30 | 0,31 | 0,09 | 0,00 | 0,03 | 0,80 | 0,20 | 0,26 |
| BOSQUE, SELVA, FORESTA, PARQUE NATURAL TRANSITABLE. | 10,52 | 11,40 | 8,20 | 7,15 | 7,69 | 8,57 | 2,61 | 0,00 | 1,04 | 1,99 | 0,87 | 1,20 |
| BOSQUE, SELVA, FORESTA, PARQUE NATURAL INTRANSITABLE. | 63,69 | 56,30 | 33,17 | 34,54 | 31,81 | 29,07 | 7,92 | 0,05 | 0,53 | 0,05 | 0,25 | 1,19 |
| BOSQUE ARTIFICIAL. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,13 | 0,01 | 0,05 |
| BOSQUE EN GALERÍA. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| AFLORAMIENTO ROCOSO. | 6,26 | 10,90 | 26,29 | 20,64 | 27,04 | 25,87 | 28,56 | 23,49 | 34,16 | 33,55 | 32,77 | 24,85 |
| MALLIN, VEGA. | 3,14 | 2,97 | 3,97 | 6,22 | 4,59 | 4,33 | 4,20 | 2,28 | 4,09 | 3,40 | 4,22 | 3,68 |
| VEGETACION LEÑOSA. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,23 | 0,01 | 0,01 | 0,09 | 0,04 |
| PEDREGAL. | 6,37 | 9,33 | 13,41 | 12,07 | 14,22 | 13,28 | 20,07 | 17,14 | 19,83 | 28,92 | 22,17 | 31,70 |
| ARENAL. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,06 | 0,04 | 0,31 | 0,06 | 0,13 |
| ARENAL CON RIPIO Y CANTO RODADO. | 4,39 | 4,00 | 7,47 | 14,69 | 7,94 | 10,43 | 15,35 | 14,60 | 15,00 | 12,91 | 16,50 | 17,34 |
| PAJONAL, JUNCAL, MALEZAL, MATORRAL Y JARILLAL. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,54 | 0,11 | 0,38 |

| | | | | | | | | | | | | |
|--|------|------|------|------|------|------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BARRIAL, BARRIZAL, GUADAL. | 0,02 | 0,02 | 0,01 | 0,24 | 0,02 | 0,16 | 1,09 | 1,11 | 0,73 | 1,35 | 0,97 | 1,61 |
| ESCORIAL. | 0,11 | 0,11 | 1,90 | 1,57 | 2,37 | 3,50 | 18,17 | 40,88 | 24,01 | 13,19 | 20,74 | 15,09 |
| ZONA DESMONTADA. | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,04 | 0,00 | 0,00 |
| USO DE TIERRA MIXTO (16 + 28). | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 1,39 | 0,07 | 1,09 |
| HUAICO O GUAICO. | 0,00 | 0,00 | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,03 | 0,02 | 0,01 | 0,01 |
| PALEOCAUCE O CAUCE ABANDONADO. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,04 | 0,03 | 0,10 | 0,07 | 0,08 |
| BAÑADOS. | 0,46 | 0,42 | 0,33 | 0,63 | 0,42 | 0,45 | 0,58 | 0,04 | 0,32 | 0,44 | 0,68 | 0,70 |
| PLAYA DE PIEDRA O RESTINGA. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,13 | 0,00 | 0,07 |
| PLAYA DE GRAVA O CANTO RODADO. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,12 | 0,01 | 0,07 |
| PLAYA DE ARENA. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| MEDANO, DUNA. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,44 | 0,09 | 0,23 |
| CORDONES O ACUMULACIONES DE CONCHILLAS. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,00 | 0,03 |
| CIENAGA, TREMEDAL, TEMBLADERAL, EMBALSADO, TURBAL, MENUCO. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| CAÑADAS. | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

Definición de los tipos de cobertura de suelo:

Planta urbana: zona edificada con fines urbanísticos destinadas a actividades antrópicas.

Nieve o hielo persistente, ventisquero, glaciar, morena: masa de hielo persistente alimentada por un ventisquero.

Cumbre rocosa: composición rocosa resultado de asociación de minerales de distinta naturaleza y dureza, como consecuencia de un proceso geológico determinado.

Plantaciones perennes: área cubierta por siembra sistemática de vegetación persistente, como ser: arboles, yerba mate, café, te y frutales, etc.

Bosque, selva, foresta, parque natural transitable: terreno cubierto de árboles de diferentes especies perennes y de no más de tres o cuatro metros de altura.

Bosque, selva, foresta, parque natural intransitable: terreno cubierto de árboles de diferentes especies perennes y de más de cuatro metros de altura.

Bosque artificial: terreno cubierto de árboles plantados por el hombre, cualquiera sea su destino y clasificación industrial, (frutales, yerbatales, para sombra, para madera, etc.).

Bosque en galería: vegetación natural (a caballo) en los albardones de los ríos y arroyos de tipo arbórea y arbustiva.

Afloramiento rocoso: manifestación superficial de estratos, filón o masa de cualquier tipo de roca que asoma a la superficie del terreno. Pueden afectar áreas más o menos grandes.

Mallín, vega: suelo fértil, húmedo y bajo, con vegetación natural de tipo herbáceo.

Vegetación leñosa: vegetación de cualquier especie (tola, llareta, etc.) que permite hacer lumbre.

Pedregal: terreno cubierto de piedra suelta (rocas de diferentes tamaños y composición), su origen puede ser muy variado.

Arenal: suelo constituido de arena suelta. Sus condiciones para el tránsito mejoran con la lluvia.

Arenal con ripio y canto rodado: si el arenal cuenta además con materiales provenientes de descomposición, acumulación, de cantera etc.

Pajonal, juncal, malezal, matorral y jarillal: terreno cubierto con vegetación de distinta clase como el pajon, totoras, juncos, etc. En general se trata de crecimientos en terrenos húmedos.

Barrial, barrizal, guadal: terreno bajo y llano generalmente húmedo cubierto de barro o lodo. En las épocas de seca el lodo se transforma en un polvo casi inapalpable.

Escorial: terreno cubierto de escoria (lava volcánica)

Zona desmontada: áreas de bosque o foresta que fueron eliminadas parcial o totalmente por causas naturales o antrópicas.

Uso de tierra mixto: área con cultivos diversos como cereales, pasturas y silvicultura alternados.

Huaico o guaico: grieta más o menos profunda y amplia producida por levigación y radiación solar.

Paleocauce o cauce abandonado: zona antigua de cauce de agua semi o totalmente desactivada, que pueden tener o no agua en determinadas condiciones climáticas, pudiendo transformarse en una zona inundada y pantanosa.

Bañados: terreno anegado que contiene agua durante todo el año. Esta zona es de piso generalmente fangoso, pantanoso o cenagoso, cubierto de agua de poca profundidad, proveniente del desborde de un lago, río, arroyo o por invasión de las aguas del mar.

Playa de piedra o restinga: lengua de piedra debajo del agua o a poca profundidad que puede o no aflorar en baja mar y constituye un serio obstáculo para la navegación.

Playa de grava o canto rodado: costa comprendida entre las pleamares y la línea de baja mar con sedimento tamaño grava.

Playa de arena: costa comprendida entre las pleamares y la línea de baja mar con sedimento tamaño arena.

Médano, duna: acumulación de arena suelta, no siempre cerca y a nivel del mar, animada de un movimiento de traslación por la acción del viento (eólica).

Cordones o acumulaciones de conchillas: cordones costeros producidos por la acumulación de caparzones de valvas a consecuencia de las corrientes litorales.

Cienaga, tremedal, tembladeral, embalsado, turbal, menuco: son terrenos bajos húmedos, poco resistentes, pantanosos, turbosos, cubierto de césped que cede al menor peso.

Cañadas: bañado en terreno bajo, de forma alargada, con o sin curso de agua, cubierta de vegetación propia de zonas húmedas.

Apéndice 4: Registros de presencia diferenciados genéticamente de *E. morgani* y *E. typus*

| PROVINCIA | SITIOS DE PRESENCIA | LATITUD | LONGITUD | REFERENCIA |
|-------------------|--|------------|------------|------------------------------|
| <i>E. morgani</i> | | | | |
| Río Negro | Tembrao | -41,141667 | -66,308333 | Hillyard et al (1997) |
| Río Negro | Tembrao | -41,169833 | -66,336000 | Sykes et al (1997) |
| Río Negro | Cerro Corona | -41,452583 | -66,912662 | Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Estancia Los Manantiales | -45,505556 | -67,491389 | Lessa et al. (2010) |
| Río Negro | Meseta de Somuncurá | -41,355500 | -67,928167 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | Estancia Talagapa, Argentina | -42,155567 | -68,269468 | Lessa et al. (2010) |
| Mendoza | 3 km W Refugio Militar Grl. Alvarado | 34,250000 | -69,338889 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Río Negro | 15km NE Mencué | -40,360333 | -69,526500 | Sykes et al (1997) |
| Mendoza | 2 mi E Gendarmería Cruz de Piedra | -34,183333 | -69,677778 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Mendoza | 2.0 km N jct. Hwy 40 and El Manzano Rd. along Hwy 40 | -36,083333 | -69,728611 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | ~27Km NW Pampa de Agnia | -43,495667 | -69,830833 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | Ea. La Escondida | -45,323333 | -69,835000 | Hillyard et al (1997) |
| Santa Cruz | Estancia Cerro Ventana | -48,989722 | -70,254167 | Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Estancia Quichaura | -43,706833 | -70,355749 | Lessa et al. (2010) |
| Chubut | La Subida | -43,975833 | -70,382833 | Hillyard et al (1997) |
| Santa Cruz | Ea. El Rincón | -46,996667 | -70,711667 | Hillyard et al (1997) |
| Santa Cruz | Ea. El Rincón | -46,939167 | -70,809500 | Sykes et al (1997) |
| Santa Cruz | Ea. La Vizcaina | -46,916667 | -70,833333 | Hillyard et al (1997) |
| Chubut | 3 km N Tecka along Hwy 4 | -43,466667 | -70,847222 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Santa Cruz | Estancia Casa de Piedra | -47,126111 | -70,864167 | Lessa et al. (2010) |
| Santa Cruz | Chile Chico | -46,550000 | -70,933333 | Hillyard et al (1997) |

| | | | | |
|------------|---|------------|------------|------------------------------|
| Santa Cruz | Chile Chico | -46,883333 | -70,933333 | Sykes et al (1997) |
| Río Negro | Arroyo La Fragua | -41,085167 | -70,954333 | Sykes et al (1997) |
| Neuquén | 8.8 km S Lonco Luan | -39,016667 | -71,000000 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Neuquén | 11 km NW jct. Hwys 63 and 237, along Hwy 63 | -40,650000 | -71,152500 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Río Negro | Estancia El Condor near Bariloche Airport | -41,169167 | -71,192333 | Monjeau et a 1997 |
| Neuquén | 21 km NW, 1 km N jct.Hwys 60 and 23 | -39,666667 | -71,203333 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Río Negro | Las Victorias, 4.2 km E Bariloche | -41,130000 | -71,250000 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Santa Cruz | Chile Chico, 2 km S & Chile Chico Aerodromo, 1 km W | -46,550000 | -71,728611 | GenBank, Lessa et al. (2010) |

E. typus

| | | | | |
|--------------|--|------------|------------|------------------------------|
| Buenos Aires | S Jose B. Casas | -40,554167 | -62,624833 | Sykes et al (1997) |
| Río Negro | 18Km SW Viedma | -40,940167 | -63,020833 | Sykes et al (1997) |
| Río Negro | Viedma | -40,940000 | -63,021667 | Hillyard et al (1997) |
| Chubut | Caleta Valdés | -42,409836 | -63,609958 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | Puerto Pirámide | -42,647205 | -64,264667 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | Istmo Ameghino | -42,473354 | -64,513316 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | 8 km (by road) ESE Puerto Madryn | -42,783333 | -64,965833 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Córdoba | Quimilo | -29,900000 | -65,389722 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Río Negro | Aguada Cecilio | -40,858167 | -65,805833 | Hillyard et al (1997) |
| Catamarca | Chumbicha, 0.5 km E of Hwy 38 along Hwy 60 | -28,866667 | -66,237222 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Mendoza | Capital: 15 km E Salinas del Bebedero | -33,550000 | -66,440556 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Mendoza | Capital: 12 km N Varela (by road) | -34,000000 | -66,440556 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Santa Cruz | Estancia Cerro del Paso, Argentina | -47,859167 | -66,440556 | Lessa et al. (2010) |
| San Luis | 8 km W of La Botija, Pampa de las Salinas | -32,183333 | -66,677778 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | ~100km W Dolavon | -43,285667 | -67,104167 | Sykes et al (1997) |
| Mendoza | La Paz: 27 km N Desaguadero | -33,150000 | -67,186389 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Las Plumas | -43,722222 | -67,271111 | Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Estancia Los Manantiales, Argentina | -45,505556 | -67,491389 | Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Cañadón Carbón | -43,835278 | -67,830278 | Lessa et al. (2010) |

| | | | | |
|------------|--|------------|------------|------------------------------|
| Río Negro | Meseta de Somuncurá | -41,355500 | -67,928167 | Sykes et al (1997) |
| Mendoza | La Valle: Reserva Telteca | -32,333333 | -68,000000 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Paso de Indios: 18 km W jct. Hwys 29 and 27 along Hwy 27 | -44,583333 | -68,033889 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | ~200km W Dolavon | -43,548667 | -68,129667 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | Los Altares | -43,884167 | -68,406667 | Lessa et al. (2010) |
| Mendoza | San Rafael: Salinas del Diamante | -34,916667 | -68,881111 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | ~280km W Dolavon | -43,755000 | -68,952833 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | Campo de Pichiñan | -43,555278 | -69,067778 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Mendoza | San Carlos, 35 km S Pareditas by Hwy 40 and 3 km E | -34,250000 | -69,084722 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Gorro Frigio | -43,040556 | -69,321944 | Lessa et al. (2010) |
| Santa Cruz | Meseta el Pedrero | -46,775833 | -69,626500 | Sykes et al (1997) |
| Santa Cruz | El Pedrero | -46,801667 | -69,626667 | Hillyard et al (1997) |
| Chubut | ~30Km NW Pampa de Agnia | -43,479667 | -69,818167 | Sykes et al (1997) |
| Chubut | Campo de Cretón | -42,711667 | -70,050833 | Lessa et al. (2010) |
| Río Negro | Estancia María Sofía | -40,616667 | -70,15 | Monjeau et a 1997 |
| Río Negro | 10 km S Comallo | -41,090000 | -70,210000 | GenBank, Lessa et al. (2010) |
| Chubut | Paraje Fofocahuel, Campo Netchovitch | -42,328333 | -70,559167 | Lessa et al. (2010) |

Apéndice 5. Datos ambientales de los sitios de presencias de *E. morgani* y *E. typus*

| Especies | Latitud | Longitud | Altitud | Temperatura promedio | Temperatura Máxima | Temperatura mínima | Precipitación |
|------------------|------------|------------|---------|----------------------|--------------------|--------------------|---------------|
| <i>E_morgani</i> | -41.141667 | -66.308333 | 546 | 12.6 | 19.2 | 5.9 | 229 |
| <i>E_morgani</i> | -41.169833 | -66.33600 | 604 | 12.3 | 18.7 | 5.8 | 228 |
| <i>E_morgani</i> | -41.452583 | -66.912662 | 1463 | 7.4 | 13.5 | 1.2 | 219 |
| <i>E_morgani</i> | -45.505556 | -67.491389 | 494 | 10.0 | 15.3 | 4.8 | 188 |
| <i>E_morgani</i> | -41.3555 | -67.928167 | 1136 | 9.0 | 15.2 | 2.9 | 208 |
| <i>E_morgani</i> | -42.155567 | -68.269468 | 1434 | 6.9 | 12.8 | 0.9 | 208 |
| <i>E_morgani</i> | -40.360333 | -69.5265 | 1147 | 8.6 | 15.0 | 2.3 | 216 |
| <i>E_morgani</i> | -34.183333 | -69.677778 | 3299 | 0.6 | 6.1 | -4.8 | 552 |

| | | | | | | | |
|------------------|------------|------------|------|------|------|-----|-----|
| <i>E_morgani</i> | -36.083333 | -69.728611 | 1376 | 10.9 | 18.0 | 3.8 | 420 |
| <i>E_morgani</i> | -43.495667 | -69.830833 | 749 | 9.5 | 15.5 | 3.4 | 194 |
| <i>E_morgani</i> | -45.323333 | -69.83500 | 528 | 9.8 | 15.2 | 4.3 | 156 |
| <i>E_morgani</i> | -48.989722 | -70.254167 | 230 | 9.5 | 15.0 | 4.0 | 160 |
| <i>E_morgani</i> | -43.706833 | -70.355749 | 852 | 8.4 | 13.9 | 2.9 | 220 |
| <i>E_morgani</i> | -43.975833 | -70.382833 | 796 | 8.4 | 13.9 | 3.0 | 204 |
| <i>E_morgani</i> | -46.996667 | -70.711667 | 716 | 8.5 | 13.4 | 3.5 | 152 |
| <i>E_morgani</i> | -46.939167 | -70.8095 | 713 | 8.3 | 13.3 | 3.4 | 151 |
| <i>E_morgani</i> | -46.916667 | -70.833333 | 779 | 8.2 | 13.1 | 3.3 | 148 |
| <i>E_morgani</i> | -43.466667 | -70.847222 | 664 | 9.0 | 14.6 | 3.5 | 415 |
| <i>E_morgani</i> | -47.126111 | -70.864167 | 691 | 8.2 | 13.1 | 3.2 | 144 |
| <i>E_morgani</i> | -46.55 | -70.933333 | 421 | 9.6 | 14.6 | 4.6 | 131 |
| <i>E_morgani</i> | -46.883333 | -70.933333 | 1184 | 5.5 | 9.7 | 1.3 | 194 |
| <i>E_morgani</i> | -41.085167 | -70.954333 | 951 | 7.9 | 13.3 | 2.4 | 643 |
| <i>E_morgani</i> | -39.016667 | -71.00000 | 1198 | 8.4 | 14.3 | 2.5 | 766 |
| <i>E_morgani</i> | -40.65 | -71.1525 | 844 | 8.6 | 14.1 | 3.2 | 846 |
| <i>E_morgani</i> | -41.169167 | -71.192333 | 860 | 8.4 | 13.8 | 2.9 | 820 |
| <i>E_morgani</i> | -39.666667 | -71.203333 | 893 | 9.2 | 15.1 | 3.4 | 930 |
| <i>E_morgani</i> | -41.13 | -71.25 | 812 | 8.6 | 12.3 | 4.9 | 852 |
| <i>E_morgani</i> | -46.55 | -71.728611 | 288 | 8.7 | 13.6 | 3.8 | 328 |

Promedio

917 8,6 14,1 3,1 354

| | | | | | | | |
|----------------|------------|------------|-----|------|------|------|-----|
| <i>E_typus</i> | -40.554167 | -62.624833 | 22 | 14.1 | 20.2 | 8.1 | 384 |
| <i>E_typus</i> | -40.940167 | -63.020833 | 27 | 14.3 | 20.5 | 8.2 | 359 |
| <i>E_typus</i> | -40.94 | -63.021667 | 28 | 14.3 | 20.5 | 8.2 | 359 |
| <i>E_typus</i> | -42.473354 | -64.513316 | 81 | 13.4 | 18.5 | 8.2 | 200 |
| <i>E_typus</i> | -29.9 | -65.389722 | 189 | 20.8 | 27.3 | 14.3 | 449 |
| <i>E_typus</i> | -40.858167 | -65.805833 | 210 | 14.3 | 21.1 | 7.6 | 252 |
| <i>E_typus</i> | -28.866667 | -66.237222 | 405 | 20.2 | 27.4 | 13.1 | 425 |
| <i>E_typus</i> | -33.55 | -66.440556 | 502 | 17.7 | 24.6 | 10.8 | 411 |
| <i>E_typus</i> | -34.00000 | -66.440556 | 608 | 16.4 | 23.7 | 9.0 | 409 |
| <i>E_typus</i> | -47.859167 | -66.440556 | 4 | 10.6 | 15.5 | 5.6 | 212 |

| | | | | | | | |
|----------------|------------|------------|------|------|------|------|-----|
| <i>E_typus</i> | -32.183333 | -66.677778 | 370 | 20.7 | 28.0 | 13.5 | 499 |
| <i>E_typus</i> | -43.285667 | -67.104167 | 306 | 12.8 | 19.1 | 6.5 | 197 |
| <i>E_typus</i> | -33.15 | -67.186389 | 456 | 18.4 | 25.8 | 11.0 | 386 |
| <i>E_typus</i> | -43.722222 | -67.271111 | 179 | 12.9 | 19.0 | 6.8 | 194 |
| <i>E_typus</i> | -45.505556 | -67.491389 | 494 | 10.0 | 15.3 | 4.8 | 188 |
| <i>E_typus</i> | -43.835278 | -67.830278 | 216 | 12.5 | 18.4 | 6.7 | 185 |
| <i>E_typus</i> | -41.3555 | -67.928167 | 1136 | 9.0 | 15.2 | 2.9 | 208 |
| <i>E_typus</i> | -32.333333 | -68.00000 | 550 | 18.5 | 26.2 | 10.7 | 283 |
| <i>E_typus</i> | -44.583333 | -68.033889 | 371 | 11.4 | 17.6 | 5.4 | 182 |
| <i>E_typus</i> | -43.548667 | -68.129667 | 308 | 12.4 | 18.7 | 6.1 | 204 |
| <i>E_typus</i> | -43.884167 | -68.406667 | 245 | 12.6 | 18.6 | 6.6 | 184 |
| <i>E_typus</i> | -34.916667 | -68.881111 | 1287 | 11.9 | 19.9 | 3.9 | 363 |
| <i>E_typus</i> | -43.75500 | -68.952833 | 415 | 11.8 | 17.6 | 6.0 | 191 |
| <i>E_typus</i> | -43.555278 | -69.067778 | 316 | 12.3 | 18.1 | 6.5 | 204 |
| <i>E_typus</i> | -34.25 | -69.084722 | 1607 | 10.9 | 18.8 | 3.1 | 376 |
| <i>E_typus</i> | -43.040556 | -69.321944 | 372 | 11.7 | 17.3 | 6.2 | 215 |
| <i>E_typus</i> | -46.775833 | -69.6265 | 295 | 12.7 | 18.2 | 7.1 | 283 |
| <i>E_typus</i> | -46.801667 | -69.626667 | 367 | 12.4 | 17.9 | 6.8 | 288 |
| <i>E_typus</i> | -43.479667 | -69.818167 | 783 | 9.3 | 15.3 | 3.3 | 189 |
| <i>E_typus</i> | -42.711667 | -70.050833 | 524 | 10.9 | 16.8 | 4.9 | 288 |
| <i>E_typus</i> | -40.616667 | -70.15 | 762 | 10.4 | 16.3 | 4.4 | 358 |
| <i>E_typus</i> | -41.09 | -70.21 | 854 | 9.4 | 15.7 | 3.2 | 381 |
| <i>E_typus</i> | -42.328333 | -70.559167 | 599 | 10.1 | 16.4 | 3.9 | 397 |
| Promedio | | | 451 | 13,4 | 19,7 | 7,1 | 294 |

Apéndice 6: Referencias del Apéndice I

- Andrade, A. 2008. Mammalia, Rodentia, Cricetidae, *Notiomys edwardsii* (Thomas, 1890): Distribution extension and geographic distribution map. Check List 4: 33–36
- Barquez, R. M., M. A. Mares and J. K. Braun. 1999. The bats of Argentina. Special Publications, Museum of Texas Tech University, 42.
- Canevari, M., R. A. Chiesa and G. Lingua. 1992. Relevamiento de la meseta de Somuncurá, Pcia. de Río Negro, Argentina. Fundación Vida Silvestre Argent. Bol. Tec. 9: 1–32.
- Carbajo, A. E., and U. F. J. Pardiñas. 2007. Spatial distribution model of a hantavirus reservoir, the long-tailed colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), in Argentina. Journal of Mammalogy 88: 1555–1568.
- Fernández, F. J., J. D. Carrera, C. M. García Esponda, G. J. Moreira and L. J. M. De Santis. 2009. Micromamíferos registrados en tres localidades del centro-oeste de Mendoza (Didelphimorphia y Rodentia). Multequina 18: 3-14.
- Formoso, A. E. 2013. Ensamblajes de micromamíferos y variables ambientales en Patagonia continental extra – andina Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 192pp.
- Gasco, A., M. I. Rosi and V. Durán. 2006. Análisis arqueofaunístico de microvertebrados en "Caverna de las Brujas" (Malargüe-Mendoza-Argentina). Anales de Arqueología y Etnología, Volumen Especial 61: 135-162.
- GBIF. Global Biodiversity Information Facility. <http://www.gbif.org>
- Jayat, J. P., P. E. Ortiz, P. Teta, U. F. J. Pardiñas and G. D'elía. 2006. Nuevas localidades Argentinas para algunos roedores sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae). Mastozoología Neotropical 13: 51-67.
- Martin, G. M. 2003. Nuevas localidades para marsupiales patagónicos (Marsupialia: Didelphimorphia y Microbiotheria) en el Noroeste de la provincia del Chubut. Mastozoología Neotropical 10: 148-153.
- Martin, G. M. 2005. Intraspecific variation in *Lestodelphys halli* (Marsupialia: Didelphimorphia). Journal of Mammalogy 86: 793-802.
- Martin, G.M., and M. Archangelsky. 2004. Aportes al conocimiento de *Notiomys edwardsii* (Thomas, 1890) en el noroeste del Chubut, Argentina. Mastozoología Neotropical 11: 91–94.
- Massoia, E. 1981. Notas sobre los cricétidos mendocinos (Mammalia, Rodentia). Historia Natural 1: 205-208.
- Massoia, E. 1983. La alimentación de algunas aves del orden Strigiformes en la Argentina. El Hornero, Número Extraordinario 125-148.
- Massoia, E. 1988a. Algunos roedores depredados por *Bubo virginianus* en Estancia Chacayal, Departamento Huiliches, provincia de Neuquén. Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza 2: 4-7.

- Massoia, E. 1988b. Algunos restos de pequeños roedores y pájaros depredados por aves rapaces en el Río Quilquihue, Departamento de Lácar, provincia de Neuquén. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza* 4: 20-23.
- Massoia, E. 1988c. Pequeños mamíferos depredados por *Geranoaetus melanoleucus* en el Paraje Confluencia, Departamento Collón Curá, provincia de Neuquén. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza* 9: 13-18.
- Massoia, E., and B. Lartigau. 1995. Mamíferos (Rodentia, Lagomorpha y Marsupicarnivora) cazados por *Tyto alba* en el Río Limay, Departamento Pilcaniyeu, provincia de Río Negro. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza* 27: 15-18.
- Massoia, E., and U. F. J. Pardiñas. 1988a. Pequeños mamíferos depredados por *Bubo virginianus* en Pampa de Nestares, Departamento Pilcaniyeu, Provincia de Río Negro. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza* 3: 23-27.
- Massoia, E., and U. F. J. Pardiñas. 1988c. Presas de *Bubo virginianus* en Cueva Epullán, Departamento Collón Curá, provincia de Neuquén -I. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza* 7: 17-27.
- Massoia, E., J. J. Pereiro and C. Reboledo. 1991. Análisis de regurgitados de *Bubo virginianus* en La Lipela, Departamento Los Lagos, provincia de Neuquén. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza* 19:53-57.
- Monjeau, J. A. 1989. Ecología y distribución geográfica de los pequeños mamíferos del Parque Nacional Nahuel Huapi y áreas adyacentes. Ph.D. Thesis. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 259 pp.
- Nabte, M. J. 2003. Dieta de *Athene cunicularia* (Aves: Strigiformes) en el nordeste de la provincia del Chubut, Argentina. Tesis de Licenciatura inédita, Facultad de Ciencias naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Argentina.
- Nabte, M. J., S. Saba and U. f. j. Pardiñas. 2006. Dieta del Búho Magallánico (*Bubo magellanicus*) en el desierto del monte y la Patagonia argentina. *Ornitología Neotropical* 17: 27–38.
- Nabte, M.J., S.L. Saba and J.A. Monjeau. 2009. Mamíferos terrestres de la Península Valdés: lista sistemática comentada. *Mastozoología Neotropical* 16: 109–120.
- Ojeda, A. A., G. D'elía and R. A. Ojeda. 2005. Taxonomía alfa de *Chelemys* y *Euneomys* (Rodentia, Cricetidae): el número diploide de ejemplares topotípicos de *C. macronyx* y *E. mordax*. *Mastozoología Neotropical* 12: 79-82.
- Pardiñas, U. F. J., and E. Massoia. 1989. Roedores y marsupiales de Cerro Castillo, Paso Flores, Departamento Pilcaniyeu, provincia de Río Negro. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza* 13: 9–13.
- Pardiñas, U. F. J., and C. A. Galliari. 1998. La distribución del ratón topo *Notiomys edwardsii* (Mammalia: Muridae). *Neotrópica* 44:123–124.
- Pardiñas, U. F. J., and P. Teta. 2007. Micromamíferos del sector oriental de la Altiplanicie del Somuncurá (Río Negro, Argentina). *Mastozoología Neotropical* 14:271–278.
- Pardiñas, U. F. j., S. Cirignoli and D. H. Podestá. 2001. Nuevos micromamíferos registrados en la Península de Valdés (provincia de Chubut, Argentina). *Neotrópica* 47:101–102.

- Pardiñas U. F. J., P. Teta, S. Cirignoli and D. H. Podestá. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical* 10: 69–113.
- Pardiñas, U. F. J., S. Cirignoli, J. Laborde and A. Richieri. 2004. Nuevos datos sobre la distribución de *Irenomys tarsalis* (Philippi, 1900) (Rodentia: sigmodontinae) en Argentina. *Mastozoología Neotropical* 11:99–104.
- Pardiñas, U.F.J., P. Teta and D. E. Udrizar Sauthier. 2008a. Mammalia, Didelphimorphia and Rodentia, Southwest of the province of Mendoza, Argentina. *Check List* 4: 218–225.
- Pardiñas, U.F.J., D.E. Udrizar Sauthier, P. Teta and G. D'elia. 2008b. New data on the endemic Patagonian long-clawed mouse *Notiomys edwardsii* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalia* 72:273–285.
- Porcasi, X., G. Calderon, M. Lamfri, N. Gardenal, J. Polop, M. Sabattini and M. Scavuzzo. 2005. The use of satellite in modeling population dynamics and prevalence of infection in the rodent reservoir of Junín virus. *Ecological Modelling* 185:437–449.
- Sanchez, J. P., D.E. Udrizar Sauthier and M. Lareschi. 2009. Nuevos registros de pulgas (insecta, siphonaptera) parásitas de roedores sigmodontinos (cricetidae) de la Patagonia Austral, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, Mendoza, SAREM 2009. Versión on-line ISSN 1666-0536.
- Teta, P., and A. Andrade. 2002. Micromamíferos depredados por *Tyto alba* (Aves, Tytonidae) en las Sierras de Talagapa (provincia de Chubut, Argentina). *Neotrópica* 48: 88–90.
- Teta, P., J. A. Pereira, N. G. Fracassi, S. B. C. Bisceglia and S. Heinonen Fortabat. 2009. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. Mendoza. *Mastozoología Neotropical* 16: 183-198.
- Tiranti, S. I. 1996. Small mammals from Chos Malal, Neuquén, Argentina, based upon owl predation and trapping. *Texas Journal of Sciences* 48: 303-310.
- Udrizar Sauthier, D. E. 2009. Los micromamíferos y la evolución ambiental durante el Holoceno en el río Chubut (Chubut, Argentina). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 335pp
- Udrizar Sauthier, D. E., and U. F. J. Pardiñas. 2014. Estableciendo límites: distribución geográfica de los micromamíferos terrestres (Rodentia y Didelphimorphia) de Patagonia centro oriental. *Mastozoología Neotropical* 21: 79-99.