



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Programa de Magister en Ciencias con mención en Zoología

**PATRÓN ESPACIAL DEL TAMAÑO DEL CEREBRO DE LOS ROEDORES
DE LA SUBFAMILIA SIGMODONTINAE (RODENTIA: CRICETIDAE) Y SU
RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES**

POR: ALEXANDER PARI CHIPANA

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas para
optar el grado de Magister en Ciencias con mención en Zoología

Profesor Guía: Cristian E. Hernández Ulloa

Profesor co-guía: Enrique Alfonso Rodríguez Serrano

28 de abril 2020

Concepción – Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento.

Citar

Pari, Alexander. 2020. Patrón espacial del tamaño del cerebro de los roedores de la subfamilia Sigmodontinae (Rodentia: Cricetidae) y su relación con variables ambientales. Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción-Chile, para optar el grado de Magister en Ciencias con mención en Zoología. 38p.



AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos los que me acompañaron en las distintas etapas de este proceso. Mis padres, hermanos y a Kateryn Pino mi compañera de vida, por su apoyo incondicional. Agradecer profundamente a mis tutores, Dr. Cristián Hernández y Dr. Enrique Rodríguez-Serrano, por aceptarme en sus laboratorios y uno de sus proyectos de investigación (FONDECYT 1170815), y sobre todo por su apoyo en mi formación académica y personal. A mis amigos y compañeros del Programa de Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, Laura, Cynthia, Claudia, Paulo, Amado, Javier, Nicza y Marcelo por los buenos momentos que compartimos. Al Dr. Reinaldo Rivera, Dr(c) Oscar Inostroza y Dr. Jorge Avaria, compañeros y amigos del laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática, por su valioso aporte en este trabajo de tesis. Finalmente quiero agradecer al programa de Magister en Ciencias con mención en Zoología de la Universidad de Concepción por las becas de arancel y estipendio, que permitieron poder desarrollar este Magister Y al proyecto FONDECYT - 1170815 por el financiamiento de esta tesis.

TABLA DE CONTENIDO

AGRADAMIENTOS.....	iii
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS.....	vi
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	viii
INTRODUCCIÓN.....	1
Modelo de estudio.....	5
HIPÓTESIS.....	6
OBJETIVOS.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
Tamaño del cerebro y tamaño corporal.....	8
Mapas de distribución.....	10
Base de datos ambiental.....	12
Base de datos filogenética.....	13
Modelos de regresión.....	13
Selección de modelos.....	14
RESULTADOS.....	15
Volumen endocraneal.....	15
Patrón de distribución espacial del tamaño del cerebro.....	17
Modelos de regresión.....	28
DISCUSIÓN.....	21
CONCLUSIONES.....	24

REFERENCIAS.....25
ANEXO.....35
SUPLEMENTOS.....39



ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1.** (A) Medidas externas del cráneo para calcular el volumen endocraneal: Altura de la bóveda craneal (ABC); Ancho de la bóveda craneal (AnBC); Longitud de la base del cráneo (LBC). (B) Medidas externas del cuerpo: Longitud cabeza-cuerpo (LCC).....10
- Figura 2.** Número total de especies por tribu (gris claro), y número total de especies con información del volumen endocraneal por tribu (gris oscuro).....15
- Figura 3.** Variación de los residuales del volumen endocraneal (eje x) para las principales tribus de la subfamilia Sigmodontinae.....16
- Figura 4.** Relación entre el volumen endocraneal y el tamaño corporal en los roedores de la subfamilia Sigmodontinae ($r^2 = 73\%$, $p < 0,0001$).....17
- Figura 5.** A) Distribución espacial de los residuales del volumen endocraneal (RVE) máximo observado y B) valores de RVE predichos según el modelo con mejor ajuste (HAC-1+2). C) Agrupamientos espacialmente significativos del RVE máximo (puntos calientes, $p < 0.05$), en color rojo y en escala de grises las áreas montañosas en Sudamérica.....19
- Tabla 1.** Comparación de las hipótesis propuestas para explicar el patrón espacial de los residuales del volumen endocraneal máximo en los roedores sigmodontinos mediante la comparación del delta AIC (Δ_i). Donde HAC-1 (hipótesis de amortiguación cognitiva, heterogeneidad ambiental), HAC-2 (hipótesis de amortiguación cognitiva, heterogeneidad espacial), HCC (hipótesis cerebro caro, variables asociadas a productividad) Y HF (hipótesis filogenética, índice NRI).....20
- Tabla 1 (anexo).** Referencias bibliográficas de donde se obtuvieron las coordenadas geográficas para construir los mapas de distribución a partir del método de polígono mínimo convexo para 42 especies de roedores de la subfamilia Sigmodontinae.....35
- Tabla 2 (anexo).** Especies con único registro y las referencias utilizadas para calcular el área de distribución.....37

RESUMEN

La variación del tamaño del cerebro en los mamíferos ha llamado la atención de los investigadores desde los tiempos de Darwin. Se han propuesto varias hipótesis para explicar esta variación, entre ellas destacan dos hipótesis ecológicas: 1) Hipótesis de amortiguación cognitiva (HAC); y 2) Hipótesis del Cerebro Caro (HCC). Complementariamente, en un contexto evolutivo, está la Hipótesis Filogenética (HF), para evaluar estas hipótesis se utilizó como modelo de estudio a los roedores de la subfamilia Sigmodontinae, ya que presentan una alta diversidad específica actual, variación en el tamaño del cerebro y están distribuidos en una gran diversidad de hábitat. En este trabajo, se describió la distribución espacial del volumen endocraneal máximo (VEM) como variable de respuesta y usamos los residuos del VEM con respecto al tamaño corporal junto con modelos autorregresivos simultáneos para evaluar las tres hipótesis. Los resultados muestran que los roedores sigmodontinos con VEM habitan áreas con alta heterogeneidad espacial y ambiental, independiente de la productividad y las relaciones de parentesco de las especies en el paisaje, dando sustento a la HBC. En conclusión, este trabajo apoya la hipótesis de amortiguación cognitiva como un mecanismo para explicar la variación del tamaño del cerebro en roedores de la subfamilia Sigmodontinae.

Palabras claves: Cerebros grandes, Hipótesis de amortiguación cognitiva, hipótesis de cerebro caro, variación del tamaño del cerebro.

ABSTRACT

The brain size variation in mammals has attracted the attention of researchers since Darwin's time. Several hypotheses have been proposed to explain this variation, including two ecological hypotheses: 1) the cognitive buffer hypothesis (CBH), and 2) the hypothesis of the expensive brain (HEB). On the other hand, the phylogenetic hypothesis (PH) has been proposed in an evolutionary context. In this thesis, I contrast these hypotheses to do that I use the rodents of the Sigmodontinae subfamily as a model group since they present a high current specific diversity, a broad distribution in a great diversity of habitats, and a high variation in their brain size. I describe the spatial distribution of the maximum endocranial volume (MVE) as a response variable. I use the MVE residuals to considering the body size effect on brain size. Finally, I use simultaneous autoregressive models to evaluate the three hypotheses. The results show that sigmodontine rodents with MVE inhabit areas with high spatial and environmental heterogeneity, independent of productivity and species relationships in the landscape, supporting the HBC hypothesis. In conclusion, this study supports the cognitive buffer hypothesis as a mechanism to explain the brain size variation in rodents of Sigmodontinae subfamily.

Keywords: Large brains, cognitive buffer hypothesis, hypothesis of the expensive brain, variation in brain size.

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos son un grupo de vertebrados muy diverso en cuanto a su ecología (terrestres, acuáticos, voladores) y tamaños corporales, ocupan la mayoría de hábitats de la Tierra (Wilson & Reeder 2005; Ungar 2010; Jones & Safi 2011). Una de las características más importante de este grupo, es la presencia de un sistema nervioso altamente desarrollado, el cual exhibe una gran variación en el tamaño del cerebro que varía en un factor aproximado de 100.000 (Tower 1954; Stolzenburg et al. 1989). Dentro de esta gran variación, se encuentran mamíferos con cerebros notablemente pequeños que pueden llegar a pesar menos de 0.1 g, como el de algunos murciélagos insectívoros y musarañas, hasta cerebros muy grandes como el perteneciente a los grandes cetáceos, el cual puede llegar a pesar alrededor de 9000 g (Roth & Dicke 2005). Algunas especies tienen cerebros mucho más grandes de lo esperado dada la relación alométrica con el tamaño corporal (ej. los humanos y los delfines), mientras que otras especies tienen cerebros mucho más pequeños de lo esperado (ej. el hipopótamo y la ballena azul) (Roth & Dicke 2005). Esta gran variación ha llamado la atención de investigadores desde los tiempos de Darwin, quienes se han preguntado ¿por qué el tamaño del cerebro puede llegar a variar tanto entre las especies? o ¿por qué algunas especies tienen cerebros más grandes o pequeños que lo esperado para su tamaño corporal? Estas preguntas están profundamente arraigadas en la importancia que tiene el

tamaño del cerebro en el rendimiento intelectual o cognitivo de las especies, lo cual podría determinar su sobrevivencia ecológica y evolutiva (Iwaniuk et al. 2001; Lefebvre et al. 2004; Sol et al. 2005; Deaner et al. 2007).

Una respuesta clásica a estas preguntas es, que los costos energéticos de presentar un cerebro grande se compensan por los beneficios que brinda para sobrevivir a los desafíos ambientales mediante comportamientos flexibles (Allman et al. 1993; Deaner et al. 2003; Sol 2009). Esta idea se desarrolla formalmente en la “Hipótesis de Amortiguación Cognitiva (HAC)” (Allmann et al. 1993; Deaner et al. 2003; Sol 2009), la cual plantea que la evolución de cerebros relativamente más grandes se asociaría con la adaptación a condiciones cambiantes. Esto permitiría a los organismos aprender soluciones a nuevos problemas, explorar nuevos recursos y aumentar su probabilidad de sobrevivencia ante el cambio ambiental (Allman et al. 1993; Lee 2003; Piersma & Drent 2003; Lefebvre et al. 2004). Existe evidencia de escala ecológica que respalda esta hipótesis, como la obtenida por Schuck - Paim et al. (2008), quienes encontraron una relación positiva entre la variabilidad climática y el tamaño del cerebro de loros Neotropicales. Por su parte, Cassey et al. (2004) reportan que loros con cerebros relativos mayores presentan un mayor nivel de flexibilidad ecológica (ej. dietas más amplias) asociada a una mayor probabilidad de éxito en la invasión de nuevos entornos. Asimismo, existe evidencia que aves con volúmenes cerebrales proporcionalmente más grandes tienen más probabilidades de establecerse con éxito en nuevos entornos tanto

a escala regional como global (Sol & Lefebvre 2000; Sol et al. 2002, 2005a). Se ha observado que los mamíferos con cerebros relativamente grandes, también pueden establecerse con éxito en nuevos entornos (Sol et al. 2008), y que la complejidad del hábitat representada por la heterogeneidad espacial y ambiental, se correlaciona positivamente con especies de cerebros grandes en murciélagos (Safi & Dechmann 2005; Ratcliffe et al. 2006), roedores (Mace et al. 1981; Budeau & Verts 1986; Jacobs & Spencer 1994; Camargo et al. 2019) y primates (Taylor & Schaik 2010; Van Woerden et al. 2014).

Si bien los cerebros grandes tienen muchos beneficios potenciales, el tejido cerebral es energéticamente costoso (Mink et al. 1981). En humanos representa solo el 2% de la masa corporal pero consume alrededor del 20% del metabolismo total (Aiello et al. 2001), requiriendo incluso 22 veces más energía metabólica que la utilizada por el tejido muscular (Aschoff et al. 1971), sus necesidades energéticas no pueden reducirse temporalmente y el suministro de energía tiene que ser constante (Karasov et al. 2004, Bauchinger et al. 2005). Este costo energético tiende a ser más alto en los animales inmaduros cuyos cerebros representan una mayor proporción del peso corporal total (Holliday 1986). Todo ello sugiere que el costo energético asociado al mantenimiento de cerebros grandes representaría una restricción importante para el aumento del tamaño cerebral en tiempo evolutivo (Martin 1981). El aumento en el tamaño del cerebro debe de ser equilibrado con la reducción de un tejido caro, la solución es reducir el sistema digestivo y mejorar la calidad de la dieta (Hipótesis del

Cerebro Caro - HCC) (Aiello & Wheeler 1995). Además, existe evidencia de una relación positiva entre la calidad de la dieta y el tamaño del cerebro en primates (Fish & Lockwood 2003). En el orangután (*Pongo pygmaeus*), se ha observado que poblaciones que habitan en ambientes menos productivo (baja disponibilidad de alimento) *P. p. morio*, tienen restricciones en el tamaño del cerebro (Taylor & Van Schaik 2006; Van Woerden et al. 2010). Por tanto, bajo la HCC se espera que las especies con tamaños de cerebros grandes habiten en ambientes altamente productivos (alta disponibilidad de alimento).

Alternativamente, las restricciones ecológicas que aluden las hipótesis HAC y HCC podrían ser reflejo de un proceso evolutivo de cambio a escalas temporales mayores, incluso considerando la observación básica en ecología evolutiva que las especies estrechamente relacionadas tienden a ser más similares entre sí que con las más distantes (Harvey & Pagel 1991). Por lo tanto, especies cercanas filogenéticamente compartirán similitudes en su morfología, fisiología, ecología e historia de vida, más de lo esperado por azar (Holt 2009). En el caso del tamaño del cerebro, es posible que especies estrechamente emparentadas tiendan a presentar cerebros similares y por lo tanto ancestros con grandes cerebros originarán especies con cerebros relativos grandes (Hipótesis Filogenética, HF) (Harvey & Pagel 1991), las cuales se distribuirán en el paisaje de acuerdo a las condiciones idiosincráticas del ambiente y las restricciones ecológicas actuales (efecto ecológico-ambiental: HAB y HCC).

Modelo de estudio

Debido a su alta diversidad específica, amplia distribución, ecologías contrastantes, relaciones filogenéticas y variación en el tamaño del cerebro (Reig 1986; D'Elía & Pardiñas 2015; Maestri & Patterson 2016; Stepan & Schenk 2017), un grupo idóneo para evaluar la relación entre el tamaño del cerebro y las hipótesis ecológicas (HAC y HCC) y evolutiva (HF) son los roedores sigmodontinos (Cricetidae: Sigmodontinae). Estos roedores constituyen la subfamilia sudamericana más diversa de roedores (Reig 1986; D'Elía & Pardiñas 2015), con aproximadamente 84 géneros y más de 400 especies (Burgin et al. 2018), y habitan todos los ecosistemas del Neotrópico, desde el nivel del mar hasta los altos Andes (Herskovitz 1962; D'Elía & Pardiñas 2015). Estos roedores son generalmente de tamaño pequeño a mediano, con especies pequeñas de aproximadamente 12 g de peso (*Microryzomys minutus*) y la más grandes de más de 500 g (*Kunsia tomentosus*) (Carleton 2015; Bezerra 2015). La gran diversidad de hábitats que ocupan a lo largo de su distribución geográfica, permite que los roedores sigmodontinos estén expuestos a diferentes condiciones ambientales hábitats productivos, hábitats espacial y ambientalmente heterogéneos), lo que probablemente imponga diferentes presiones de selección sobre la capacidad cognitiva, y por ende sobre el tamaño del cerebro.

HIPÓTESIS

1) Hipótesis de amortiguación cognitiva - HAC. Los cerebros más grandes son una respuesta adaptativa a condiciones siempre cambiantes (heterogeneidad ambiental) y ambientes complejos (heterogeneidad espacial). En consecuencia, se espera que las especies de cerebros grandes habiten ambientes con alta heterogeneidad ambiental y espacial.

2) Hipótesis cerebro caro - HCC. Los cerebros de mayor tamaño sólo se pueden desarrollar en condiciones ambientales de alto y continuo suministro de energía para su mantenimiento. En consecuencia, se espera las especies de cerebros grandes habiten en entornos altamente energéticos (alta productividad) y estables.

3) Hipótesis filogenética - HF. Especies de cerebros de mayor tamaño se originan de ancestros de tamaños cerebrales grandes, o especies cercanamente emparentadas comparten tamaños de cerebro más similares que lo esperado por puro azar. En consecuencia, se espera que las especies con cerebros grandes estén agrupadas filogenéticamente en el espacio.

OBJETIVOS

- 1.- Evaluar el patrón espacial de distribución del tamaño del cerebro en la subfamilia Sigmodontinae y su relación con variables ambientales asociadas a las HAC y HCC.
- 2.- Evaluar la señal filogenética del tamaño del cerebro de especies de roedores subfamilia Sigmodontinae para determinar si cerebros más grandes se encuentran agrupados por sus relaciones de parentesco.



MATERIALES Y MÉTODOS

Tamaño del cerebro y tamaño corporal

Se recopilaron datos del tamaño del cerebro para 306 especies de roedores sigmodontinos (ver Suplemento 1). Para evaluar las 2 hipótesis ecológicas (HBC y HCC) y la evolutiva (HF) se utilizó volumen endocraneal (VE) (Moller 2010; Finarelli 2006, 2011; Logan & Palmstrom 2015). Los datos fueron obtenidos a partir de los especímenes del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa, Perú (MUSA) y fotografías de cráneos publicados en artículos científicos y páginas web especializadas (Suplemento 1). En ambos casos la información colectada procede de ejemplares adultos (machos y hembras) y la nomenclatura taxonómica utilizada corresponde a Burgin et al. (2018). Para estimar el VE utilizamos medidas morfométricas lineales (Elton et al. 2001; Moller 2010; Finarelli 2006, 2011; Logan & Palmstrom 2015). Esta estimación del tamaño del cerebro a partir de medidas externas del cráneo (longitud, ancho y altura de la base del cráneo) ha sido previamente probada en carnívoros (Finarelli 2006), primates (Elton et al. 2001; Martin 1990; Vaisnys et al. 1984; Walker et al. 1983), artiodáctilos (Finarelli 2011), e incluso en aves (Riffle-Yokoi & Burley 2011). Las medidas externas del cráneo fueron: 1) altura de la bóveda craneal (ABC), se midió como la mayor altura del cráneo perpendicular al plano de los huesos de

basiesfenoides; 2) ancho de la bóveda craneana (ANBC), el punto más ancho de la bóveda craneal a lo largo de los huesos escamosos; y 3) longitud de la base del cráneo (LBC), se midió desde la parte anterior del hueso palatino hasta el cóndilo occipital (Fig. 1A). Todas las medidas fueron tomadas en milímetros, y estimamos los volúmenes endocraneales multiplicando longitud \times ancho \times altura en cm^3 (Logan & Clutton-Brock 2013; Logan & Palmstrom 2015). En cuanto a la medida de tamaño corporal, utilizamos la longitud cabeza cuerpo (Fig. 1B). El tamaño corporal en centímetros corresponde a los mismos ejemplares en los que se estimó el volumen endocraneal, en el caso de no contar con esta correspondencia se realizó una búsqueda exhaustiva en literatura especializada, obteniendo el valor promedio para completar la base de datos (Suplemento 1). Dado que en los mamíferos así como en otros vertebrados, las especies más grandes tienden a tener cerebros grandes por el efecto del tamaño corporal (Jerison 1973; Martin 1981), se tomó como medida independiente del tamaño corporal los residuos de la relación entre el VE y el tamaño corporal (RVE) (Bennett & Harvey 1985; Deaner et al. 2000; Sol et al. 2005a), con los valores previamente transformados logarítmicamente. Para todos los análisis utilizamos los RVE de la especie.

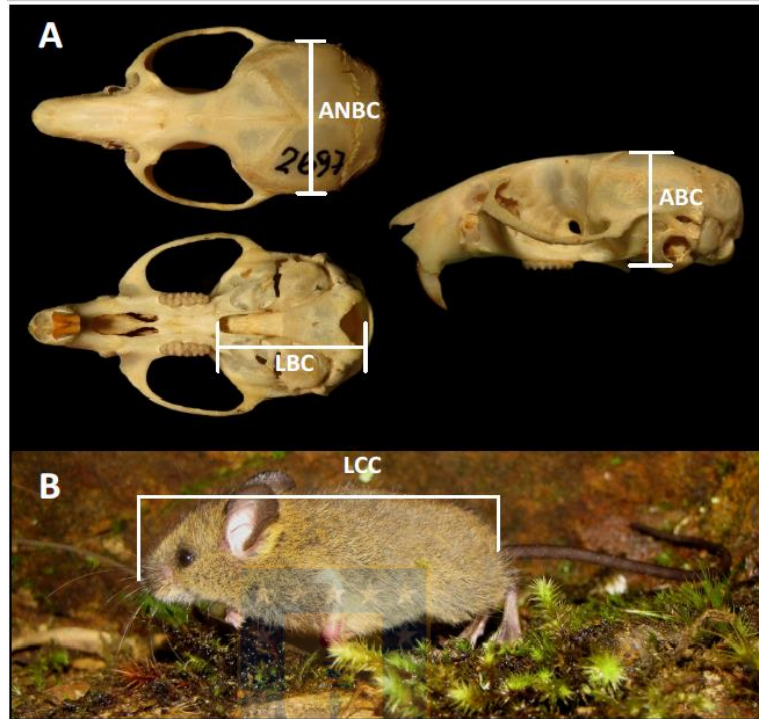


Figura 1. (A) Medidas externas del cráneo para calcular el volumen endocraneal: Altura de la bóveda craneal (ABC); Ancho de la bóveda craneal (ANBC); Longitud de la base del cráneo (LBC). (B) Medidas externas del cuerpo: Longitud cabeza-cuerpo (LCC).

Mapas de distribución

Los mapas de distribución de las especies de la subfamilia Sigmodontinae fueron compilados con los objetivos de: 1) describir el patrón de distribución espacial del tamaño del cerebro de las especies de la subfamilia

Sigmodontinae; y 2) estimar la información ambiental asociada a cada especie. Los mapas de distribución se obtuvieron a partir de Patton et al. (2015), y la UICN Red List (<https://www.iucnredlist.org>). Para las especies que no contaban con un mapa de distribución, pero poseían al menos tres registros, se generó un mapa a partir del método de polígono mínimo convexo (Stickel 1954) (Tabla 1, anexo). En el caso de especies con registro único (8 especies) se generó un área de un tamaño variable (entre 15 y 30 km) que se estableció a partir de información del rango de hogar o datos de dispersión de la especie o de especies estrechamente emparentadas proveniente de literatura (Tabla 2, anexo). Se obtuvieron 306 mapas de distribución en formato shapefile ESRI. Todos los análisis espaciales se realizaron en ArcMap 10.3 (ESRI 2016). A partir de los mapas de distribución y el RVE por especie, se estimó el valor máximo del RVE por celdas de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ (~110 km x ~110 km) utilizando el paquete *LetsR* (Vilela & Villalobos 2015) en el software R (R Development Core Team, 2008). Una vez descrito el patrón de distribución espacial de los roedores con RVE máximo, utilizamos un criterio estadístico espacial, G_i^* (Getis & Ord, 1992), este criterio nos permite identificar dónde se pueden producir puntos locales de agrupamiento espacialmente significativos de cerebros relativos grandes (puntos calientes), estos puntos debe cumplir dos condiciones: tener un valor alto y estar rodeado por otros puntos con valores altos. La conjunción especialmente significativa de puntos con estas características se determinó en ArcMap 10.3 (ESRI 2016). Finalmente a partir

de la matriz de datos (grilla) se estimó la información ambiental (variables climáticas y topográficas) por celda.

Base de datos ambiental

Para la evaluación de la hipótesis HBC se utilizó primero variables asociadas a la heterogeneidad ambiental (HBC-1) obtenidas desde la base de datos Wordclim (<http://www.worldclim.org>) (Hijmans et al. 2005): 1.- temperatura media anual (bio 1), 2.-estacionalidad de la temperatura (bio 4), 3.- precipitación media anual (bio 12) y 4.- estacionalidad de la temperatura (bio 15). Luego se usó variables asociadas a heterogeneidad espacial (HBC-2), como altitud promedio y rango de la altitud obtenidas de la base de datos SRTM 90m Digital Elevation Database v4.1 (<https://cgiarcsi.community/data/srtm-90m-digital-elevation-database-v4-1>) (Jarvis et al. 2008). Y finalmente se utilizó el conjunto de variables asociadas a heterogeneidad (HBC-1+2).

En cuanto a la hipótesis HCC, se emplearon variables asociadas a la productividad como el índice de vegetación normalizado (NDVI), potencial de evapotranspiración (PET) y evapotranspiración actual (AET). El NDVI se obtuvo de la base de datos EDIT Geoplatform (Lobo 2007), y el PET y AET se obtuvieron desde la base de datos CGIAR-CSI (Consortium for Spatial Information) (<https://cgiarcsi.community/data/global-aridity-and-pet-database>)

(Zomer et al. 2007, 2008). Todos los valores de las variables fueron tomadas a una resolución de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ de tamaño de celda.

Base de datos filogenética

Para evaluar las hipótesis HF, se estimó el índice NRI (net relatedness index) (Webb et al. 2002), que refleja el grado de agrupamiento o uniformidad de la muestra de taxones en la filogenia del grupo, basado en la distancia media de la longitud de rama entre los taxones de la muestra (Webb et al. 2008). Para el cálculo de NRI se empleó la filogenia calibrada de Maestri & Patterson (2017), la cual cuenta con 279 especies de la subfamilia. La estimación del índice NRI se hizo a una resolución de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ de tamaño de celda en el software Biodiverse 3.0 (Laffan et al. 2010).

Modelos de regresión

Previo a la evaluación de las hipótesis se estimó la existencia de autocorrelación espacial del RVE, así como de los residuales de modelos OLS exploratorios (Suplemento 2). Para esto se analizó la autocorrelación espacial mediante el índice I de Moran utilizando simulaciones de Monte-Carlo (999 iteraciones). Los resultados indican que tanto el RVE, así como los residuales de los modelos OLS presentan una autocorrelación espacial positiva y significativa (Suplemento 3). Por ello, se optó por evaluar las hipótesis mediante modelos autoregresivo simultáneo (SAR), dado que estos incorporan la

autocorrelación espacial en la estructura del modelo (Dormann et al. 2007; Kissling & Carl 2008) y además son eficientes en cuanto a tiempo de cálculo en relación a otros métodos de regresión espacial (Ver Dormann et al. 2007 para una comparación de modelos). Los SAR presentan tres tipos de variaciones en su implementación (i.e. spatial error, lagged y mixed), no obstante, se utilizó por utilizar SAR-error, dado que ha demostrado ser más robusto para datos autocorrelacionados (Kissling & Carl 2008). Adicionalmente, y dado que los SAR no entregan directamente el valor de R^2 , se estimó un pseudo R^2 a través de la función Nagelkerke del paquete “*spdep*” en el software R (Bivand & Piras 2015). Todas las variables ambientales fueron estandarizadas (logaritmo) para facilitar la comparación de los parámetros estimados.

Selección de modelos

La selección del modelo (hipótesis HBC-1 vs HBC-2 vs HBC-1+2 vs HCC vs HF) que mejor se ajusta al patrón observado del tamaño de cerebro (RVE) de los sigmodontinos se realizó a través de la comparación del delta AIC (Δ_i), mediante la siguiente fórmula $\Delta_i = AIC_i - \min AIC$, donde AIC_i es el AIC del modelo i , y $\min AIC$ es el valor de AIC del “mejor” modelo. Como regla general, $\Delta_i < 2$ sugiere evidencia sustancial para el modelo, valores entre 3 y 7 indican que el modelo tiene considerablemente menor soporte, mientras que $\Delta_i > 10$ indica que el modelo es muy poco probable (Burnham & Anderson 2002). La

selección de modelos se realizó a través del paquete “*MuMin*” (Barton 2017) en el software R.

RESULTADOS

Volumen endocraneal

Se obtuvieron medidas del VE para 306 de las 450 especies (68%) de roedores sigmodontinos reconocidos (Burgin et al. 2018) (Suplemento 1). Las especies con datos pertenecen a las once tribus de la subfamilia Sigmodontinae y los datos están distribuidos de manera proporcional a la riqueza de cada tribu (Fig. 2).

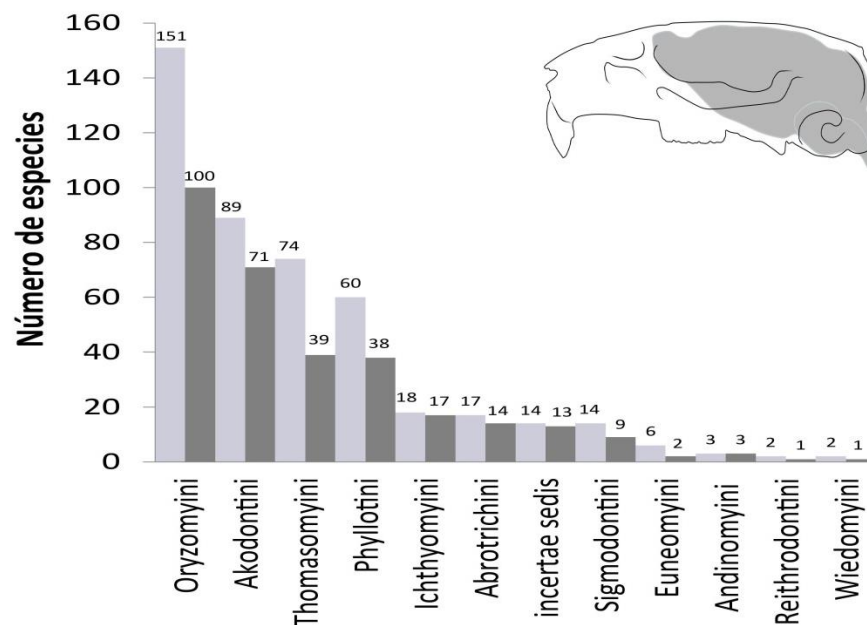


Figura 2. Número total de especies por tribu (gris claro), y número total de especies con información del volumen endocraneal por tribu (gris oscuro).

La mayor variación en el RVE fue observada en las tribus Akodontini, Thomasomyini y Oryzomyini (Fig. 3), y se observa una fuerte y significativa correlación del volumen endocraneal y el tamaño corporal ($r^2 = 73\%$, $p < 0,0001$) (Fig. 4).

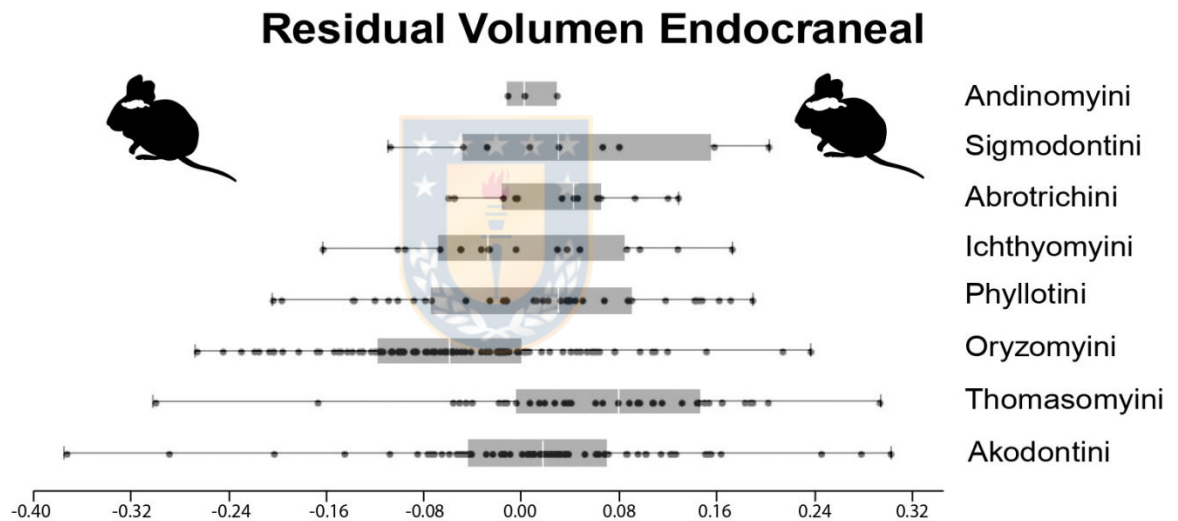


Figura 3. Variación de los residuales del volumen endocraneal (eje x), para las principales tribus de la subfamilia Sigmodontinae.

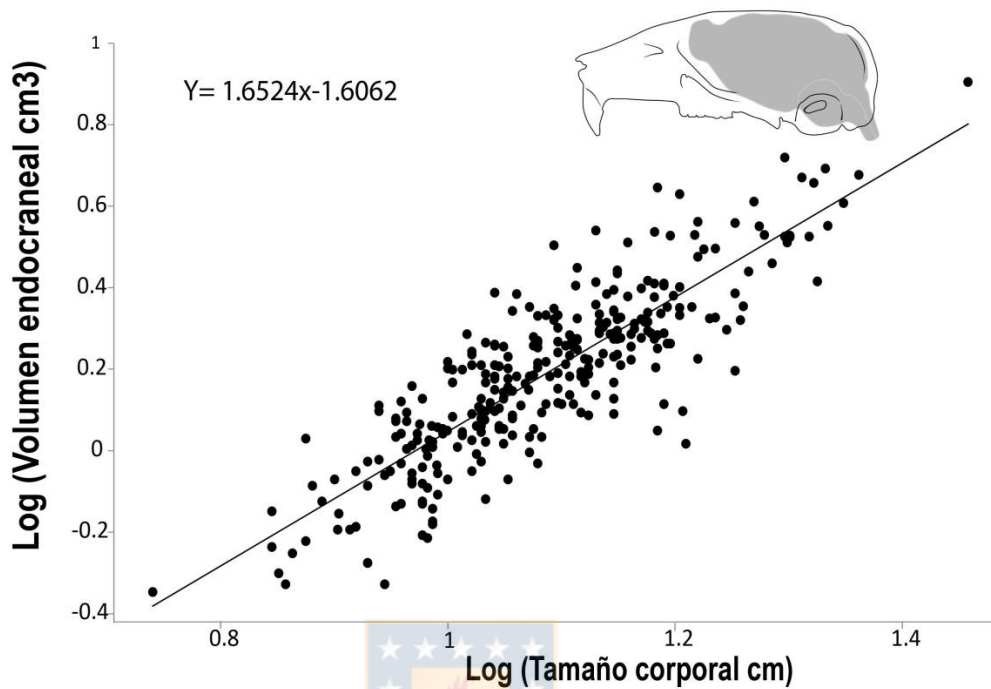


Figura 4. Relación entre el volumen endocraneal y el tamaño corporal en los roedores de la subfamilia Sigmodontinae ($r^2 = 73\%$, $p < 0,0001$).

Patrón de distribución espacial del tamaño del cerebro

La distribución espacial del RVE máximo presenta un patrón asimétrico (Fig. 5A). Se observan áreas con residuales positivos altos o con una mayor cantidad de especies con cerebros grandes, asociadas a regiones montañosas como: Los Andes del Norte de Sudamérica (Colombia y Venezuela), Los Andes Centrales (norte de Perú), Los Andes del Sur (norte de Argentina), las tierras altas del sur de Venezuela, Guyana y el sureste de Brasil (Fig. 5C). Además, estas áreas también están distribuidas en las tierras bajas de Sudamérica,

asociadas a habitas estacionales como: El Bosque Tropical Estacionalmente Seco, Los Llanos, El Chaco, La Caatinga. La estadística Getis-Ord G_i^* indicó que existe un agrupamiento significativo de valores altos para distribución espacial del RVE máximo ($p < 0.01$) que se distribuyen en 192 celdas (Fig. 5C).

Modelos de regresión

El modelo con el mejor soporte ($\Delta_i < 2$) corresponde a HBC-1+2 (conjunto de variables asociadas a heterogeneidad) (Tabla 1), modelo que explica el 38 % del patrón espacial observado para el RVE máximo (Figuras 5 y 6). Los modelos asociados a las hipótesis HCC y HF presentaron bajo soporte ($\Delta_i > 8$, Tabla 1).



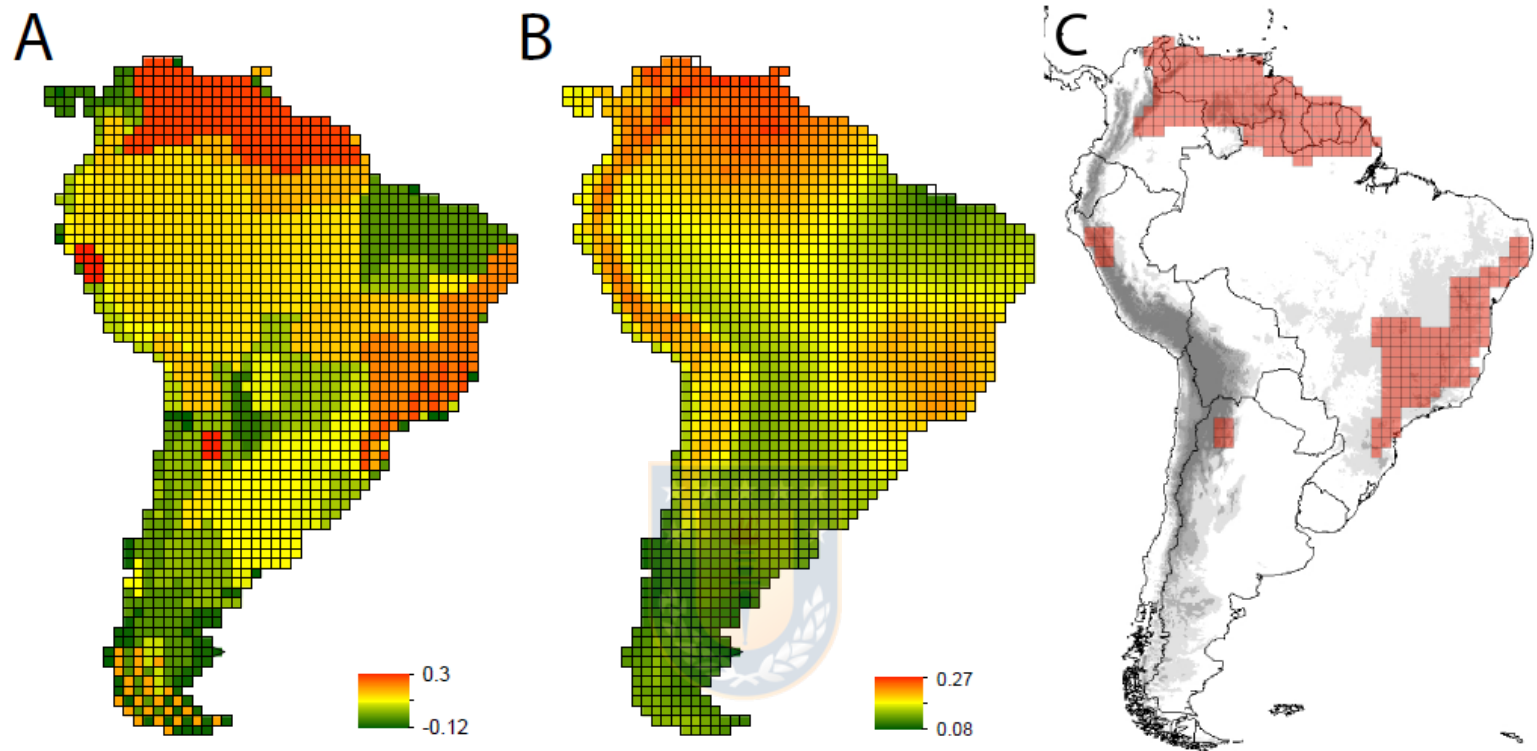


Figura 5. A) Distribución espacial de los residuales de volumen endocraneal (RVE) máximo observado y B) valores de RVE predichos según el modelo con mejor ajuste (HAC-1+2). C) Agrupamientos espacialmente significativos del RVE máximo (puntos calientes, $p < 0.01$ en color rojo), y en escala de grises áreas montañosas de Sudamérica.

Tabla 1. Comparación de las hipótesis propuestas para explicar el patrón espacial del RVE máximo en los roedores sigmodontinos mediante la comparación del delta AIC (Δi). Donde HAC-1 (hipótesis de amortiguación cognitiva, heterogeneidad ambiental), HAC-2 (hipótesis de amortiguación cognitiva, heterogeneidad espacial), HCC (hipótesis cerebro caro, variables asociadas a productividad) y HF (hipótesis filogenética, índice NRI).

Hipótesis	AICc	Δ AIC	R2
Hipótesis 1 (HAC-1)	-4745.792	62.505	0.004
Hipótesis 1 (HAC-2)	-4771.345	36.953	0.37
HAC - 1+2	-4808.298	0.000	0.38
Hipótesis 2 (HCC)	-4725.013	83.285	0.35
Hipótesis 3 (HF)	-4736.193	72.105	0.35

DISCUSIÓN

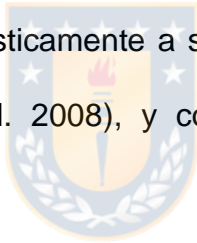
Los resultados muestran que los roedores sigmodontinos con mayor cerebro relativo, habitan áreas con alta heterogeneidad espacial y ambiental, independiente de la productividad y las relaciones de parentesco de las especies en el paisaje, dando sustento a la Hipótesis de Amortiguación Cognitiva (HAC) (Allmann et al. 1993; Deaner et al. 2003; Sol 2009). Esta evidencia indica que los roedores sigmodontinos con cerebro relativo más grandes compensarían sus costos energéticos con los beneficios que brindan dichos cerebros para sobrevivir en ambientes temporal y espacialmente heterogéneos a través de comportamientos flexibles (Allman et al. 1993; Allman 2000; Deaner et al. 2002). Las áreas en las cuales habitan estas especies están asociadas a regiones montañosas (Los Andes, las tierras altas de Brasil, Venezuela y Guyana), hábitats altamente estacionales (El Bosque Tropical Estacionalmente Seco, Los Llanos, El Chaco, La Catinga), caracterizados por una topografía y climatología complejas (Gentry 1995; Graham & Dilcher 1995, Hoorn et al. 2018). En las regiones montañosas, las condiciones ambientales de las laderas difieren según exposición al sol, las laderas orientadas al oeste son más frías y con neblina que las laderas orientadas al este (con sol de la mañana) (Rahbek 1995; Hoorn et al. 2018; Humboldt 2009; Körner 2004). Mientras que en los bosques estacionalmente secos, la estacionalidad es muy marcada, con precipitaciones menores a 100 mm/m^2 durante 5 o más meses

(Gentry 1995; Graham & Dilcher 1995). Las sabanas se encuentran en condiciones similares pero en suelos más pobres (Sarmiento 1992; Pennington et al. 2000). Estas condiciones repercuten en la productividad de los ecosistemas y por lo tanto, en la disponibilidad de recursos a nivel temporal y espacial. Por lo que además de los rasgos fisiológicos, los animales que experimentan entornos más heterogéneos muestran una mayor flexibilidad en los rasgos de comportamiento y habilidades cognitivas, promoviendo así la adaptación a nuevas situaciones (Wright et al. 2010). Una respuesta cognitiva, como el de mejorar la capacidad en la búsqueda de alimentos, explotar un espectro más amplio de hábitats-memoria espacial, (Reader & Laland 2002; Sol et al. 2005), permitiría a estas especies amortiguar las rápidas fluctuaciones ambientales locales. Estos hábitats son cognitivamente desafiantes, en el Neotrópico se han observado que algunos primates (Platirrhini) y loros (Psittacidae) con cerebros relativamente grandes habitan ambientes altamente estacionales asociados a estos hábitats (Schuck-Paim et al. 2008; Van Woerden et al. 2014). Sin estas habilidades cognitivas, las restricciones energéticas producidas por estos hábitats limitarían el tamaño del cerebro (Van Woerden et al.2014). Evidencia procedente de diferentes grupos de estudio: peces (White & Brown 2015), aves (Schuck-Paim et al. 2008, Sayol et al. 2016) y mamíferos (Budeau & Verts 1986, Ratcliffe et al. 2006; Safi y Dechmann 2005; Van Woerden et al.2014), encuentran una relación positiva entre el tamaño del cerebro y la heterogeneidad espacial o ambiental.

A pesar que nuestros resultados muestran una asociación significativa entre el tamaño del cerebro y la heterogeneidad espacial, por otro lado, también indican que la heterogeneidad espacial no es el único factor que subyace a la variación actual del tamaño del cerebro entre los roedores sigmodontinos, ya que este modelo explica el 38% del patrón observado. La ausencia de una asociación más fuerte entre el tamaño del cerebro y la heterogeneidad espacial podría indicar que las presiones selectivas distintas a la heterogeneidad espacial también podrían dirigir o mantener las diferencias actuales en el tamaño del cerebro en los roedores sigmodontinos. Las diferencias en los requisitos cognitivos de las diferentes dietas (Clutton-Brock & Harvey 1980), o las demandas cognitivas de los entornos sociales (Byrne & Whiten 1988) podrían también estar explicando la variación del tamaño del cerebro en este grupo. Los grupos sociales también podrían amortiguar a los individuos contra el cambio ambiental, al modificar su tamaño y composición en respuesta a la variabilidad ambiental (Jones 2005).

CONCLUSIONES

En conclusión, este trabajo apoya la hipótesis de amortiguación cognitiva como un mecanismo para explicar la variación del tamaño del cerebro en roedores de la subfamilia Sigmodontinae. Especies de esta subfamilia con cerebros grandes están asociadas a cadenas montañosas y hábitats altamente estacionales, en donde las condiciones ambientales y espaciales son muy cambiantes y complejas. Estos resultados se suman a un número creciente de estudios que sugieren un vínculo estrecho entre el tamaño del cerebro y la capacidad de adaptarse plásticamente a situaciones novedosas (Cassey et al. 2004; Schuck - Paim et al. 2008), y constituye la primera evidencia para roedores neotropicales.



REFERENCIAS

- Ungar, P.S. 2010. Mammal teeth: origin, evolution, and diversity. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Aiello, L.C. & Wheeler, P. 1995. The expensive tissue hypothesis. *Curr. Anthropol.*, 36, pp. 199-221.
- Aiello, L., Bates, N. & Joffe, T. 2001. In defense of the Expensive Tissue Hypothesis. In D. Falk & K. Gibson (Eds.), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp. 57-78). Cambridge: Cambridge University Press.
- Allman, J., McLaughlin, T., Hakeem, A. 1993. Brain-weight and life-span in primate species. *Proc Nat Acad Sci USA* 90:118–122.
- Aschoff, J., Günther, B. & Kramer, K. 1971. *Energiehaushalt und Temperatureuregulation*. Urban y Schwarzenberg, Munich.
- Barton, K. 2017. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bauchinger, U., Wohlmann, A., Biebach, H. 2005. Flexible remodeling of organ size during spring migration of the garden warbler (*Sylvia borin*) *Zoology* (Jena), 108, pp. 97-106.
- Bennett, P.M. & Harvey, P.H. 1985b. Relative brain size and ecology in birds. *J Zool* 207:151–169.
- Bezerra, A. & Pardiñas, U. 2016. *Kunsia tomentosus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*. 48. 1-9. 10.1093/mspecies/sev013.
- Bezerra, A. 2015. Genus *Kunsia* Hershkovitz, 1966. Pp. 228–231. in *Mammals of South America, volume 2: rodents* (J. L. Patton , U. F. Pardiñas , and G. D'Elía , eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Bivand, R. & Piras, G. 2015. Comparing Implementations of Estimation Methods for Spatial Econometrics. *Journal of Statistical Software*. 63(18): 1-36.
- Budeau, D.A. & Verts, B. 1986. Relative brain size and structural complexity of habitats of chipmunks. *J. Mammal*. 67, 579– 581.

- Burgin, C.J., Colella, J.P., Kahn, P.L. & Nathan, U.S. 2018. How many species of mammals are there?, *Journal of Mammalogy*, Volume 99, Issue 1, 1, Pages 1–14.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York.
- Byrne, R.W. & Whiten, A. 1988. *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intelligence in monkeys, apes and humans*. Oxford UK: Clarendon Press.
- Camargo, N., Machado, L., Mendonça, A. & Vieira, E. 2019. Cranial shape predicts arboreal activity of Sigmodontinae rodents. *Journal of Zoology*. 10.1111/jzo.12659.
- Carleton, M.D. 2015. Genus *Microryzomys* Thomas, 1917. Pp. 355–359. in *Mammals of South America, volume 2: rodents* (J. L. Patton , U. F. Pardiñas , and G. D'Elía , eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Cassey, P., Blackburn, T.M., Russell, G.J., Jones, K.E. & Lockwood, J.L. 2004. Influences on the transport and establishment of exotic bird species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. *Global Change Biol* 10:417–426.
- Chan, W.P., Chen, I.C., Colwell, R. K., Liu, W.C., Huang, C.Y. & Shen, S.F. 2016. Seasonal and daily climate variation have opposite effects on species elevational range size. *Science* 351, 1437–1439. 10.1126/science.aab4119pmid:27013729
- Clutton-Brock, T.H. & Harvey, P.H. 1980. Primates, brains and ecology. *J Zool Soc Lond* 190:309–323.
- D'Elía, G. 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics* 19, 307–323. doi: 10.1016/S0748-3007(03)00071-9

- Deaner, R., Barton, R. & van Schaik, C. 2003. Primate brains and life histories: renewing the connection P. Kappeler, M. Pereira (Eds.), *Primate Life Histories and Socioecology*, Univ Chicago Press, Chicago, pp. 233-265.
- Deaner, R.O., Nunn, C.L. & Van Schaik, C.P. 2000. Comparative tests of primate cognition: different scaling methods produce different results. *Brain Behavior and Evolution* 55:44–52.
- Dormann, C.F., McPherson, J., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of distributional species data: a review. *Ecography*. 30: 609-628.
- Elton, S., Bishop, L.C. & Wood, B. 2001. Comparative context of Plio–Pleistocene hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution* 41:1–27.
- ESRI: ArcGIS Version 10.2. 2016. Environmental Systems Research Institute (ESRI). Redlands, CA, USA.
- Finarelli, J.A. 2006. Estimation of Endocranial Volume Through the Use of External Skull Measures in the Carnivora (Mammalia), *Journal of Mammalogy*, Volume 87, Issue 5, Pages 1027–1036, <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-430R1.1>
- Finarelli, J.A. 2011. Estimating endocranial volume from the outside of the skull in Artiodactyla, *Journal of Mammalogy*, Volume 92, Pages 200–212, <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-391.1>
- Fish, J.L. & Lockwood, C.A. 2003. Dietary constraints on encephalization in primates *Am. J. Phys. Anthropol.*, 120, pp. 171-181.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests, in *Seasonally Dry Tropical Forests*, Bullock, S.H., Mooney, H.A. and Medina, E., Eds, Cambridge University Press, Cambridge, 146.
- Getis, A. & Ord, J.K. 1992. The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics in *Geographical Analysis* 24(3).
- Graham, A. & Dilcher, D. 1995, The Cenozoic record of tropical dry forest in northern Latin America and the southern United States, in *Seasonally Dry*

- Tropical Forests, Bullock, S.H., Mooney, H.A., and Medina, E., Eds, Cambridge University Press, Cambridge, 1995, 124.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. The Comparative Method in Evolutionary Biology Oxford University Press, Oxford.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana, Zoology* 46:1-524.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978.
- Holliday, M.A. 1986. Body composition and energy needs during human growth. F. Falkner, J.M. Tanner (Eds.), *Human Growth: A Comprehensive Treatise* (second ed), Plenum, New York, pp. 101-107.
- Holt, R.D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 19659–19665.
- Hoorn, C., Perrigo, A. & Antonelli, A. 2018. *Mountains, Climate and Biodiversity*. Wiley.
- Hurtado, N. & Pacheco, V. 2017. Revision of *Neacomys spinosus* (Thomas, 1882) (Rodentia: Cricetidae) with emphasis on Peruvian populations and the description of a new species. *Zootaxa*. 4242. 401-440. 10.11646/zootaxa.4242.3.1.
- IUCN 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-3. <http://www.iucnredlist.org>.
- Iwaniuk, A.N., Nelson, J.E. & Pellis, S.M. 2001. Do big-brained animals play more? comparative analyses of play and relative brain size in mammals. *J. Comp. Psychol.*, 115, pp. 29-41.
- Jacobs, L.F. & Spencer, W.D. 1994. Natural space-use patterns and hippocampal size in kangaroo rats. *Brain Behav Evol.* 44(3):125-32. PubMed PMID: 7987661.

- Jarvis, A., Reuter, H.I., Nelson, A. & Guevara, E. 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database (<http://srtm.csi.cgiar.org>).
- Jerison, H.J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence* Academic Press, New York.
- Jones, C.B. 2005. *Behavioral flexibility in primates: causes and consequences*. New York: Springer.
- Jones, K.E. & Safi, K. 2011. Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366, 2451–2461.
- Karasov, W.H., Pinshow, B., Starck, J.M. & Afik, D. 2004. Anatomical and histological changes in the alimentary tract of migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*): a comparison among fed, fasted, food-restricted, and refed birds *Physiol. Biochem. Zool.*, 77, pp. 149-160.
- Kissling, W.D. & Carl, G. 2008. Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*. 17: 59-71.
- Körner, C. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio* 13, 11–17. 15575177
- Laffan, S.W., Lubarsky, E. & Rosauer, D.F. 2010. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*. Vol 33, 643-647.
- Lee, P.C. 2003. Innovation as a behavioural response to environmental challenge. In: *Animal innovation* (Reader SM, Laland KN, eds), pp 261–278. Oxford UK: Oxford University Press.
- Lefebvre, L., Reader, S.M. & Sol, D. 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain Behav Evol* 63:233–246.
- Lobo, J. M. 2007. EDIT Geoplatform. Available online at: <http://edit.csic.es/GISdownloads.html>
- Logan, C.J. & Clutton-Brock, T.H. 2013. Validating methods for estimating endocranial volume in individual red deer (*Cervus elaphus*) *Behavioral Processes*. 92:143–146. doi: 10.1016/j.beproc.2012.10.015

- Logan, C.J. & Palmstrom, C.R. 2015. Can endocranial volume be estimated accurately from external skull measurements in great-tailed grackles (*Quiscalus mexicanus*)?. PeerJ, 3, e1000. doi:10.7717/peerj.1000.
- Mace, G.M., Harvey, P.H. & Clutton-Brock, T.H. 1981. Brain size and ecology in small mammals. Journal of Zoology, 193: 333-354. doi:10.1111/j.1469-7998.1981.tb03449.x
- Maestri, R. & Patterson, B.D. 2016. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. PLOS ONE 11:e0151895.
- Martin, R.D. 1981. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates Nature, 293, pp. 57-60.
- Martin, R.D. 1990. Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Mink, J.W., Blumenshine, R.J. & Adams, D.B. 1981. Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates—its constancy and functional basis Am. J. Physiol., 241, pp. R203-R212.
- Moller, Anders. 2010. Brain size, head size and behaviour of a passerine bird. Journal of evolutionary biology. 23. 625-35. 10.1111/j.1420-9101.2009.01928.x.
- Patton J. L., Pardiñas, U.F. & D'Elía, G. 2015. Mammals of South America, volume 2: Rodents (Vol. 2). University of Chicago Press.
- Pennington, R.T., Prado, D.E., & Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes, J. Biogeogr., 27, 261.
- Piersma, T. & Drent, J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. Trends Ecol Evol 18:228–233.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? Ecography 18, 200–205. 10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x

- Ratcliffe, J.M., Fenton, M.B. & Shettleworth, S.J., 2006. Behavioural flexibility positively correlated with relative brain volume in predatory bats. *Brain, Behavior, and Evolution* 67, 165–176.
- Reader, S.M. & Laland, K.N. 2002. Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 4436–4441.
- Reig, O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. In *High Altitude Tropical Biogeography*, ed. F. Vuilleumier and M. Monasterio, 404–40. New York: Oxford University Press.
- Roth, G. & Dicke, U. 2005. Evolution of the brain and intelligence. *Trends Cogn Sci.* May;9(5):250-7.
- Safi, K. & Dechmann, D.K.N., 2005. Adaptation of brain regions to habitat complexity: a comparative analysis in bats (Chiroptera). *Proceedings of the Royal Society of London B* 272, 179–186.
- Sarmiento, G.A. 1992. conceptual model relating environmental factors and vegetation formations in the lowlands of tropical South America, in *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, Furley, P.A., Proctor, J., and Ratter, J.A., Eds, Chapman & Hall, London, 1992, 583.
- Sayol, F., Maspons, J., apiedra, O., Iwaniuk, A., Székely, T. & Sol, D. 2017. Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature Communications*. 7. 13971.
- Schuck-Paim, C., Alonso, W.J., Ottoni, E.B. 2008. Cognition in an ever-changing world: climatic variability is associated with brain size in Neotropical parrots. *Brain Behav. Evol.*;71:200–215. doi:10.1159/000119710
- Sol, D. & Lefebvre, L. 2000. Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. *Oikos* 90:599–605.
- Sol, D. 2009. Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biol. Lett* 5, 130–133.
- Sol, D., Bacher, S., Reader, S.M., Lefebvre & L. 2008. Brain size predicts the success of mammal species introduced into novel environments. *Am. Nat.*;172:S63–S71. doi:10.1086/588304

- Sol, D., Duncan, R.P., Blackburn, T.M., Cassey, P. & Lefebvre, L. 2005a. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *PNAS*, 102, 5460–5465.
- Sol, D., Lefebvre, L. & Rodriguez-Teijeiro, J.D. 2005b. Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in Palaearctic birds. *Proc R Soc Lond B* 272:1433–1441.
- Sol, D., Timmermans, S. & Lefebvre, L. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Anim Behav* 63:495–502.
- Steppan, S. J. & Schenk, J. J. 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS one*, 12(8), e0183070. doi:10.1371/journal.pone.0183070
- Stickel, L.F. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy* 35:1–15.
- Stolzenburg, J. U., Reichenbach, A. & Neumann, M. 1989. Size and density of glial and neuronal cells within the cerebral neocortex of various insectivorian species. *Glia* 2, 78–84.
- Taylor, A.B. & van Schaik, C.P. 2007. Variation in brain size and ecology in Pongo. *J. Hum. Evol.* 52: 59– 71.
- Tower, D. 1954. Structural and functional organization of mammalian cerebral cortex: the correlation of neurone density with brain size. Cortical neurone density in the fin whale (*Balaenoptera physalus* L.) with a note on the cortical neurone density in the Indian elephant. *J. Comp. Neurol.* 101, 19–51.
- Vaisnys, J.R., Lieberman, D. & Pilbeam, D. 1984. An alternative method of estimating the cranial capacity of Olduvai hominid 7. *American Journal of Physical Anthropology* 65:71–81.
- Van Woerden, J.T., Van Schaik, C.P. & Isler, K. 2010. Effects of seasonality on brain size evolution: evidence from strepsirrhine primates. *Am. Nat.* 176: 758– 767.
- Van Woerden, J., Schaik, C., & Isler, K. 2014. Brief Communication: Seasonality of Diet Composition is Related to Brain Size in New World Monkeys. *American journal of physical anthropology.* 154. 10.1002/ajpa.22546.

- Vilela, B. & Villalobos, F. 2015. letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods Ecol Evol*, 6: 1229-1234. doi:10.1111/2041-210X.12401
- Von Humboldt, A. & Bonpland, A. 2009. *Essay on the Geography of Plants* (Univ. of Chicago Press, 2009).
- Walker, A., Falk, D., Smith, R. & Pickford, M. 1983. The skull of *Proconsul africanus*: reconstruction and cranial capacity. *Nature* 305:525–527.
- Webb C.O., Ackerly, D.D., Kembel, S.W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution, *Bioinformatics*, (24)18: 2098–2100.
- Webb C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 475–505.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.A.M. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- White, G.E. & Brown, C. 2015. Cue choice and spatial learning ability are affected by habitat complexity in intertidal gobies. *Behavioral Ecology*, v. 26, n. 1, p. 178-184.
- Zomer, R., Trabucco, A., Bossio, D. & Verchot, L. 2008. Climate change mitigation: A spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 126: 67–80.
- Zomer, R.J., Bossio, D.A., Trabucco, A., Yuanjie, L., Gupta, D.C. & Singh, V.P. 2007. *Trees and Water: Smallholder Agroforestry on Irrigated Lands in Northern India*. Colombo, Sri Lanka: International Water Management Institute. IWMI Research Report 122. 45 p.

ANEXO 1

Tabla 1. Referencias bibliográficas de donde se obtuvieron las coordenadas geográficas para construir los mapas de distribución a partir del método de polígono mínimo convexo para 42 especies de roedores de la subfamilia Sigmodontinae.

Especies	Referencia
<i>Abrawayomys chebezi</i>	Pardiñas, U., Teta, P. & D'Elía, G. 2009. Taxonomy And Distribution Of <i>Abrawayomys</i> (Rodentia: Cricetidae), An Atlantic Forest Endemic With The Description Of A New Species. <i>Zootaxa</i> . 2128. 39-60.
<i>Abrothrix hirta</i> , <i>Abrothrix longipilis</i>	Teta, P. & Pardiñas U.F.J. 2014. Variación morfológica cualitativa y cuantitativa en <i>Abrothrix longipilis</i> (Cricetidae, Sigmodontinae). <i>Mastozoología Neotropical</i> 21:291–309.
<i>Abrothrix manni</i>	D'Elía, G., Teta, P., Upham, N.S., Pardiñas, U.F.J. & Patterson, B.D. 2015. Description of a new soft-haired mouse, genus <i>Abrothrix</i> (Sigmodontinae), from the temperate Valdivian rainforest, <i>Journal of Mammalogy</i> , Volume 96, Issue 4, 3, Pages 839–853
<i>Aegialomys baroni</i> , <i>A. ica</i> , <i>A. xantheolus</i>	Prado, J.R. & Percequillo, A.R. 2016. Systematic studies of the genus <i>Aegialomys</i> Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): annotated catalogue of the types of the species-group taxa. <i>Zootaxa</i> 4144 (4): 477–498
<i>Akodon josemariarguedasi</i>	Jiménez, C.F., Pacheco, V. & Vivas, D. 2013. An introduction to the systematics of <i>Akodon orophilus</i> Osgood, 1913 (Rodentia: Cricetidae) with the description of a new species. <i>Zootaxa</i> 3669:223-242.
<i>Calomys mattevii</i>	Feijó, A., Langguth, A. & Gurgel-Filho, N. 2015. Pequenos Mamíferos Do Ceará (Marsupiais, Morcegos e Roedores sigmodontíneos) Com Discussão Taxonomica De Algumas Espécies. <i>Revista Nordestina</i>

- de Biología. VOL.23 N°.2
- Eremoryzomys mesocaudis* Uturunco, A. & Pacheco, V. 2016. Redescrición de *Eremoryzomys polius* (Rodentia: Cricetidae) y descripción de una nueva especie del género *Eremoryzomys*. *Mastozoología Neotropical*. 23. 483-503.
- Geoxus michaelsoni* Teta, P. & D'Elía, G. 2017. Taxonomical notes on the long-clawed mole mice of the genus *Geoxus* (Cricetidae), with the description of a new species from an oceanic island of southern Chile. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 27. 10.4404/hystrix-27.2-11996.
- Neacomys amoenus*, *N. Vargasillosai* Hurtado, N. & Pacheco, V. 2017. Revision of *Neacomys spinosus* (Thomas, 1882) (Rodentia: Cricetidae) with emphasis on Peruvian populations and the description of a new species. *Zootaxa*. 4242. 401-440. 10.11646/zootaxa.4242.3.1.
- Neusticomys vossi* Hanson, J., D'Elía, G., Ayers, S., Cox, S., Burneo, . & Lee, T. 2015. A new species of fish-eating rat, genus *Neusticomys* (Sigmodontinae), from Ecuador. *Zoological studies*. 54. 1-11. 10.1186/s40555-015-0126-7.
- Oecomys franciscorum* Pardiñas, U.F.J., Teta, P., Salazar-Bravo, J., Myers, P., & Galliari, C.A. 2016. A new species of arboreal rat, genus *Oecomys* (Rodentia, Cricetidae) from Chaco, *Journal of Mammalogy*, Volume 97, Issue 4, Pages 1177–1196, <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw070>
- Phyllotis personi* Pacheco, V., Rengifo, E.M. & Vivas, D. 2014. A new species of Leaf-eared Mouse, genus *Phyllotis* Waterhouse, 1837 (Rodentia: Cricetidae) from northern Peru. *Therya* 5: 481–508.
- P. occidentalis*, *P. stenops* Rengifo, E.M. & Pacheco, V. 2015. Taxonomic revision of the Andean Leaf-eared mouse, *Phyllotis andium* Thomas 1912 (Rodentia: Cricetidae), with the description of a new species. *Zootaxa* 4018: 349–380.
- Akodon caenosus*,
Calassomys apicalis,
Calomys cerqueirai ,
Cerradomys goytaca,
C. langguthi, *C. vivoi*,
Drymoreomys albimaculatus,
Eligmodontia bolsonensis, *E. dunaris*,
- Patton, J.L., Pardiñas, U. & D'Elía, G. 2015. *Mammals of South America. Volume 2: Rodents*. USA: The University of Chicago Press, 2015, xxvi + 1336 p. ISBN-13: 978-0-226-16957-6

E. hirtipes,
Gyldenstolpia
planaltensis, *Juliomys*
ossitenuis, *Nectomys*
saturates, *N.*
magadalenae,
Nephelomys
maculiventer, *N.*
nimbosus, *Oecomys*
sydandersoni,
Oligoryzomys
mattogrossae, *O.*
utiaritensis,
Oxymycterus juliacae
O. nigrifrons,
Rhipidomys albuja,
Thaptomys nigrita,
Thomasomys
andersoni



Tabla 2. Especies con único registro y las referencias utilizadas para calcular el buffer de distribución.

Especies	Referencia
<i>Cerradomys akroai</i> , <i>Juliomys ximenezi</i> , <i>Necomys lilloi</i> , <i>Nectomys saturates</i> , <i>Phyllotis nogalis</i> , <i>Scapteromys</i> <i>meridionalis</i> , <i>Thomasomys fumeus</i>	Pacheco, V. & Barriga, C. 2019. <i>Thomasomys fumeus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T96800350A96800355. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T96800350A96800355.en . Pacheco, V. & Barriga, C. 2018. <i>Thomasomys hudsoni</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T136762A22367250. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T136762A22367250.en . Pacheco, V. & Vargas, J. 2008. <i>Thomasomys macrotis</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T136480A4298208. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T136480A4298208.en . Pacheco, V. & Vargas, J. 2008. <i>Thomasomys apeco</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2008:

e.T136667A4325153.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T136667A4325153.en>. Downloaded on 24 March 2020.

Bonvicino, C.R. & Percequillo, A. 2019. *Cerradomys marinhos*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T136511A22338533.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T136511A22338533.en>.

D'Elia, G. & Pardinas, U. 2019. *Akodon philipmyersi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T136753A22383004.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T136753A22383004.en>.

D'Elia, G. 2019. *Phyllotis osgoodi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T17229A22341484.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T17229A22341484.en>.

Jayat, J. & Pardinas, U. 2018. *Phyllotis anitae*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2018:

e.T136674A22340973. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T136674A22340973.en>.

SUPLEMENTO 1: Base de datos para 306 especies de roedores sigmodontinos. Esta información se presenta en un archivo Excel, que contiene dos hojas. La primera hoja presenta la siguiente información: Taxonomía (Tribu, Género y Especie), el código del espécimen de donde se obtuvieron las medidas craneales, referencias bibliográficas, sexo, tamaño del cráneo (Volumen endocraneal en cm³), tamaño corporal (longitud cabeza cuerpo en cm) y los residuales del volumen endocraneal. Cuando la información del tamaño corporal no corresponde al espécimen del que se obtuvieron las medidas craneales, a los nombres de las especies se agregó un superíndice con el código de la referencia bibliográfica. La segunda hoja presenta información de todas las referencias utilizadas en esta base de datos.

SUPLEMENTO 2: Base de datos con nuestra variable respuesta (RVE máximo) y las variables asociadas las diferentes hipótesis: Hipótesis Buffer Cognitivo (bio1, bio4, bio12, bio15, altitud promedio y rango de la altitud), Hipótesis Cerebro Caro (NDVI, PET, AET), Hipótesis Filogenética (NRI), por celdas 1°x 1°.