



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Departamento de zoología

**EFFECTO DE LA OROGÉNESIS ANDINA EN EL
PROCESO DE DIVERSIFICACIÓN DE LA TRIBU
ABROTRICHINI (CRICETIDAE, SIGMODONTINAE)**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en
Zoología

Macarena Ivette Toledo Muñoz
CONCEPCIÓN-CHILE
2020

Profesor Guía: Enrique Rodríguez Serrano
Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Concepción, Abril de 2022

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera agradecer a mi profesor guía de esta tesis, el Dr. Enrique Rodríguez Serrano por su apoyo, dirección y conocimientos durante estos tres años de trabajo en la elaboración de mi unidad de investigación, tesis de pregrado y la presente tesis. También a cada uno de mis compañeros de laboratorio, Oscar Inostroza-Michael y a Selim S. Musleh por enseñarme aspectos relevantes para la metodología utilizada en este estudio y su apoyo.

Asimismo, a toda mi familia, amigos y compañeros por el ánimo y motivación que me brindaron durante todo el año para seguir adelante y completar la realización de esta tesis.

Finalmente agradezco a la fuente de financiamiento que apoyo mi tesis. Proyecto FONDECYT 1170486.



TABLA DE CONTENIDOS

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS	5
RESUMEN	7
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN	9
HIPÓTESIS	13
OBJETIVOS	13
OBJETIVO GENERAL	13
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
MATERIALES Y MÉTODOS	14
RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA Y TIEMPO DE DIVERGENCIA	14
TASA DE ELAVACION DE LA CORDILLERA DE LOS ANDES	17
DIVERSIFICACIÓN DE LINAJE	17
EFFECTO DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN TRIBU ABROTRICHINI	18
RECONSTRUCCIÓN DE SU DISTRIBUCION ANCESTRAL DE LA TRIBU ABROTRICHINI	19
RESULTADOS	20
RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA Y TIEMPO DE DIVERGENCIA	20
FILOGENÉTICA	20
TIEMPO DE DIVERGENCIA	21
DIVERSIFICACIÓN DE LINAJE	22
EFFECTO DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN TRIBU ABROTRICHINI	22

RECONSTRUCCIÓN DE LA DISTRIBUCION ANCESTRAL DE LA TRIBU ABROTRICHINI23
DISCUSIÓN	25
RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA Y TIEMPO DE DIVERGENCIA	25
EFFECTO DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN TRIBU ABROTRICHINI	28
RECONSTRUCCIÓN DE LA DISTRIBUCION ANCESTRAL DE LA TRIBU ABROTRICHINI	29
CONCLUSIÓN	31
LITERATURA CITADA	32



INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1. Principales hipótesis taxonómicas para los géneros actualmente referidos a la tribu Abrotrichini.....	41
Figura 2. Regiones geográficas de las zonas andinas de Sudamérica. Además, se añadió una ecorregión extra denominada Fuera de los Andes (color morado)	42
Figura 3. Reconstrucción filogenética de la tribu Abrotrichini basada en dos marcadores: Cytb - IRBP. Sin color, grupo externo; en gris, generos Chelemys, Notiomys, Geoxus y Pearsonomys representantes fosoriales de la tribu; en naranja, genero Abrothrix representantes cursoriales de la tribu. Los números en los nodos indican la probabilidad a posteriori (PP). A aquellos nodos que no presentan número se les infirió una PP = 100.....	43
Figura 4. Reconstrucción filogenética calibrada de la tribu Abrotrichini incluyendo fósiles (<i>Auliscomys formosus</i> y <i>Abrothrix jelskii</i>), basada en dos marcadores: Cytb – IRBP. Se muestra tiempo de divergencia promedio a la derecha de cada nodo con un 95% de HPD (densidad posterior más alta; barras azules).....	44
Figura 5. Reconstrucción filogenética calibrada de la tribu Abrotrichini incluyendo fósiles basada en dos marcadores: Cytb – IRBP	45
Figura 6. Árbol filogenético que muestra la tasa de especiación de la subfamilia Sigmodontinae. Los colores de las ramas representan las variaciones en la tasa de especiación, de naranja (alta) a morado (baja)	46
Figura 7. Representaciones gráficas de las tasas de especiación a través del tiempo. Verde, tasa de especiación de todos los sigmodontinos; morado, solo clado de la tribu Akodontini y naranja, solo clado de la tribu Abrotrichini.....	47
Figura 8. Configuraciones de cambio en la tasa de especiación que presentaron un 95% de credibilidad	48
Figura 9. Distribución del área altitudinal ancestral de la tribu Abrotrichini. La distribución ancestral de cada nodo de la filogenia se estimó bajo el modelo DEC disponible en el paquete BioGeoBEARS para el software R. Se muestra el escenario más probable basado en eventos biogeográficos. Se categorizo la base de altitud	

según Hoorn et al. (2010): 0 – 500 (tierras bajas), 500 – 1500 (premontaña), 1500 – 3000 (montaña) y 3000 – 5000 (alpino) 49

Figura 10. Distribución del área ancestral de la tribu Abrotrichini. La distribución ancestral de cada nodo de la filogenia se estimó bajo el modelo DEC disponible en el paquete BioGeoBEARS para el software R. Se muestra el escenario más probable basado en eventos biogeográficos. Se categorizo en ecorregiones según Donato et al. (2003): A: Chile central, B: Patagonia, C: Puna, D: Subantártica. Además, se añadió una ecorregión extra, E: Fuera de los Andes..... 50

Tabla 1. Muestra los modelos seleccionados con mejor ajuste a los datos de diversificación dependiente de una variable ambiental (datos Andes). El cual fue determinado comparando los valores de Criterio de información de Akaike (AIC y ΔAIC)..... 51

Tabla 2. Representa el mapeo estocástico biogeográfico del área de distribución de la tribu Abrotrichini..... 52

Tabla 3. Representa los eventos dispersivos entre las ecorregiones (A: Chile central, B: Patagonia, C: Puna, D: Subantártica y E: Fuera de los Andes) definas para de la tribu Abrotrichini. En negro se destacan los valores más altos 53

Tabla 4. Representa el mapeo estocástico biogeográfico del área altitudinal de la tribu Abrotrichini. 54

Tabla 5. Representa los eventos dispersivos entre las áreas clasificadas altitudinalmente (A: 0 – 500 [tierras bajas], B: 500 – 1500 [premontaña], C: 1500 – 3000 [montaña] y D: 3000 – 5000 [alpino]) definas para de la tribu Abrotrichini. En negro se destacan los valores más altos 55

Tabla 6. Códigos de acceso a las secuencias descargadas de GenBank..... 56

RESUMEN

Una de las características más impresionantes de la diversidad biológica es que no se distribuye de manera homogénea, de manera que los patrones espaciales de la diversidad de especies y los procesos asociados a los mismos han sido objeto de estudio desde hace mucho tiempo y desde diferentes escalas y enfoques. Sudamérica exhibió prolongados períodos de aislamiento y numerosos episodios de intercambios faunísticos, esto proporciona múltiples escenarios para examinar patrones de diversidad a gran escala geográfica. A través de su historia, este continente ha sufrido grandes cambios en la morfología de su paisaje debido a fuertes eventos orográficos y climáticos que permitieron la posterior formación de nuevos hábitats. Estas nuevas áreas permitieron amplias oportunidades ecológicas, promoviendo las colonizaciones y diversificación de la biodiversidad. Uno de los grupos de mamíferos sudamericanos con una marcada importancia para el estudio de patrones espaciales es la subfamilia Sigmodontinae. Este grupo complejo de mamíferos del Nuevo Mundo es la segunda subfamilia más diversa dentro del grupo, y presenta la mayor diversidad específica en América del Sur. Se ha propuesto que la elevación de los Andes desempeñó un papel determinante en la diversificación temprana de este grupo, destacándose los linajes endémicos al dominio andino como en el caso de la tribu Abrotrichini. Por lo anterior, en este estudio se tiene como objetivo caracterizar las consecuencias del levantamiento de la Cordillera de los Andes sobre la diversificación de los linajes de la tribu Abrotrichini, mediante la utilización de enfoques filogenéticos y biogeográficos. Los resultados obtenidos mostraron que la tasa de diversificación de la tribu Abrotrichini se mantiene constante a través del tiempo y que no presenta una dependencia con la tasa de elevación de los Andes. Esto indica que, a pesar de los cambios ocurridos en Sudamérica, no se logró evidenciar un cambio significativo en la tasa de diversificación desde el origen de la tribu hasta el presente. En el escenario biogeográfico se observó como área ancestral la región austral de Sudamérica, con un patrón de diversificación de tierras bajas hacia tierras altas. Finalmente se concluye que el levantamiento andino no presenta un efecto directo en la diversificación de la tribu Abrotrichini, siendo un proceso que proporcionó hábitats altitudinales nuevos que promovieron la posterior colonización y diferenciación de los taxones altoandinos del grupo.

Palabras clave: Tribu Abrotrichini, Andes, orogénesis, diversificación.

ABSTRACT

One of the most impressive characteristics of biological diversity is that it is not distributed homogeneously, so that the spatial patterns of the species diversity and the processes associated have been studied for a long time and from different scales and approaches. South America exhibited prolonged periods of isolation and numerous episodes of faunal exchanges, this provides multiple scenarios to examine patterns of diversity on a large geographical scale. This continent has undergone great changes in the morphology of its landscape due to strong orographic and climatic events that allowed the subsequent formation of new habitats. These new areas allowed extensive ecological opportunities, promoting colonization and diversification of biodiversity. One of the groups of South American mammals with a marked importance for the study of spatial patterns is the subfamily Sigmodontinae. This complex group of New World mammals is the second most diverse subfamily within the clade, and has the highest specific diversity in South America. It has been proposed that the elevation of the Andes played a decisive role in the early diversification of this group, highlighting the lineages endemic to the Andean domain as in the case of the Abrotrichini tribe. Therefore, this study aims to characterize the consequences of the uplift of the Cordillera de los Andes on the diversification of lineages of the tribe Abrotrichini, through the use of phylogenetic and biogeographical approaches. The results obtained showed that the rate of diversification of the Abrotrichini tribe remains constant over time and that it does not present a dependence on the elevation rate of the Andes. This indicates that, in spite of the changes that have taken place in South America, a significant change in the diversification rate from the origin of the tribe to the present was not achieved. In the biogeographic scenario, the southern region of South America was observed as an ancestral area, with a pattern of diversification from lowlands to highlands. Finally I conclude that the Andean uplift does not have a direct effect on the diversification of the tribe Abrotrichini, being a process that provided new altitudinal habitats that promoted the subsequent colonization and differentiation of the high Andean taxa of the group.

Key words: Tribe Abrotrichini, Andean uplift, diversification

INTRODUCCIÓN

Una de las características más relevantes de la diversidad biológica es que no se distribuye de manera homogénea, patrón natural generalmente atribuido a la presencia de diversos hábitats los cuales proporcionan disponibilidad de nichos y coexistencia de especies diferenciales, como también los factores relacionados a los procesos históricos (historia evolutiva y geológica; Field et al. 2009; Stein et al. 2014). De esta manera, los patrones espaciales de la diversidad de especies y sus procesos asociados han sido objeto de estudio desde hace mucho tiempo desde diferentes escalas y enfoques (Begon et al. 1986; Patton et al. 2015). Teniendo como denominador en común, de todos estos estudios, el conocimiento de las áreas de distribución de las especies y su arreglo espacial. De este modo la heterogeneidad ambiental, la escala espacial y los procesos históricos han sido reconocidas como aspectos fundamentales para una comprensión profunda del origen de los patrones de biodiversidad existentes (Whittaker et al. 2001; Mittelbach et al. 2007; Rull 2011).

Sudamérica exhibió prolongados períodos de aislamiento y numerosos episodios de intercambios faunísticos los que proporcionan múltiples escenarios para examinar patrones de diversidad a gran escala geográfica (Patton et al. 2015). Este continente está muy ligado a los eventos geológicos y paleoclimáticos que tuvieron lugar principalmente desde fines del Cretácico y a través del Terciario hasta la actualidad, cuando se originaron y diversificaron la mayor parte de las familias de angiospermas, mamíferos y aves actuales (Ruggiero et al. 2003). Uno de los eventos que se destaca es la orogénesis andina, la cual representa uno de los principales atributos geomorfológicos del planeta, exhibiendo una extensión de más de 9000 km. desde Colombia hacia el sur de Sudamérica (Graham 2009). Este proceso generó dos tipos de impactos en la biodiversidad: primero como impactos directos, en donde la progresiva elevación de los Andes pudo actuar como barrera para algunas especies o puente para otras, es decir a medida que crece la montaña puede aislar especies o conectar masas de tierra favoreciendo las migraciones (Cody et al. 2010; Weir & Price 2011). Y segundo, como impactos indirectos en

donde el alzamiento de las montañas influyó sobre la circulación atmosférica, ambientes marinos y patrones de drenaje (división de cuencas y ríos) que de igual forma puede actuar como barrera o puente para las especies (Hoorn et al. 2013). El inicio del alzamiento de este cordón montañoso remonta desde el Paleógeno (~60 Ma), debido a la subducción entre la Placa de Nazca y la Placa Sudamericana, siendo un proceso con tasas de elevación heterogéneas (Hoorn et al. 2010; Husson et al. 2012; Lagomarsino et al. 2016), en las que se destacan principalmente eventos de levantamiento rápido que ocurrieron durante el Mioceno medio (~12 Ma.) y el Plioceno temprano (~4.5 Ma.; Hoorn et al. 2010). Estos eventos promovieron cambios en el paisaje de América del Sur, dando como resultado grandes variaciones climáticas en los regímenes de lluvia y temperatura en los extensos territorios del continente Sudamericano, y como consecuencia se originaron enormes alteraciones en la vegetación (Hinojosa & Villagran 1997). Esto cambios se puede visualizar comparando distintos escenarios de elevaciones de los Andes. En el primer escenario, Sudamérica presentaba una Cordillera de los Andes muy reducida durante el Eoceno (~55 Ma.) hasta el Mioceno medio. En este periodo, Sudamérica presentaba elementos vegetacionales subtropicales continuos, dominando un tipo de Paleoflora Mixta (Hinojosa & Villagran 1997, 2005). Esta formación boscosa se mantuvo debido a que el régimen climático presentaba una estabilidad térmica, es decir que las variaciones térmicas eran mínimas (Hinojosa & Villagran 2005). Entonces al tener el escenario inverso, es decir una Cordillera de los Andes con sus elevaciones máximas durante el Plioceno (~5 Ma.), trajo como consecuencia la formación de la Diagonal Árida Sudamericana, y esto dio inicio al confinamiento de los bosques en el sur de Sudamérica y la formación de ambientes abiertos, proporcionando nuevos hábitats (Villagran & Hinojosa 1997; Rodríguez-Serrano et al. 2008; Werneck 2011). Estas áreas nuevas podrían haber generado amplias oportunidades ecológicas, promoviendo las colonizaciones y diversificación de la biodiversidad (Schluter 2000; Losos & Mahler 2010; Woodburne 2010; Yoder et al. 2010).

Uno de los grupos de mamíferos sudamericanos con una marcada importancia para el estudio de patrones espaciales es la subfamilia Sigmodontinae (Afrotheria,

Rodentia, Muroidea, Cricetidae) con alrededor de 400 especies vivas adscritas a 86 géneros (Parada et al. 2013, 2015). Este grupo complejo de mamíferos del Nuevo Mundo es la segunda subfamilia más diversa dentro de la Clase Mammalia, y presenta la mayor diversidad específica en América del Sur (Steppan et al. 2004; Parada et al. 2013; Cañón et al. 2014). Se ha propuesto que el alzamiento de los Andes desempeñó un papel determinante en la diversificación temprana de los sigmodontinos, destacándose los linajes endémicos al dominio andino, como en el caso de la tribu Abrotrichini (Reig 1984; D'Elía et al. 2007). Este corresponde a uno de los agrupamientos de nivel tribal más recientemente diagnosticados y nombrados, siendo anteriormente reconocida o referida como el "clado andino" (D'Elía et al. 2007; Rodríguez-Serrano et al. 2008). La historia taxonómica de esta tribu está estrechamente vinculado a la tribu Akodontini, por esto los Abrotrichini fueron incluidos y considerados durante mucho tiempo como parte de ellos (e.g., Reig 1987; Figura 1). El reconocimiento de Abrotrichini como un clado distintivo dentro de Sigmodontinae ocurrió al principio de la década de los 1990 y se fue fortaleciendo con análisis centrados mayoritariamente en estudios moleculares que han permitido aclarar las relaciones entre los miembros de la tribu (e.g., Smith & Patton 1999; D'Elía et al. 2006; Rodríguez-Serrano et al. 2008), permitiendo la identificación de dos agrupamientos mayores dentro de la tribu: uno que incluye a las formas fosoriales del género *Chelemys*, *Geoxus*, *Notiomys* y *Pearsonomys*, y otro compuesto por taxones cursoriales del género *Abrothrix* (Cañón et al. 2014). Unas de las particularidades de esta tribu es que posee varias características singulares dentro de la subfamilia Sigmodontinae: primero su distribución geográfica está mayormente restringida a la Patagonia y Cordillera de los Andes, mostrando una mayor diversidad de especies en el sector austral de América del Sur (Reig 1987). Segundo, 4 de 5 géneros son considerados fosoriales, un modo de vida que es poco frecuente entre los Sigmodontinae (de las 400 especies en la subfamilia, solo 7 son fosoriales, de las cuales 5 pertenecen a la tribu Abrotrichini; (Pearson 1984; Rodríguez-Serrano et al. 2008), y por último el registro fósil más antiguo conocido para la tribu está datado durante el Pleistoceno Tardío-Holoceno en la Patagonia (Patton et al. 2015; Teta et al. 2017). Específicamente, la tribu Abrotrichini

abarca un rango geográfico que comprende desde el altiplano central oeste de Perú y las cordilleras occidentales de Argentina y Bolivia, hasta las partes más meridionales de Argentina y Chile, incluyendo varias islas australes y la estepa (Teta 2013; Cañón et al. 2014; Patton et al. 2015). Mientras que otras tribus de sigmodontinos, su distribución se concentra principalmente en los Andes centrales y Bosque Atlántico, como es el caso de los Akodontini; también podemos encontrar en el norte y centro de los Andes a Thomasomyini, en donde se superponen con Oryzomyini los cuales además se extienden hacia la Amazonia (Maestri & Patterson 2016).

Se ha propuesto que Abrotrichini se originó aproximadamente hace 5 Ma. en la transición Mioceno/ Plioceno, y su posterior diversificación ocurrió relativamente reciente entre 4.0 y 3.5 Ma. (Rodríguez-Serrano et al. 2008; Parada et al. 2013; Patton et al. 2015). Dentro de la tribu se puede apreciar una marcada división de rasgos, las cuales al término de su separación, quedó representada por 14 especies reconocidas actualmente (Abud 2010; Palma et al. 2010; D'Elía et al. 2015; Patton et al. 2015). Los distintos representantes de la tribu Abrotrichini tiene una distribución propia con diferentes características geográficas y ambientales (Pearson 1984; Majic 2012). Las especies fosoriales se encuentran asociados casi exclusivamente al Bosque Valdiviano, siendo el caso de los géneros *Chelemys*, *Pearsonomys* y *Geoxus*, teniendo una sola excepción con el género *Notiomys* que habita principalmente en la estepa patagónica argentina, aunque recientemente se ha reportado para el la porción chilena de este ecosistema en el Parque Nacional Torres del Paine (Koleff et al. 2008; Majic 2012; D'Elía et al. 2016). En cambio, las especies cursoriales del género *Abrothrix* se distribuyen en un mayor rango latitudinal que va desde el Altiplano a Tierra del Fuego, algunas de las especies se destacan por su distribución exclusiva en la cadena montañosa andina (Majic 2012). Este es el caso de *Abrothrix jelskii* uno de los representantes menos conocidos de este diverso género, el cual solo se tenían registros en Perú, Bolivia y Argentina. Sin embargo el 2014 es encontrado en el extremo norte de Chile (Región de Arica y Parinacota) asociado al ambiente altiplánico (Valladares et al. 2015). Similar patrón presenta la especie *A. andina* cuya distribución desde el sur de Perú y Bolivia

se extiende hacia el sur por las zonas andinas sobre los 2000 msnm hasta Chile Central (Santiago) y Argentina (Provincia de Mendoza; Patton et al. 2015).

Tomando en cuenta que la tribu Abrotrichini corresponden a un clado que se originó durante uno de los principales pulsos de elevación de los Andes, asociado a importantes cambios climáticos en Sudamérica, y que la distribución de la tribu Abrotrichini se encuentra principalmente ligada al dominio andino, más que cualquier otra tribu de Sigmodontinae, además del poco conocimiento de algunas especies de distribución andina, en este estudio se evaluará el efecto del levantamiento de la cordillera de los Andes sobre la diversificación de la tribu Abrotrichini.

HIPÓTESIS

La diversificación y dispersión de la tribu Abrotrichini es consecuencia indirecta de los cambios geológicos-climáticos inducidos por la orogénesis andina.

- Se espera encontrar posteriormente a los pulsos mayores de elevación de los Andes una mayor diversificación y eventos dispersivos en la tribu Abrotrichini.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar las consecuencias del levantamiento de la Cordillera de los Andes en la diversificación de los linajes de la tribu Abrotrichini, mediante la utilización de aproximaciones filogenéticas y de biogeografía histórica.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Establecer una hipótesis filogenética completa y datada para la tribu Abrotrichini incorporando especies no estudiadas previamente, y calibrar con los fósiles pertenecientes a la tribu recientemente reportados.
- Describir el patrón de diversificación de la tribu Abrotrichini y asociarla con la tasa de elevación de los Andes.
- Describir distribución geográfica de cada especie de la tribu Abrotrichini, establecer los procesos históricos que dan lugar a su distribución actual y como esta se relaciona a la orogénesis andina.

MATERIALES Y MÉTODOS

RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA Y TIEMPO DE DIVERGENCIA

Para realizar la reconstrucción filogenética de la tribu Abrotrichini, se descargaron secuencias de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) de los marcadores mitocondriales (Citocromo b [Cytb] y nucleares [IBRP]), correspondientes a 15 especies reconocidas (Patton et al., 2015; Tabla 6). *Abrothrix hershkovitzi* es considerada sinónima de *A. olivacea*, por lo que no será incorporada en este estudio (Abud 2010). Por otro lado, *Abrothrix hirta*, antes considerada como una subespecie de *A. longipilis*, aquí es tratada como una especie distinta basado en el estudio de Palma et al. (2010). Además, se recientemente se han descrito dos nuevas especies, una para el género *Abrothrix* (*A. manni*), la cual según D'Elía et al. (2015) es confundida con *A. sanborni*. Y otra para el género *Geoxus* (*G. michaelsoni*) descrita por Teta & D'Elía (2016). Estas nuevas especies ya ha sido utilizadas en algunos estudios por lo cual será incorporadas como una especie más. Por último, se incluirán 6 formas nominales de *A. jelskii* propuestas por Sanborn (1947). Estas formas específicamente se caracterizan por habitar en los altos Andes de Perú y Bolivia: (1) *jelskii* se encuentra al norte de Perú cerca del lago Junín, (2) *pyrrhotis* se ubica un poco más al sur de Perú en Marainiyoc, y hacia Huancavelica,

(3) *inambari* se distribuye en el lado este de Perú, entre Cusco y lago Titicaca, (4) *cruceri* y *pulcherrimus* en cambio, abarcan el norte del lago Titicaca en Perú y desde su borde, a cierta distancia hacia el oeste y (5) por último, *ochrotis* se encuentra en la frontera peruano-boliviana y en Bolivia. Para enraizar el árbol se utilizaron 4 especies correspondientes a las tribus más emparentadas con Abrotrichini, éstas son: la tribu Wiedomyini (*Wiedomys pyrrhohinos*), Phyllotini (*Phyllotis xanthopygus*) y Akodontini (*Akodon azarae* y *Necomys temchuki*). Considerando los trabajos previos que han realizado análisis filogenéticos para la tribu, existe un número importante de marcadores moleculares disponibles para algunas de las especies que componen esta agrupación (6 loci; Cañon et al. 2014). Sin embargo, en estudios previos hemos establecido que la mayor parte de esos marcadores son inapropiados para establecer cualquier tipo de relación dentro de esta tribu, siendo apropiados solamente los seleccionados en esta tesis (Cytb e IRBP; Toledo-Muñoz 2019). Considerando la adición de nuevas especies a las bases de datos moleculares previas, se evaluó si las secuencias serán útiles para realizar análisis filogenéticos, se realizó el test de Xia implementado en DAMBE V5.1.5 (Xia 2013). Con este test se estimó el indicador de saturación observada (Iss) y se comparó con un índice de saturación crítico (Iss.c) a través de un proceso de aleatorización con un intervalo de confianza de un 95% (Xia & Lemey 2009). Las secuencias fueron alineadas empleando el software Muscle (Edgar 2004) implementado en Mega 7.0 (Kumar et al. 2016) y fueron editadas utilizando el software BioEdit 7.0.5.3 (Hall 1999). Posteriormente, para obtener la reconstrucción filogenética del grupo se empleó BayesPhylogenies 1.1 (Pagel et al. 2004), esta aproximación permite estimar la distribución de la probabilidad a posteriori de los árboles y los parámetros del modelo de evolución de las secuencias. Además, se empleó el modelo “mixture model” (MM) con el modelo de evolución general de tiempo reversible (GTR). Este modelo MM se ajusta a escenarios en los cuales existe variabilidad en el patrón de evolución a través de los sitios en el alineamiento de las secuencias. Para estimar el número de matrices GTR del modelo MM mediante el método de salto reversible de cadenas de Markov y Monte Carlo (rjMCMC). De esta manera se corrieron 40.000.000 iteraciones de rjMCMC, muestreando cada 1.000.

Para la estimación del tiempo de divergencia de la tribu Abrotrichini se utilizó BEAST 2.6.0 (Bouckaert et al. 2014), bajo un marco BMCMC (Bayesian Markov Chain Monte Carlo). Este software solo se empleó para estimar el tiempo de divergencia dado que la topología del árbol fue restringida a la del árbol consenso obtenido del análisis de BayesPhylogenies 1.1. Se utilizó un modelo HKY + Γ de evolución del ADN con 4 categorías de gamma para cada partición de gen. Para el árbol se fijó el proceso de especiación “fossilized birth–death”, este modelo permite incorporar como parámetros: tasa de especiación, tasa de extinción, tasa de recuperación del fósil y proporción de especies actuales muestreadas para estimar las edades de los nodos. Permitiendo de esta manera integrar la información de los fósiles en el árbol bajo el mismo proceso de diversificación que describe las especies existentes (Larabee et al. 2016). Para esto se utilizaron dos fósiles con edades que van desde el Mioceno al Plioceno: (1) *Auliscomys formosus* (5.3 - 7.6 Ma) relacionado a las especies del género *Phyllotis* y (2) Fósil no descrito emparentado con la especie *A. jelskii* (3.2 - 5.6 Ma; Parada et al. 2013; Cañón et al. 2014; Barido-Sottani et al. 2019). Los análisis se basaron en cuatro modelos de tasa de mutación: I) reloj molecular estricto, II) reloj molecular relajado lognormal no correlacionado, III) reloj molecular relajado exponencial no correlacionado y IV) reloj local al azar. La cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) fue configurada con 60.000.000 iteraciones, muestreando los parámetros cada 10.000 pasos. Finalmente, para encontrar el mejor modelo de reloj molecular se utilizó el Bayesfactor implementado en el software Tracer v 1.6.0. Una vez elegido el modelo los árboles fueron resumidos en un árbol de máxima credibilidad de clado luego de descartar el 20% de la corrida como burn-in utilizando TreeAnnotator v1.5.4. El árbol resultante contiene para cada nodo los tiempos promedios de divergencia y sus correspondientes medidas de error (95% highest posterior density [HPD] intervals).

TASA DE ELAVACION DE LA CORDILLERA DE LOS ANDES

Para determinar el efecto de las variables ambientales en la diversificación y dispersión de la tribu Abrotrichini se buscaron en la literatura aquellas bases de datos de la tasa de elevación y paleoaltitud de los Andes a través del tiempo se extrajo de los trabajos de Fiorella et al. (2015) y Lagomarsino et al. (2016). Se decidió utilizar estos trabajos, debido a que el primero presenta dos escenarios que abarcan los andes centrales y del sur, zonas que concuerda con la distribución de la tribu Abrotrichini. Y el segundo presenta datos de los andes centrales y ha sido utilizado en varias investigaciones.

DIVERSIFICACIÓN DE LINAJE

Para poder realizar la estimación de las tasas de diversificación de la tribu Abrotrichini se utilizó el software BMM (Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures; (Rabosky et al. 2014). Se utilizó la filogenia de Stepan & Schenk (2017) basada en 900 especies de Muroidea, restringiendo el número para el análisis a solo 291 pertenecientes a la subfamilia Sigmodontinae. Se trabajó con este elevado número de especies, debido a que la tribu no cumple con el mínimo número de especies para llevar a cabo el análisis sin violar los supuestos del modelo ($n=40$). Antes de realizar el análisis y considerando el bajo número de especies de la tribu Abrotrichini en la filogenia original de Stepan & Schenk (2017), se realizó una poda del nodo del ancestro común más reciente de la tribu, para luego agregar en ese mismo nodo la filogenia obtenida en esta tesis. Para esto primero se empleó el paquete de R “ape” para remover las especies de la tribu Abrotrichini de la filogenia original de la subfamilia mediante la función “drop.tip” (Paradis et al. 2004). Segundo se utilizó el paquete de R “phytools” para agregar las especies utilizadas en este trabajo de la tribu Abrotrichini a la filogenia de la subfamilia con la función “paste.tree” (Revell 2012). Y por último, a partir de la filogenia obtenida se utilizaron dos funciones: “force.ultrametric” del paquete de R “phytools” y “nnls.tree” de

paquete de R “phangorn” para mantener el árbol ultramétrico eliminando errores de redondeo entre la filogenia base y la adicionada (Schliep 2010; Revell 2012).

BAMM permite estimar el número más probable de cambios en la tasa de diversificación a partir de los datos, utilizando la cadena Markov Monte Carlo de salto reversible (rjMCMC) para explorar diferentes modelos de diversificación de linajes mediante la función “diversification”. Para esto se trabajó con el 70% de las especies de Sigmodontinos actuales y se corrieron 4 cadenas MCMC de 50.000.000 iteraciones muestreando cada 10.000. La convergencia de éstas se evaluó calculando el tamaño efectivo de muestra de log-likelihood usando el paquete de R “Coda” (Plummer et al. 2005). Finalmente, el paquete BAMMTools se utilizó para procesar y visualizar los resultados entregados por BAMM, previamente se descartó el 20% de las iteraciones como burn-in.

EFFECTO DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN TRIBU ABROTRICHINI

Se cuantificó el efecto del levantamiento de Los Andes en las tasas de especiación y extinción en la tribu Abrotrichini, utilizando el paquete de R RPANDA (Morlon et al. 2016). Este paquete se basa en modelos de diversificación dependientes del tiempo y permite que las tasas de especiación y extinción se correlacionen no solo con el tiempo, sino que también con una variable externa cuantitativa que depende del tiempo, como es el caso del levantamiento de Los Andes. Este modelo requiere saber cómo la variable varía a través del tiempo, para ello se utilizó la información de la tasa de elevación y paleoaltitud de los Andes de los trabajos de Fiorella et al. (2015) y Lagomorsino et al. (2016).

Una de las recomendaciones para utilizar RPANDA, es detectar a priori cambios en la tasa de diversificación a lo largo de la filogenia. Debido a que este paquete no puede detectar estos cambios en la tasa a través de la filogenia. Para esto se implementó BAMM y según los resultados obtenidos se siguieron las sugerencias propuestas en el trabajo de Olave et al (2019) en caso de detectar un cambio en

la tasa de diversificación. Posteriormente se estimaron las tasas de especiación y extinción a partir de la filogenia obtenida en este trabajo de la tribu Abrotrichini y según los parámetros de los distintos modelos. Para la variable ambiental (tasa de elevación y paleoaltitud de los Andes), primero se aplicaron seis modelos nulos con fines comparativos: (1) Tasa especiación constante sin extinción, (2) Tasa especiación y extinción constantes, (3) Tasa especiación exponencial sin extinción, (4) Tasa especiación lineal sin extinción, (5) Tasa especiación exponencial y tasa de extinción constante y (6) Tasa especiación lineal y tasa de extinción constante. Posteriormente se realizaron cuatro modelos con dependencia exponencial en la variable ambiental: (1) Tasa de especiación varía con la variable ambiental y sin tasa de extinción; (2) Tasa de especiación varía con la variable ambiental y tasa de extinción es constante; (3) Tasa de especiación es constante y tasa de extinción varía con la variable ambiental y (4) Tasa de especiación y tasa de extinción varían con la variable ambiental. También se utilizaron los mismos modelos, pero con dependencia lineal en la variable ambiental. Finalmente, para encontrar el mejor modelo ajustado a los datos se utilizó el criterio de Akaike (AIC).

RECONSTRUCCIÓN DE SU DISTRIBUCION ANCESTRAL DE LA TRIBU ABROTRICHINI

Para establecer si el levantamiento andino, y en específico la configuración del paisaje que resultó de dicho proceso explica la distribución actual de la tribu, se realizó la reconstrucción de la distribución ancestral, mediante el uso del paquete BioGeoBEARS (BioGeography with Bayesian Evolutionary Analysis in R Scripts; (Matzke 2013) a partir de la filogenia calibrada de la tribu Abrotrichini. Específicamente se aplicó el modelo DEC (dispersión-extinción-cladogénesis) para estimar los rangos de distribución ancestral más probables para el grupo. Este modelo tiene dos parámetros libres, d (tasa de dispersión, es decir, la tasa de adición de rango a lo largo de una rama filogenética) y e (tasa de extinción, es decir, la tasa de pérdida de rango local a lo largo de una rama filogenética). Además, se estimó el número de eventos de dispersión, extinción y especiación, empleando el

método de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) en el mismo paquete. Para este análisis se registró la distribución geográfica y altitud exacta de las especies de la tribu generando dos bases de datos. Primero, se categorizo la base de altitud según Hoon et al. (2010), trabajo que relaciona elevación según hábitats de las zonas andinas de América del Sur. Dada esta clasificación, los representantes de la tribu estarían dentro de cuatro categorías: 0 – 500 (tierras bajas), 500 – 1500 (premontaña), 1500 – 3000 (montaña) y 3000 – 5000 (alpino o altoandino). Luego, se categorizo las áreas biogeográficas propuestas por (Donato et al. 2003), estudio que hace especial énfasis en las regiones andinas de América del Sur. De acuerdo con esta clasificación, los miembros de la tribu ocupan cuatro ecorregiones: Chile Central, Patagonia, Puna y Subantártica. Sin embargo, bajo esta clasificación quedaría fuera una especie (*A. illutea*) de la tribu por lo que se añadió una ecorregión extra denominada Fuera de los Andes (Figura 2).

RESULTADOS

RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA Y TIEMPO DE DIVERGENCIA

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Se alinearon 1838 pb. en total, de las cuales 1101 pb. corresponden al gen *Cytb* mientras que 737 pb. a *IRBP*. La topología obtenida del árbol consenso evidencia que la tribu Abrotrichini es un grupo monofilético (PP=100; PP= valor de probabilidad a *posteriori* del nodo). En el cual se recuperan dos clados principales, el primer clado corresponde a las especies fosoriales, que incluye los géneros *Chelemys*, *Pearsonomys*, *Geoxus* y *Notiomys* (PP=100), dentro de las relaciones del clado se destaca la no monofilia del género *Chelemys*. Dentro de los fosoriales se puede apreciar dos grupos: 1) *C. megalonyx* + *N. edwardsii* + *C. macronyx* (PP=50) y 2) *P. annectens* + *G. valdivianus* + *G. michaelseni* (PP=73). En el grupo uno se observa que *C. megalonyx* es grupo hermano de *N. edwardsii* + *C. macronyx* (PP=69). En el grupo dos se aprecia que *G. michaelseni* es especie hermana de *P. annectens* + *G.*

valdivianus (PP=100). En cambio, el segundo clado está representado por las especies cursoriales del género *Abrothrix*, grupo monofilético y hermano de las especies fosoriales (PP=100). Dentro de los cursoriales se puede observar dos grupos principales: 1) *A. longipilis* + *A. hirta* (PP=100) y 2) *A. illutea* + *A. andina* + *A. olivacea* + *A. lanosa* + *A. sanborni* + *A. manni* + *A. jelskii jelskii* + *A. jelskii pyrrhotis* + *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus* (PP=87). En el grupo uno se recupera la monofilia de ambas especies siendo clados hermanos (PP=100). Mientras, que en el grupo dos está conformado por dos clados monofiléticos, el primero abarca las especies *A. illutea* + *A. andina* + *A. olivacea* (PP=100). En donde, *A. illutea* sería especie hermana de *A. andina* + *A. olivacea* (PP=100). El segundo clado está representado por las especies *A. lanosa* + *A. sanborni* + *A. manni* + *A. jelskii jelskii* + *A. jelskii pyrrhotis* + *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus* (PP=81). De las cuales se rescatan dos grupos monofiléticos: 1) *A. lanosa* + *A. sanborni* + *A. manni* (PP=100). Señalando que *A. lanosa* es grupo hermano de *A. sanborni* + *A. manni* (PP=99). Y 2) *A. jelskii jelskii* + *A. jelskii pyrrhotis* + *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus* (PP=100). Dentro de este grupo *A. jelskii jelskii* en especie hermana de *A. jelskii pyrrhotis* + *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus* (PP=99). Así mismo, ocurre con *A. jelskii pyrrhotis* que es especie hermana de *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus* (PP=100). De la misma forma *A. jelskii cruceri* es especie hermana de *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus* (PP=100). Y finalmente *A. jelskii ochrotis* es especie hermana de *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus* (PP=52; Figura 3).

TIEMPO DE DIVERGENCIA

El modelo de reloj molecular que presento mejor ajuste a los datos es el denominado “relajado exponencial no correlacionado”. La estimación aproximada del origen de la tribu Abrotrichini fue de 5.79 Ma (Ma: promedio de edad de origen en millones de años). Aquí se observa la separación de dos clados importantes, una corresponde

a las especies fosoriales (géneros *Chelemys*, *Pearsonomys*, *Geoxus* y *Notiomys*), grupo en el que se estima que diversificó hace 3.75 Ma. En cambio, el otro clado representa las especies cursoriales (género *Abrothrix*), en donde la divergencia estimada ocurrió hace 4.92 Ma. Dentro de este clado se puede apreciar dos grupos marcados: 1) *A. longipilis* + *A. hirta* y 2) *A. illutea* + *A. andina* + *A. olivacea* + *A. lanosa* + *A. sanborni* + *A. manni* + *A. jelskii jelskii* + *A. jelskii pyrrhotis* + *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus*, con edades de origen 3.12 y 4.51 Ma. respectivamente (Figura 4 y 5).

DIVERSIFICACIÓN DE LINAJE

El análisis de BAMM reveló que la tendencia general en la tasa de especiación de los Sigmodontinae a través del tiempo sugiere una baja tasa de especiación (0.4 – 0.8 linajes/Ma.) que incrementa en los últimos 2.5 Ma (Figura 6). Dentro del grupo, el único clado que se destaca con un aumento en la tasa de especiación es dentro de la tribu Akodontini. Mientras que la tribu Abrotrichini presenta la misma tendencia general que el resto de las tribus de sigmodontinos (Figura 7). Posteriormente se evaluó 4 configuraciones de variación en la tasa de especiación que mostraron un 95% de credibilidad. Dentro de estas, solo una configuración estimó una mayor probabilidad de ocurrencia de cambio en la tasa de especiación. Mostrando un único cambio, que corresponde dentro de la tribu Akodontini con un aumento en la tasa de especiación y con una frecuencia $f=0.46$ (Figura 8).

EFFECTO DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN TRIBU ABROTRICHINI

Las estimaciones de los parámetros de los distintos modelos de diversificación dependiente de una variable ambiental (tasa de elevación y paleoaltitud de los Andes), indicaron que el modelo que se ajustó a las distintas bases de datos es el denominado “Modelo 1”, que presenta tasa de especiación constante sin extinción

(Tabla 1). Esto indica que la tasa de diversificación de la tribu Abrotrichini no está correlacionado con la variable ambiental, es decir que no hay una dependencia en la tasa de diversificación de la tribu con el levantamiento de los Andes.

RECONSTRUCCIÓN DE LA DISTRIBUCION ANCESTRAL DE LA TRIBU ABROTRICHINI

Para la primera base de datos, aquella que codifica los rangos de distribución altitudinales, el mejor modelo que se ajusta a la filogenia de la tribu Abrotrichini y distribución es el modelo DEC ($\ln L = -70.45$), con $d = 0.247$ y $e = 0.051$, se estimó que el área altitudinal ancestral más probable para la tribu Abrotrichini serían dos zonas: tierras bajas (0 – 500) y premontaña (500 – 1500: Figura 9). De estas zonas surgieron cinco rutas principales, repartidas en los dos clados fundamentales de la tribu (Clado fosorial: i; Clado cursorial: ii, iii, iv y v): i) Se aprecia mantenimiento del rango de distribución para las especies *C. megalonyx* y *N. edwardsii*, presentes en las áreas de tierras bajas y premontaña. En cambio, las especies *C. macronyx*, *G. michaelsoni* y *G. valdivianus*, además de mantener el rango de área ancestral (tierras bajas y premontaña) presentan expansión de rango hacia la zona de montaña (1500 – 3000). Mientras, que la especie *P. annectens* restringe su área de distribución a la zona de tierras bajas. ii) También existe conservación en el rango de área ancestral, en las zonas de tierras bajas y premontaña por la especie *A. longipilis*. Sin embargo, *A. hirta* expande su rango hacia la zona de montaña, además de encontrarse en tierras bajas y premontaña. iii) Se observa que tres especies presentan expansión de rango geográfico: *A. andina* en montaña y alpino (3000 – 5000), *A. illutea* encontrado en montaña, además de estar presente en premontaña. Y *A. olivacea* ubicada en montaña, como también en tierras bajas y premontaña. iv) Las especies *A. lanosa*, *A. sanborni* y *A. manni* reflejan conservación del rango de distribución, dentro de las zonas de tierras bajas y premontaña. v) Se aprecia expansión de rango en el clado conformado por las subespecies de *A. jelskii*. En donde, *A. jelskii ochrotis* y *A. jelskii pulcherrimus* se encuentran presente en montaña y alpino. Mientras que *A. jelskii jelskii*, *A. jelskii*

pyrrhotis, *A. jelskii cruceri* y *A. jelskii inambari* solo en la zona alpino. Estos resultados indican que la historia biogeográfica de la tribu Abrotrichini estuvo caracterizada por la colonización de tierras bajas hacia tierras elevadas, con un mayor énfasis en las especies del clado cursorial. Además, se evidencio expansión de rango geográfico por ambos clados de la tribu. No se detectaron eventos fundadores ni pérdida de rango geográfico (Tabla 4 y 5).

En la segunda base de datos, la que codifica los rangos de distribución en dominios biogeográficos andinos, se estimó que el mejor modelo que se ajusto es el modelo DEC ($\ln L = -69.01$), con $d = 0.108$ y $e = 0.017$, siendo el área de distribución ancestral más probable para la tribu Abrotrichini tres ecorregiones: Chile Central, Patagonia y Subantártica (Figura 10). De estas zonas surgieron cinco rutas principales, repartidas en los dos clados fundamentales de la tribu (Clado fosorial: i; Clado cursorial: ii, iii, iv y v): i) Las especies *C. macronyx* y *G. valdivianus* presentan mantenimiento del rango de distribución, dentro de las ecorregiones Chile Central, Patagonia y Subantártica con distribución simpátrica. En cambio, la especie *G. michaelsoni* se encuentra presente en dos zonas Patagonia y Subantártica. Mientras que las especies *C. megalonyx*, *P. annectens* y *N. edwardsii*, se diferenciaron en una ecorregión específicamente, siendo Chile Central, Subantártica y Patagonia respectivamente. ii) También existe mantenimiento del rango geográfico, en las zonas de Chile Central, Patagonia y Subantártica por la especie *A. hirta*. En cambio, *A. longipilis* se localiza solo en una ecorregión siendo Chile Central. iii) Se destacan dos especies con presencia de expansión en el rango geográfico: *A. illutea* encontrado Fuera de los Andes y *A. andina* presente en la Puna, además de encontrarse en Chile Central. También dentro del grupo se presencié un solo caso de mantenimiento de rango geográfico para las especies *A. olivacea* ubicado dentro de las ecorregiones de Chile Central, Patagonia y Subantártica. iv) Las especies *A. lanosa*, *A. sanborni* y *A. manni* igualmente conservan rango de distribución geográfica. En donde, las dos primeras especies se encuentran en Patagonia y Subantártica. Y la última especie solo se ubican en Subantártica. v) El clado conformado por las subespecies de *A. jelskii* (*A. jelskii jelskii* + *A. jelskii pyrrhotis* + *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari*

+ *A. jelskii pulcherrimus*), reflejan expansión en el rango geográfico hacia la Puna durante la evolución del grupo. Por lo tanto, la historia biogeográfica de la tribu Abrotrichini evidenció un desplazamiento desde el sur hacia el norte (Centro) de Sudamérica. Asimismo, el clado fosorial se caracterizó por una conservación de rango geográfico. Mientras que en el clado cursorial se reflejaron eventos de expansión del rango de distribución. No se detectaron eventos fundadores ni pérdida de rango geográfico (Tabla 2 y 3).

DISCUSIÓN

RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA Y TIEMPO DE DIVERGENCIA

Los resultados obtenidos de la reconstrucción filogenética de la tribu Abrotrichini basada Cytb e IBRP recupera la monofilia del grupo con una topología totalmente resuelta y con altas probabilidades *a posteriori*. Evidenciando una división importante entre las especies cursoriales (género *Abrothrix*) y fosoriales (géneros *Chelemys*, *Pearsonomys*, *Geoxus* y *Notiomys*). Esto es concordante con lo encontrado en trabajos anteriores (Rodríguez-Serrano et al. 2008; Parada et al. 2013, 2015; Cañón et al. 2014; Leite et al. 2014; Maestri et al. 2017; Stepan & Schenk 2017; Teta et al. 2017). Dentro del clado fosorial las relaciones filogenéticas muestran altos valores de probabilidad *a posteriori*. Visualizando la formación de dos grupos, el primer grupo se puede observar que *C. megalonyx* es grupo hermano de *N. edwardsii* + *C. macronyx*. Mientras que en el grupo dos *G. michaelsoni* es especie hermana de *P. annectens* + *G. valdivianus*. Esta topología encontrada dentro del clado fosorial no concuerda con las investigaciones anteriores. A partir de la filogenia más antigua de la tribu Abrotrichini, se infiere con valores bajos de soporte que *C. megalonyx* es la especie hermana del clado *N. edwardsii* + *C. macronyx* a partir de los mismos marcadores utilizados en este estudio (Rodríguez-Serrano et al. 2008). Sin embargo, en filogenias más actualizadas de la tribu Abrotrichini se observa la misma topología no resuelta entre las especies *N. edwardsii* + *C.*

megalonyx (Cañon et al., 2014; Teta et al., 2017). Por otro lado, en el clado cursorial se aprecian valores a *posteriori* altos entre las relaciones filogenéticas, a partir de la topología obtenido de este clado se generaron tres diferencias a lo encontrado en los últimos trabajos de la tribu Abrotrichini (Cañon et al., 2014; Teta et al., 2017): (1) Se puede observar que el grupo integrado por las especies *A. longipilis* + *A. hirta* sería hermana de las especies *A. manni* + *A. lanosa* + *A. sanborni*. En cambio, en este trabajo se obtuvo que las especies *A. longipilis* + *A. hirta* es grupo hermano de las especies *A. illutea* + *A. andina* + *A. olivacea* + *A. lanosa* + *A. sanborni* + *A. manni* + *A. jelskii jelskii* + *A. jelskii pyrrhotis* + *A. jelskii cruceri* + *A. jelskii ochrotis* + *A. jelskii inambari* + *A. jelskii pulcherrimus*. (2) Otra diferencia que se puede apreciar es que el clado conformado por las especies *A. lanosa* + *A. sanborni* + *A. manni*, según Teta et al., 2017 muestran que la especie *A. manni* es hermana de las especies *A. lanosa* + *A. sanborni*. Pero las relaciones obtenidas en este trabajo dieron como resultado que la especie *A. lanosa* es la especie hermana de las especies *A. sanborni* + *A. manni*. (3) Por último, dentro del clado conformada por las especies *A. jelskii* + *A. illutea* + *A. andina* + *A. olivacea* también se pueden observar diferencias, los trabajos anteriores mostraron que las especies *A. jelskii* + *A. illutea* sería grupo hermano de las especies *A. andina* + *A. olivacea*. Sin embargo, el clado conformado por las subespecies de *A. jelskii* sería el grupo hermano de *A. lanosa* + *A. sanborni* + *A. manni*. En cambio, *A. illutea* corresponde a la especie hermana de *A. andina* + *A. olivacea*. Estas diferencias encontradas se pueden deber al número de marcadores utilizados, en ambos estudios se utilizan 6 marcadores moleculares (Cytb, Adh, β fbg, DMP1, Ins e IRBP). Y además uno de los trabajos incluye 99 caracteres morfológicos (Cañon et al., 2014; Teta et al., 2017). Primero se debe tener en cuenta que los genes no contienen la misma señal filogenéticas (el número de sustituciones que ocurren a lo largo de la rama), de esta manera cuando son concatenados múltiples genes la señal se puede desviar de la “verdadera filogenia” (Philippe et al. 2005). Y en la práctica esto deriva principalmente de alineaciones erróneas, o la identificación incorrecta de sustituciones múltiples debido a las violaciones de los supuestos de los modelos de evolución molecular que usan los métodos probabilísticos (es decir, Inferencia bayesiana y máxima verosimilitud).

Esto explicaría que la variabilidad en la robustez del árbol está determinada por la importancia de los conjuntos de datos genéticos apropiados cuya señal de cambio acumulado es proporcional al tiempo de divergencia entre las especies estudiadas, que está determinado a priori por la calidad de las alineaciones, selección de genes con saturación baja y la detección de sustituciones múltiples, que permitiría lograr un modelo más realista en la evolución de las secuencias (Philippe et al. 2011). Por esto, se decidió trabajar con un número más bajo de genes que los trabajos anteriores, seleccionando solo un marcador mitocondrial [Cytb] y uno nuclear [IBRP] teniendo en cuenta todos los aspectos nombrados anteriormente.

La estimación en el tiempo de divergencia para la tribu Abrotrichini, dio como resultado que el origen del grupo sucedió durante el Mioceno (5.7 Ma.). En cambio, estudios anteriores para la tribu datan durante el Plioceno, pero con distinta edad. Uno de ellos muestra que ocurrió hace 5 Ma. mientras que el otro hace 4.4 Ma. (Rodríguez-Serrano et al. 2008; Cañón et al. 2014). Ambos trabajos solo utilizaron un punto de calibración y un número menor de representantes de la tribu. Además, se evidencia que en uno de estos trabajos el fósil utilizado para calibrar el punto *Akodon/Necromys*, estaría errónea debido a que Pardiñas (2010) sugiere que ese fósil no se encuentra relacionado con *Necromys* ni *Akodon*. Por otro parte, estudios a nivel de Sigmodontinae y Muroidea mostraron un origen para la tribu de 3.5, 3.9, 4.0 y 4.9 Ma. (Parada et al. 2013; Leite et al. 2014; Parada et al. 2015; Stepan & Schenk. 2017). Estos trabajos usan un número más elevado de puntos de calibración (3,12 y 28), pero tienen un bajo número de representantes de la tribu. Los trabajos a nivel de sigmodontinos consideraron el fósil *Abrothrix kermacki* y *aff. Abrothrix* como punto de calibración para el clado *Abrothrix*, fósiles que ya no son considerados parte de la tribu Abrotrichini, más bien se encontrarían relacionados con un género de la tribu Akodontini (Patton et al. 2015). La diversificación de los clados de la tribu se dató durante el Plioceno, siendo 4.9 Ma y 3.7 Ma. para el clado cursorial (género *Abrothrix*) y clado fosorial (géneros *Chelemys*, *Pearsonomys*, *Geoxus* y *Notiomys*) respectivamente. Por parte de los trabajos nombrados anteriormente se aprecia que la diversificación de ambos clados ocurre entre 3.5 – 3.2 Ma., evidenciando que no existe una coherencia en la datación con lo obtenido

en este trabajo (Rodríguez-Serrano et al. 2008; Parada et al. 2013; Parada et al. 2015, Cañón et al. 2014; Leite et al. 2014). Con una excepción por parte del estudio de Stepan & Schenk (2017), en donde la diversificación de ambos grupos sucede entre 2.7 – 2.3 Ma. Estas diferencias encontradas en las estimaciones en el tiempo de divergencia para la tribu Abrotrichini entre los distintos estudios pueden variar dependiendo del número de fósiles, marcadores moleculares y los métodos de calibración. En este estudio se usaron dos marcadores moleculares, dos puntos de calibración y un método distinto de calibración, los cuales permitieron obtener una reconstrucción filogenética con altos valores de distribución de probabilidades a *posteriori* y estimación del tiempo de divergencia con menores magnitudes de error.

EFFECTO DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN TRIBU ABROTRICHINI

De acuerdo con los resultados la tasa de diversificación de la tribu Abrotrichini se mantiene constante a través del tiempo, al igual que la mayoría de las tribus de sigmodontinos. En su lugar, solo indica que dentro la tribu Akodontini experimenta un cambio significativo en la tasa de diversificación. Además, se observa que la tasa de diversificación de la tribu Abrotrichini no presenta una dependencia con la tasa de elevación de los Andes. Esto indica que los cambios paisajísticos que experimentó Sudamérica durante el Plioceno, debido al levantamiento progresivo de los Andes que generaron posteriores cambios climáticos, que aumentaron la aridez y el reemplazo de bosques por sabanas, estepas, pastizales y desiertos (Hoorn et al. 2010), no permitieron evidenciar un cambio significativo en la tasa de diversificación desde el origen de la tribu (5.7 Ma) hasta la diversificación completa del grupo (4.9 – 3.7 Ma). Uno de los escenarios posibles es que los dos clados de la tribu habrían diversificado favoreciéndose de estos nuevos ambientes, pero sin una tasa de especiación por sobre los valores promedio de la subfamilia. Este efecto ha sido observado, es decir, la alta proliferación de linajes como respuesta a la generación de nuevos hábitats (Yoder et al. 2010; Maestri et al. 2019), entonces lo

más probable que ocurriera es que posterior al pulso de elevación de los Andes, debido a los cambios climáticos subsecuentes, permitieron la diversificación hacia estos nuevos ambientes (Hoorn et al. 2010). Si ahora comparamos en nivel de efecto de oportunidad ecológica entre los distintos clados, se puede apreciar un mayor efecto en las especies pertenecientes al clado cursorial, ya que presentan un mayor rango latitudinal de distribución y un número más elevado de especies, esto puede sugerir un mayor efecto debido a su locomoción, utilizar la superficie para desplazarse. Mientras que las especies pertenecientes al clado fosorial, presentan una distribución más acotada y un número de especies más bajo, indicando de un efecto más bajo dado su estilo de vida subterráneo.

RECONSTRUCCIÓN DE LA DISTRIBUCION ANCESTRAL DE LA TRIBU ABROTRICHINI

A partir de los resultados se logra estimar que las especies de la tribu Abrotrichini se diferenciaron durante el Plioceno. Durante estos periodos Sudamérica experimento cambios biogeográficos continuos, como la intensificación de los procesos de elevación y vulcanismo en la cordillera de los Andes, que favorecieron la diferenciación de las subregiones biogeográficas y la creación de nuevos hábitats. Del mismo modo, las macadas variaciones climáticas durante la transición Plioceno/Pleistoceno por los ciclos glaciales, podrían tener un efecto en el rango de distribución geográfica de las especies (Hinojosa & Villagran, 1997, Brown & Lomolino, 1998). Dado este escenario biogeográfico debemos entender como ocurrió la radiación de la tribu. La distribución ancestral obtenida para ambos clados (cursorial y fosorial) implicaría tres ecorregiones: Chile Central (A), Patagonia (B) y Subantártica (D) que es muy concordante con lo encontrado con trabajos anteriores en su mayoría a nivel de Sigmodontinae (Rodríguez-Serrano et al. 2008; Leite et al. 2014; Steppan & Schenk, 2017; Maestri et al. 2019). Esto indica que dentro de estas zonas la especie ancestral de la tribu habría quedado separada en dos poblaciones relativamente grandes, las cuales permanecieron aisladas al menos hasta la independencia evolutiva de los linajes fosoriales y cursoriales. Esta separación

permitió al ancestro del linaje cursorial utilizar la superficie del suelo para moverse y así colonizar los ambientes abiertos (Carrizo et al. 2014). Mientras, que el ancestro del linaje fosorial se benefició del ambiente subterráneo en las grandes extensiones de vegetación (Nevo, 1979; Rodríguez-Serrano et al., 2008). A partir de este punto los ancestros que se distribuían en ambientes abiertos no experimentaron procesos severos de cambio morfológico, sino que perdieron sus rasgos fosoriales originales. Lo cual sería muy plausible dado a que existe un mayor grado de variación morfológica externa y craneal en las formas fosoriales en comparación con las formas cursoriales (Rodríguez-Serrano et al., 2008, Cañon et al. 2014). En donde, el ancestro cursorial asociado a los ambientes abiertos siendo el caso del género *Abrothrix* surgieron dos eventos dispersivos: (i) El primer evento condujo a la distribución actual de este género, lo cual abarcaría desde el centro de Chile hasta Tierra del Fuego correspondiente con el área ancestral (A, B y D). La cual se mantiene para la especie *A. hirta* y *A. olivacea*. Mientras, que algunas especies conservan parte de su rango geográfico, como *A. lanosa* y *A. sanborni* se encuentra asociadas a la región de la Patagonia y Subantártica. Con distribuciones geográficas no compartidas. *A. lanosa* abarca desde Magallanes, en el sur de Chile, hasta Tierra del Fuego, Argentina. Mientras que *A. sanborni* habita en las Bosques lluviosos costeros del sur de Chile, incluida la Isla Grande de Chiloé (Patton et al. 2015). Por otro lado, la especie *A. manni* se ubica solo en la ecorregión Subantártica, abarcando el centro-sur de Chile, entre las regiones de Los Lagos y Ríos, además de la parte norte de la isla de Chiloé (Patton et al. 2015). Por último, la especie *A. longipilis* se encontraría distribuida en el Centro de Chile. (ii) El segundo evento se destaca el origen de los taxones altoandinos *A. jelskii*, *A. andina* y *A. illutea*. Estas especies se separaron de las otras que habitan en tierras bajas y se desplazaron hacia hábitat montañosos, de las cuales solo dos se encuentran en simpatría por su distribución altiplánica (Puna) siendo *A. jelskii* y *A. andina*, además esta última también se encuentra en Chile Central. Mientras, que la especie *A. illutea* se encuentra con una distribución restringida a la ecorregión Fuera de los Andes correspondiente al “Bosque Montano” en Argentina (Wiens, 2004). En el caso de los ancestros que optaron por el ambiente subterráneo en zonas boscosas y

mantenimiento de sus rasgos fosoriales (Rodríguez-Serrano et al., 2008). Como los géneros *Chelemys*, *Pearsonomys*, *Geoxus* y *Notiomys*, sus principales eventos dispersivos y de diferenciación fueron dentro del área geográfica ancestral, es decir dentro de las ecorregiones Chile Central, Patagonia y Subantártica. De esta manera, las especies *C. megalonyx*, *C. macronyx*, *G. valdivianus*, *G. michaelsoni* y *P. annectens* con una distribución simpátrica asociadas al Bosque Valdiviano. Y, posteriormente este ancestro pudo haberse distribuido hacia otros lugares, como en el caso de *N. edwardsii*, *C. macronyx* y *G. valdivianus* que se encuentran presentes en simpatria en la estepa patagónica argentina (Teta et al. 2002; Martin and Archangelsky 2004). En este sentido, se puede argumentar que los cambios climáticos que acrecentaron la aridez y el reemplazo de bosques por sabanas, estepas, pastizales y desiertos, durante el Plioceno permitieron una rápida evolución y diversificación tanto de pequeños mamíferos cursoriales como fosoriales (e.g Tribu Abrotrichini, Sigmodontini, Akodontini; (Webb 1977). Estos últimos se vieron favorecidos al explotar el ambiente subterráneo de estas grandes extensiones de vegetación baja, el que ofrece un microclima más estable, disponibilidad de alimento y, una significativa reducción del riesgo de depredación en comparación a la superficie (Nevo 1979). Sin embargo, en el caso de las especies que suelen utilizar la superficie del suelo para moverse no están restringidas a vivir estrictamente en bosques o en ambientes abiertos, ya que pueden ser bastantes versátiles o generalistas para la diversidad de hábitats terrestres (Rivas-Rodríguez et al. 2010; Carrizo et al. 2014).

CONCLUSIÓN

A pesar de tener una distribución ligada principalmente al dominio andino, más que cualquier otra tribu de Sigmodontinae, el levantamiento andino no logró tener un efecto directo en la diversificación de la tribu Abrotrichini. Sin embargo, el efecto indirecto, a través de la disponibilidad de ambientes cuya presencia es causada por la elevación de los Andes, es la mejor explicación a la especial distribución de la

tribu. Sobre todo, debido a el patrón evolutivo del grupo muestra una colonización desde tierras bajas hacia tierras altas, destacando la presencia de taxones actuales altoandinos.

LITERATURA CITADA

- ABUD, C. 2010. Variación genética y estructura filogeografía de *Abrothrix olivacea* en la Patagonia Argentina y el sur chileno. *Mastozoología Neotropical*. 18(2): 319.
- BARIDO-SOTTANI, J., G. AGUIRRE-FERNÁNDEZ, M. J. HOPKINS, T. STADLER, AND R. WARNOCK. 2019. Ignoring stratigraphic age uncertainty leads to erroneous estimates of species divergence times under the fossilized birth–death process. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1902): 20190685.
- BEGON, M., J. L. HARPER, C. R. TOWNSEND, AND OTHERS. 1986. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell scientific publications. 876pp.
- BOUCKAERT, R., J. HELED, D. KÜHNERT, T. VAUGHAN, C. H. WU, D. XIE & A. J. DRUMMOND (2014). BEAST 2: A SOFTWARE PLATFORM FOR BAYESIAN EVOLUTIONARY ANALYSIS. *PLOS ONE* 10(4): 1-6.
- CAÑÓN, C., D. MIR, U. F. J. PARDIÑAS, E. P. LESSA, AND G. D'ELÍA. 2014. A multilocus perspective on the phylogenetic relationships and diversification of rodents of the tribe Abrotrichini (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zoologica Scripta* 43(5): 443-454.
- CARRIZO, L. V., M. J. TULLI, AND V. ABDALA. 2014. An ecomorphological analysis of forelimb musculotendinous system in sigmodontine rodents (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 95(4): 843-854.
- CODY, S., J. E. RICHARDSON, V. RULL, C. ELLIS, AND R. T. PENNINGTON. 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography* 33(2): 326–332.

- D'ELÍA, G., R. BARRIA, AND P. TETA. 2016. First record of the genus *Notiomys* Thomas 1890 (Rodentia, Cricetidae) for Chile. *Therya* 7(2): 315–319.
- D'ELÍA, G., A. OJEDA, F. MONDACA, AND M. GALLARDO. 2006. New data of the long-clawed mouse *Pearsonomys annectens* (Cricetidae, Sigmodontinae) and additional comments on the distinctiveness of *Pearsonomys*. *Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde* 71(1): 39–51.
- D'ELÍA, G., U. F. J. PARDIÑAS, P. TETA, J. L. PATTON, AND J. L. PATTON. 2007. Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana (Concepción)* 71(2): 187–194.
- D'ELÍA, G., P. TETA, N. S. UPHAM, U. F. J. PARDIÑAS, AND B. D. PATTERSON. 2015. Description of a new soft-haired mouse, genus *Abrothrix* (Sigmodontinae), from the temperate Valdivian rainforest. *Journal of Mammalogy* 96(4): 839–853.
- DONATO, M., P. POSADAS, D. R. MIRANDA-ESQUIVEL, E. O. JAUREGUIZAR, AND G. CLADERA. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80(2): 339–352.
- EDGAR, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32(5): 1792–1797.
- FIELD, R., HAWKINS, B.A., CORNELL, H.V., CURRIE, D.J., DINIZ-FILHO, J.A.F., GUÉGAN, J.F, KAUFMAN, D.A., KERR, J.T., MITTELBACH, G.G., OBERDORFF, T., O'BRIEN, E.M, AND TURNER, J.R.G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36(1): 132–147.
- GRAHAM, A. 2009. The Andes: A geological overview from a biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96(3):371-386.

- HALL, T. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- HINOJOSA, L. F., AND C. VILLAGRAN. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, 1: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70(2): 225–239.
- HINOJOSA, L. F., AND C. VILLAGRÁN. 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217(1-2): 1–23.
- HOORN, C. ET AL. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- HOORN, C., V. MOSBRUGGER, A. MULCH, AND A. ANTONELLI. 2013. Biodiversity from mountain building. *Nature Geoscience* 6(3): 154.
- HUSSON, L., C. P. CONRAD, AND C. FACCENNA. 2012. Plate motions, Andean orogeny, and volcanism above the South Atlantic convection cell. *Earth and Planetary Science Letters* 317–318:126–135.
- KOLEFF, P., J. SOBERÓN, H. T. ARITA, P. DÁVILA, O. FLORES-VILLELA, J. GOLUBOV AND M. MUNGUÍA. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. *Capital natural de México* 1: 323-364.
- KUMAR, S., G. STECHER, AND K. TAMURA. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874.
- LAGOMARSINO, L. P., F. L. CONDAMINE, A. ANTONELLI, A. MULCH, AND C. C. DAVIS. 2016. The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *The New phytologist* 210(4): 1430-1442.

- LARABEE, F. J., B. L. FISHER, C. A. SCHMIDT, P. MATOS-MARAVÍ, M. JANDA, AND A. V. SUAREZ. 2016. Molecular phylogenetics and diversification of trap-jaw ants in the genera *Anochetus* and *Odontomachus* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103: 143–154.
- LEITE, R. N., S. O. KOLOKOTRONIS, F. C. ALMEIDA, F. P. WERNECK, D. S. ROGERS, AND M. WEKSLER. 2014. In the wake of invasion: Tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS ONE* 9(6): e100687.
- LOSOS, J. B., AND D. L. MAHLER. 2010. Adaptive Radiation: The Interaction of Ecological Opportunity, Adaptation, and Speciation. *Evolution since Darwin: the first 150*: 381-420.
- MAESTRI, R., L. R. MONTEIRO, R. FORNEL, N. S. UPHAM, B. D. PATTERSON, AND T. R. O. DE FREITAS. 2017. The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive? *Evolution* 71(3) :610–632.
- MAESTRI, R., AND B. D. PATTERSON. 2016. Patterns of Species Richness and Turnover for the South American Rodent Fauna. *PLOS ONE* 11(3): e0151895.
- MAESTRI, R., N. S. UPHAM, AND B. D. PATTERSON. 2019. Tracing the diversification history of a Neogene rodent invasion into South America. *Ecography* 42(4): 683–695.
- MAJIC, P. M. 2012. Evolución del citocromo b dentro de la tribu Abrotrichini (Rodentia: Sigmodontinae): Fosorialidad y altitud. Universidad de la República. Montevideo. Uruguay.
- MARTIN, G. M., AND M. ARCHANGELSKY. 2004. Aportes al conocimiento de *Notiomys edwardsii* (Thomas, 1890) en el noroeste del Chubut, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 11(1): 91–94.
- MATZKE, N. J. 2013. BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) evolutionary analysis in R Scripts. R package, version 0.2.

- MITTELBACH, G. G. ET AL. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10(4): 315–331.
- MORLON, H., E. LEWITUS, F. L. CONDAMINE, M. MANCEAU, J. CLAVEL, AND J. DRURY. 2016. RPANDA: an R package for macroevolutionary analyses on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution* 7(5): 589–597.
- NEVO, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual review of ecology and systematics*. 10(1): 269-308.
- PAGEL, M., A. MEADE, AND D. BARKER. 2004. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic biology* 53(5): 673–684.
- PALMA, R. E., R. A. CANCINO, AND E. RODRÍGUEZ-SERRANO. 2010. Molecular systematics of *Abrothrix longipilis* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in Chile. *Journal of Mammalogy* 91(5): 1102–1111.
- PARADA, A., G. D'ELÍA, AND R. E. PALMA. 2015. The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. *BMC Evolutionary Biology*. 15(1):172.
- PARADA, A., U. F. J. PARDIÑAS, J. SALAZAR-BRAVO, G. D'ELÍA, AND R. E. PALMA. 2013. Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66(3): 960–968.
- PARADIS, E., J. CLAUDE, AND K. STRIMMER. 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* 20(2): 289–290.
- PATTON, G., J. PARDIÑAS, AND U. D'ELÍA. 2015. *Mammals of South America. Volume 2, Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago and London. 1336pp
- PEARSON, O. P. 1984. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, southern Argentina. *Journal of Zoology* 202(2): 225–237.

- PHILIPPE, H., BRINKMANN, H., LAVROV, D. V., LITTLEWOOD, D. T. J., MANUEL, M., WÖRHEIDE, G., & BAURAIN, D. 2011. Resolving difficult phylogenetic questions: why more sequences are not enough. *PLoS biology* 9(3): e1000602.
- PHILIPPE, H., F. DELSUC, H. BRINKMANN, AND N. LARTILLOT. 2005. Phylogenomics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 541–562.
- PLUMMER, M., N. BEST, K. COWLES, AND K. VINES. 2005. CODA: Convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News* 6 (1):7-11.
- RABOSKY, D. L., D. L. RABOSKY, M. GRUNDLER, C. ANDERSON, P. TITLE, J. J. SHI, J. W. BROWN & J. G. LARSON. 2014. BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution* 5(7): 701–707.
- REIG, O. A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética* 7(3):333-365.
- REIG, O. A. 1987. An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of Akodon (Cricetidae: Sigmodontinae).
- REVELL, L. J. 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3(2): 217–223.
- RIVAS-RODRÍGUEZ, B., G. D'ELÍA, AND O. LINARES. 2010. Diferenciación morfológica en sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) de las Guayanas Venezolanas con relación a su locomoción y hábitat. *Mastozoología Neotropical* 17(1): 97–109.
- RODRÍGUEZ-SERRANO, E., R. E. PALMA, AND C. E. HERNÁNDEZ. 2008. The evolution of ecomorphological traits within the Abrothrichini (Rodentia: Sigmodontinae): A bayesian phylogenetics approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48(2): 473–480.

- RUGGIERO, A., C. EZCURRA, AND U. NACIONAL. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía 141-154.
- RULL, V. 2011. Neotropical biodiversity: Timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 26(10): 508–513.
- SANBORN, C. C. 1947. Geographical races of the rodent *Akodon jelskii* Thomas. [Chicago].
- SCHLIEP, K. P. 2010. phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics* 27:592–593.
- SCHLUTER, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press.
- SMITH, M. F., AND J. L. PATTON. 1999. Phylogenetic Relationships and the Radiation of Sigmodontine Rodents in South America: Evidence from Cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution* 6(2): 89–128.
- STEIN, A., K. GERSTNER, AND H. KREFT. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17(7): 866–880.
- STEPPAN, S. J., R. M. ADKINS, AND J. ANDERSON. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* 53(4): 533–553.
- STEPPAN, S. J., AND J. J. SCHENK. 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLOS ONE* 12: 1–31.
- TETA, P. 2013. Relaciones filogenéticas de la tribu Abrotrichini (Rodentia, Cricetidae): análisis separados y combinados de evidencias morfológicas y moleculares. Universidad Nacional de La Plata. Buenos Aires. Argentina.

- TETA, P., A. ANDRADE, AND U. PARDIÑAS. 2002. Novedosos registros de roedores sigmodontinos (Rodentia: Muridae) en la Patagonia central argentina. *Mastozoología Neotropical* 9(1): 79–84.
- TETA, P., C. CAÑÓN, B. D. PATTERSON, AND U. F. J. PARDIÑAS. 2017. Phylogeny of the tribe Abrotrichini (Cricetidae, Sigmodontinae): Integrating morphological and molecular evidence into a new classification. *Cladistics* 33(2): 153–182.
- TETA, P., AND G. D'ELÍA. 2016. 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. *Italian Journal of Mammalogy*. *Hystrix* 27(2): 11996.
- VALLADARES, P., N. ÁLVAREZ, N. URRUTIA, C. NASSAR SAN MARTÍN, AND A. IRIARTE. 2015. Primer registro de *Abrothrix jelskii* (Thomas 1824) para Chile. *Gayana* 79(2): 223–225.
- VILLAGRAN, C., AND F. HINOJOSA. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70(2): 241–267.
- WEBB, S. D. 1977. A History of Savanna Vertebrates in the New World. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 8(1): 355–380.
- WEIR, J. T., AND M. PRICE. 2011. Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology* 20(21): 4550–4563.
- WERNECK, F. P. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30(13-14): 1630–1648.
- WHITTAKER, R. J., K. J. WILLIS, AND R. FIELD. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28(4): 453–470.

WOODBURNE, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17(4): 245–264.

XIA, X. 2013. DAMBE5: a comprehensive software package for data analysis in molecular biology and evolution. *Molecular Biology and Evolution* 30(7): 1720–1728.

YODER, J. B. ET AL. 2010. Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology* 23(28): 1581–1596.



Figura 1. Principales hipótesis taxonómicas para los géneros actualmente referidos a la tribu Abrotrichini. Fuente: Teta, 2013.

Thomas (1916, 1927)	Osgood (1943)	Ellerman (1941)	Cabrera (1961)
<i>Akodon</i>	<i>Akodon (Abrothrix)</i>	<i>Akodon (Abrothrix)</i>	<i>Akodon (Abrothrix)</i>
<i>Abrothrix</i>	<i>Akodon (Akodon)</i>	<i>Akodon (Akodon)</i>	<i>Akodon (Akodon)</i>
<i>Chroeomys</i>	<i>Chroeomys</i>	<i>Akodon (Chroeomys)</i>	<i>Akodon (Chroeomys)</i>
<i>Chelemys</i>	<i>Notiomys</i>	<i>Notiomys</i>	<i>Notiomys</i>
<i>Geoxus</i>			
<i>Notiomys</i>			

Voss y Linzey (1981)	Reig (1987)	Smith y Patton (1999)	D'Elia et al. (2007)
Akodonts	Akodontini	Andean Clade	Abrotrichini
<i>Akodon</i>	<i>Akodon (Abrothrix)</i>	<i>Abrothrix</i>	<i>Abrothrix</i>
<i>Notiomys</i>	<i>Akodon (Akodon)</i>	<i>Chelemys</i>	<i>Chelemys</i>
	<i>Chroeomys</i>	<i>Chroeomys</i>	<i>Geoxus</i>
Oxymycterines	<i>Chelemys</i>	<i>Geoxus</i>	<i>Notiomys</i>
<i>Abrothrix</i>	<i>Geoxus</i>	<i>Notiomys</i>	<i>Pearsonomys</i>
	<i>Notiomys</i>	<i>Pearsonomys</i>	



Figura 2. Regiones geográficas de las zonas andinas de Sudamérica. Además, se añadió una ecorregión extra denominada Fuera de los Andes (color morado). Fuente: Donato et al. 2003.

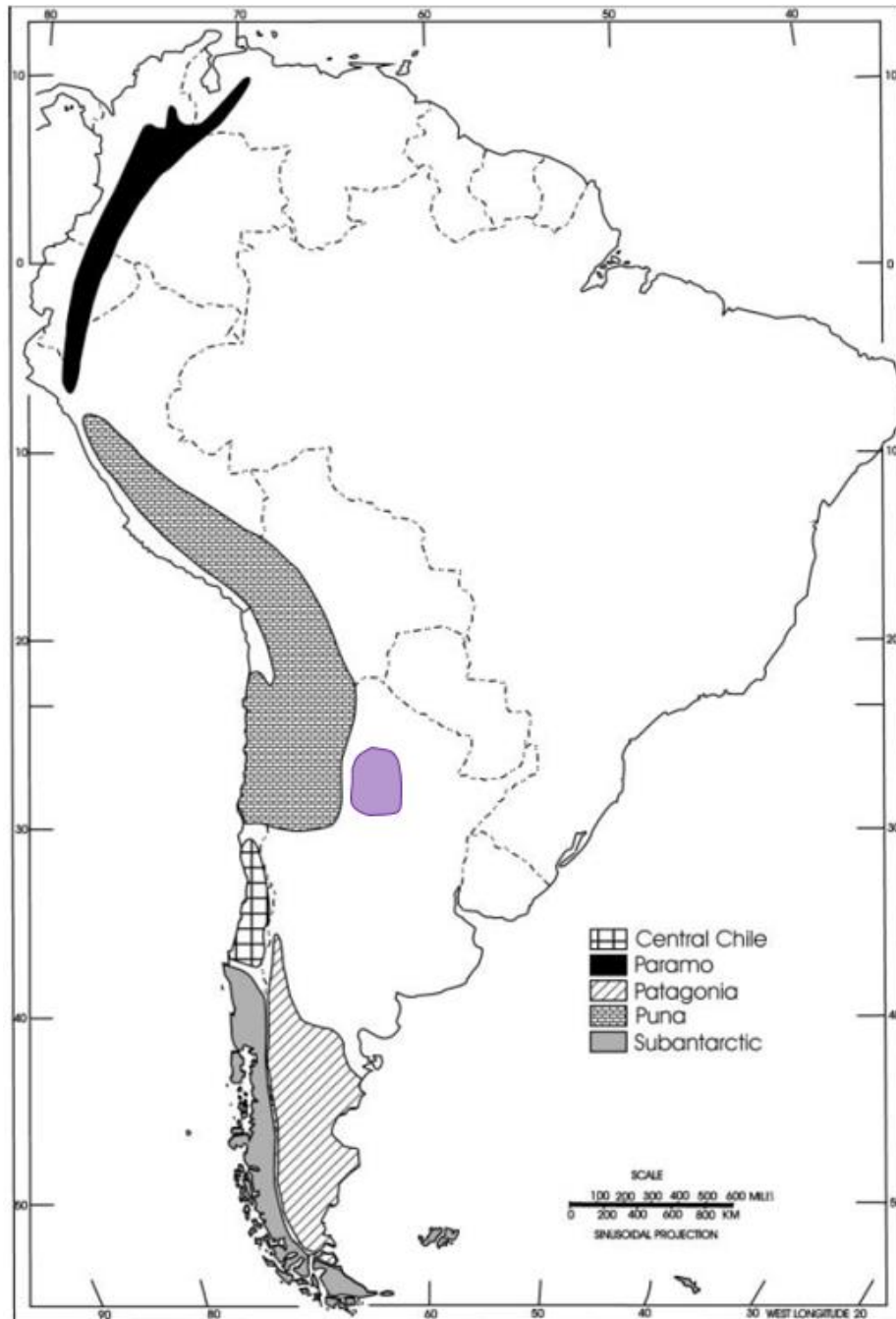


Figura 3. Reconstrucción filogenética de la tribu Abrotrichini basada en dos marcadores: Cytb - IRBP. Sin color, grupo externo; en gris, generos *Chelemys*, *Notiomys*, *Geoxus* y *Pearsonomys* representantes fosoriales de la tribu; en naranja, genero *Abrothrix* representantes cursoriales de la tribu. Los números en los nodos indican la probabilidad a posteriori (PP). A aquellos nodos que no presentan número se les infirió una PP = 100. Fuente: Elaboración propia.

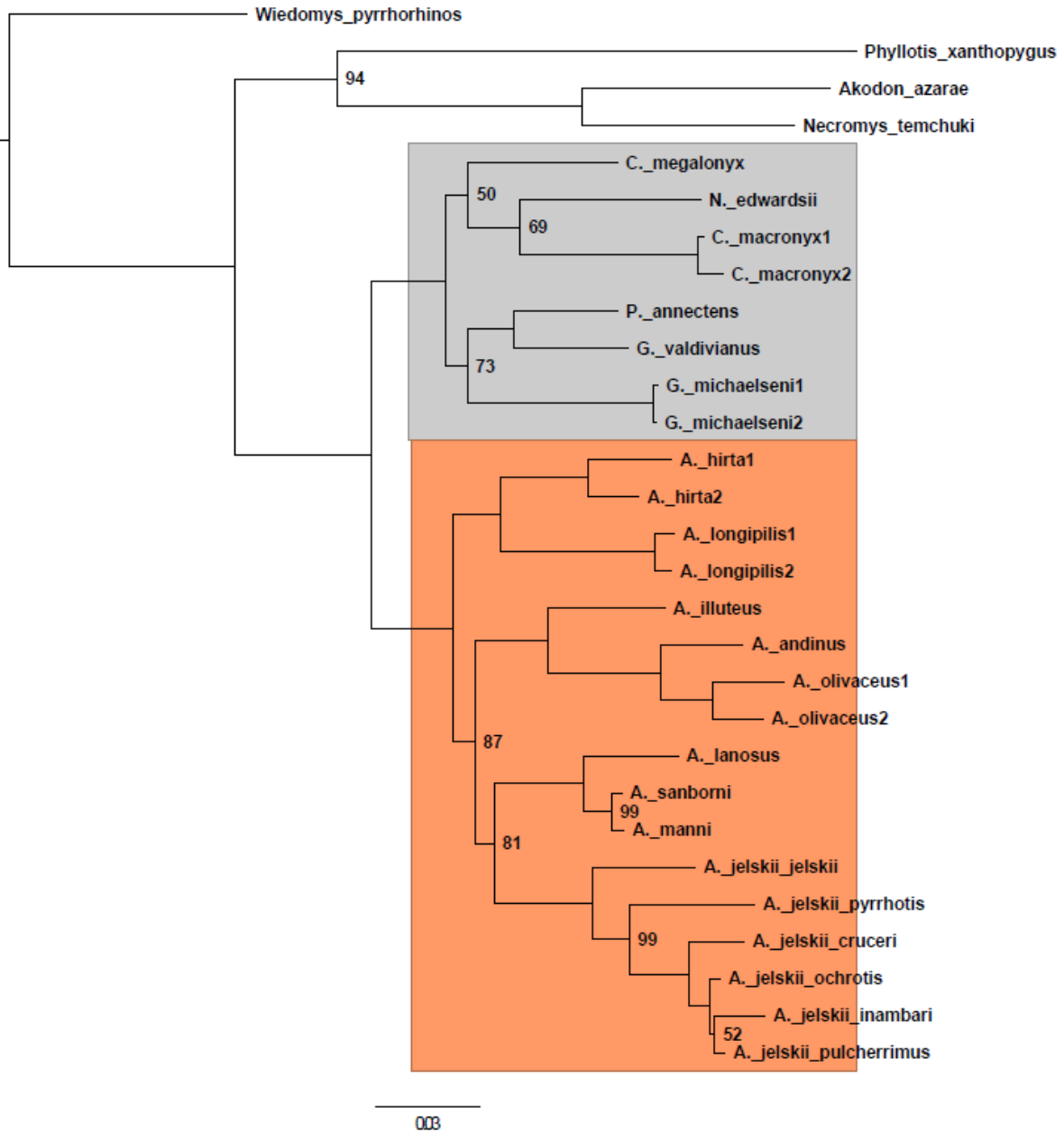


Figura 4. Reconstrucción filogenetica calibrada de la tribu Abrotrichini incluyendo fosiles (*Auliscomys formosus* y *Abrothrix jelskii*), basada en dos marcadores: Cytb – IRBP. Se muestra tiempo de divergencia promedio a la derecha de cada nodo con un 95% de HPD (densidad posterior más alta; barras azules) Fuente: Elaboración propia.

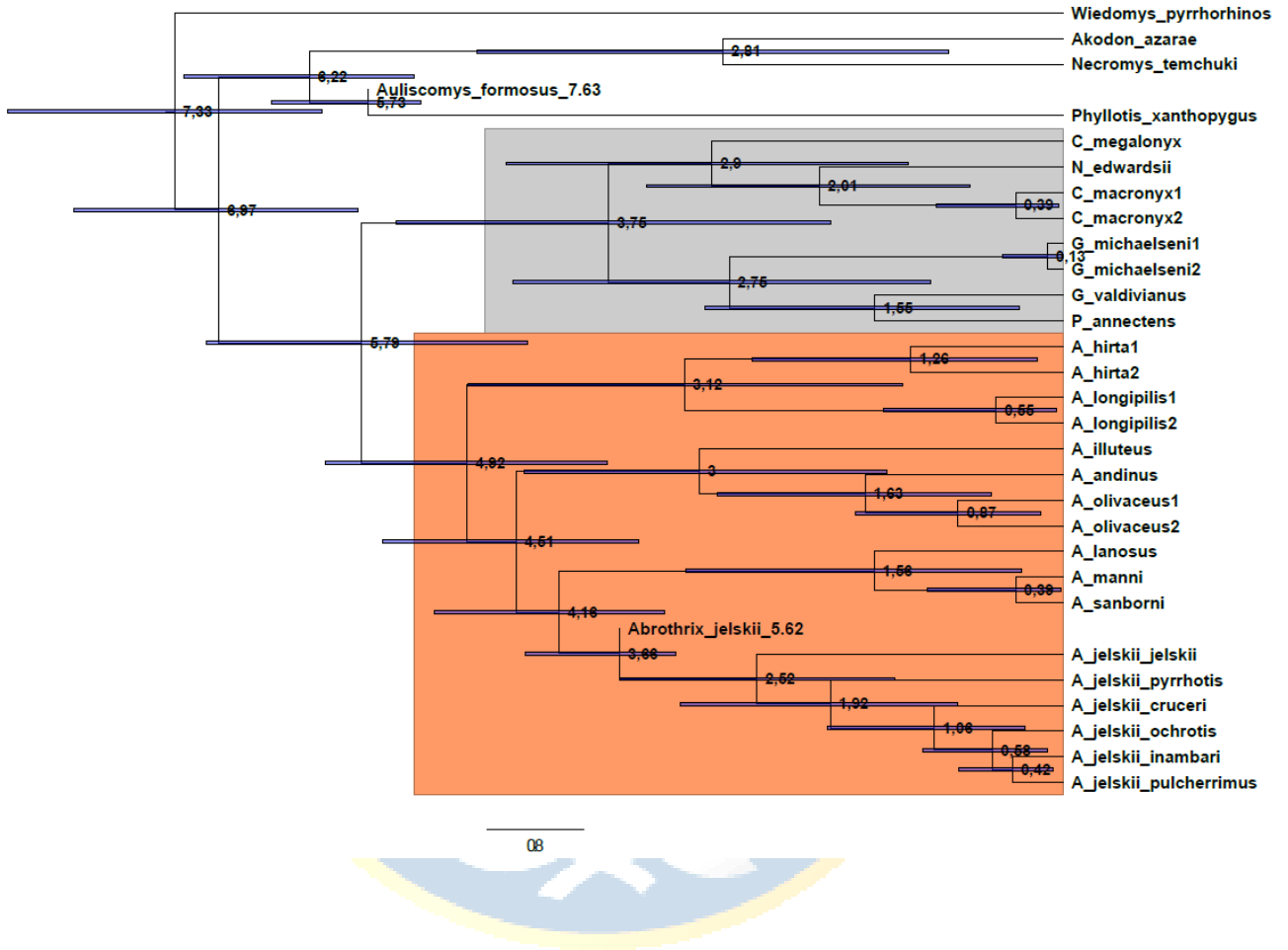
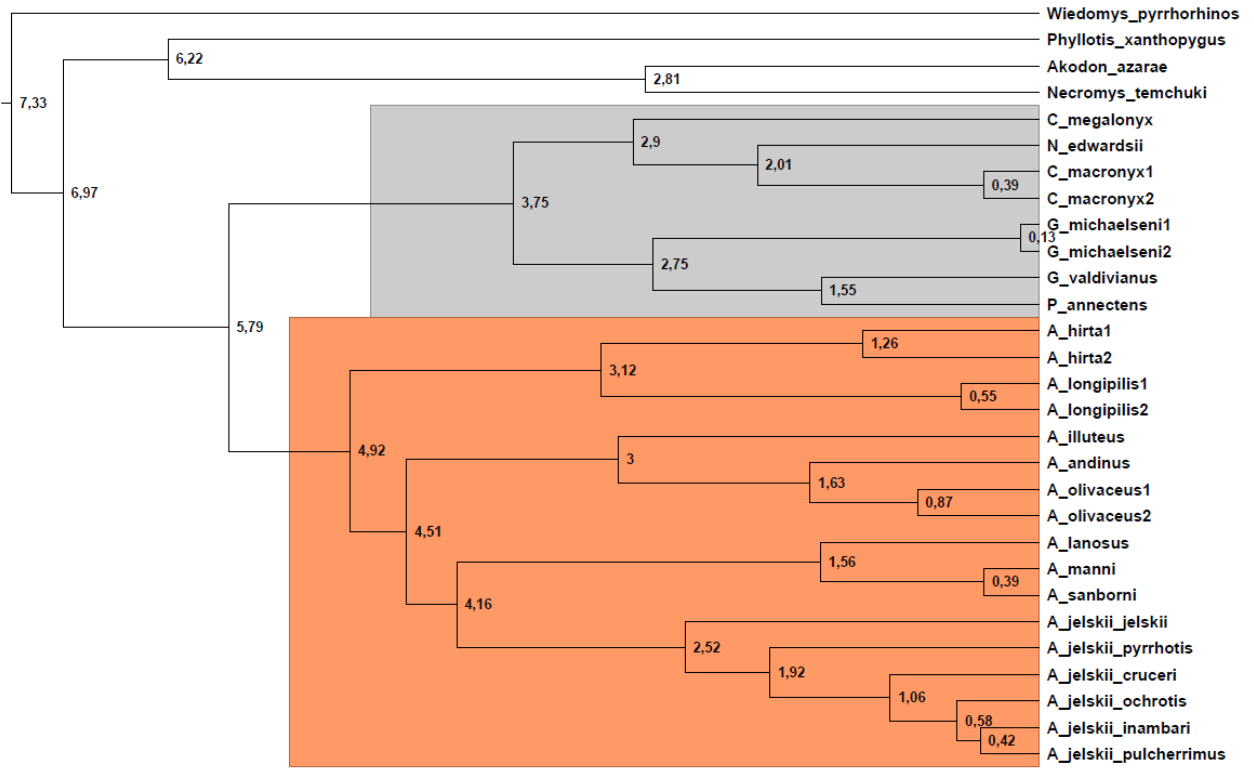


Figura 5. Reconstrucción filogenetica calibrada de la tribu Abrotrichini incluyendo fosiles basada en dos marcadores: Cytb – IRBP. Fuente: Elaboración propia.



08



Figura 6. Árbol filogenético que muestra la tasa de especiación de la subfamilia Sigmodontinae. Los colores de las ramas representan las variaciones en la tasa de especiación, de naranja (alta) a morado (baja). Fuente: Elaboración propia.

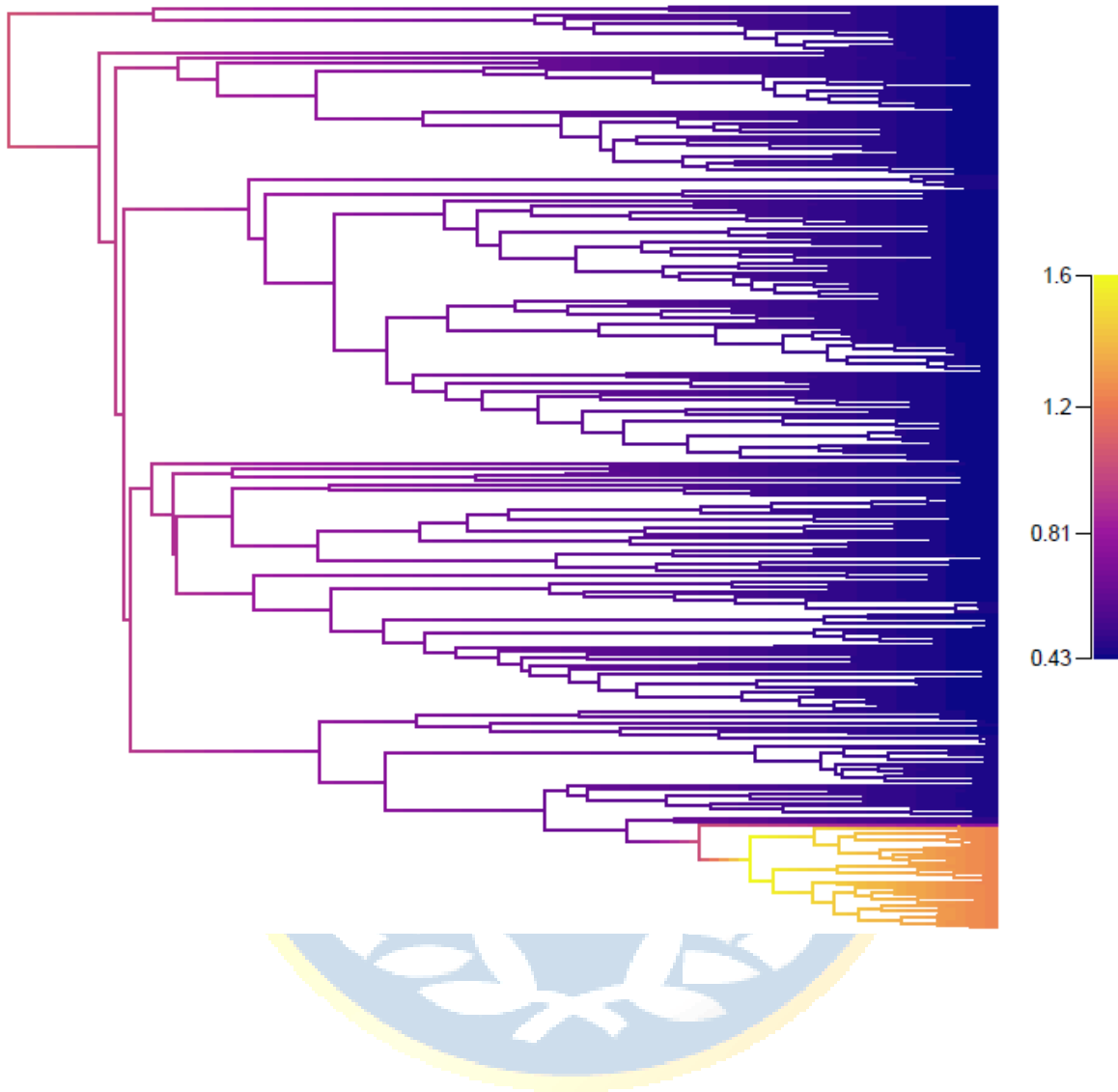


Figura 7. Representaciones graficas de las tasas de especiación a través del tiempo. Verde, tasa de especiación de todos los sigmodontinos; morado, solo clado de la tribu Akodontini y naranja, solo clado de la tribu Abrotrichini. Fuente: Elaboración propia.

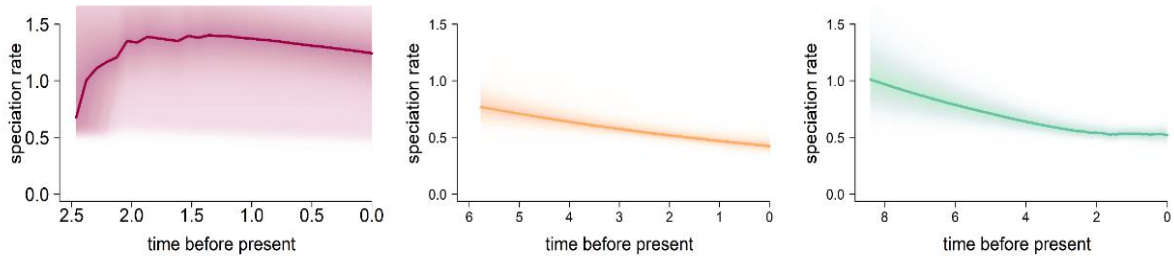


Figura 8. Configuraciones de cambio en la tasa de especiación que presentaron un 95% de credibilidad. Fuente: Elaboración propia.

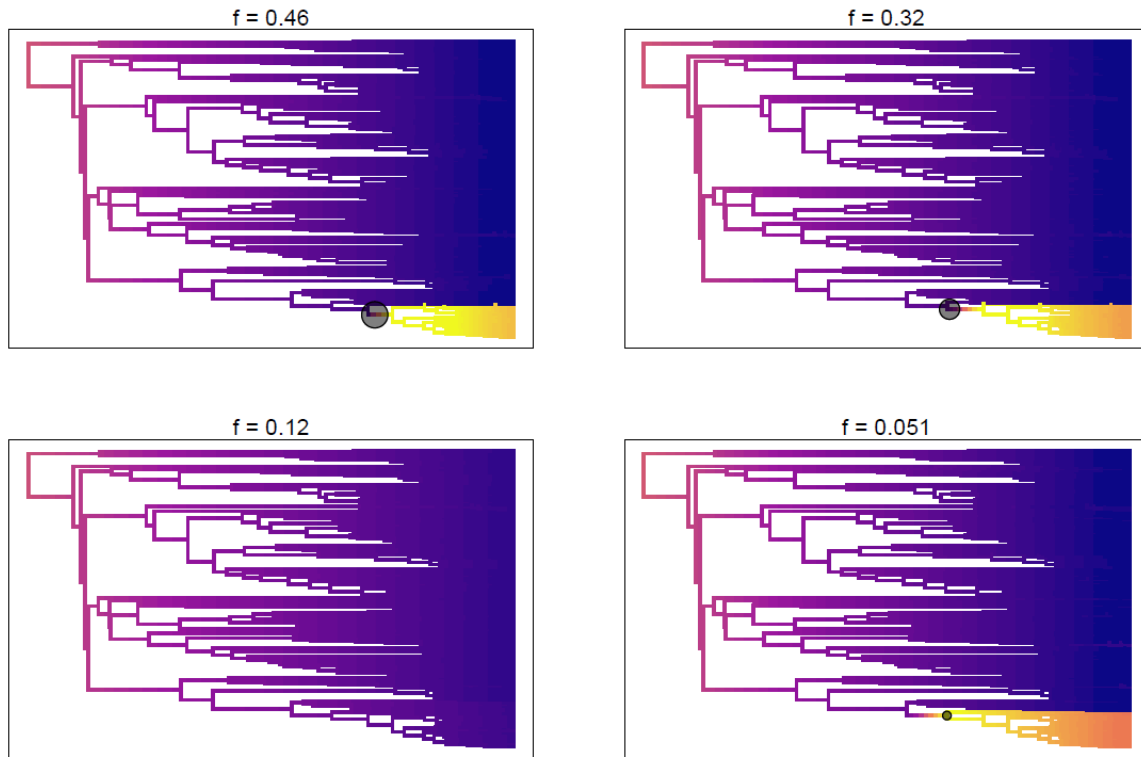


Figura 9. Distribución del área altitudinal ancestral de la tribu Abrotichini. La distribución ancestral de cada nodo de la filogenia se estimó bajo el modelo DEC disponible en el paquete BioGeoBEARS para el software R. Se muestra el escenario más probable basado en eventos biogeográficos. Se categorizo la base de altitud según Hoorn et al. (2010): A= 0 – 500 (tierras bajas), B= 500 – 1500 (premontaña), C= 1500 – 3000 (montaña) y D= 3000 – 5000 (alpino). Fuente: Elaboración propia.

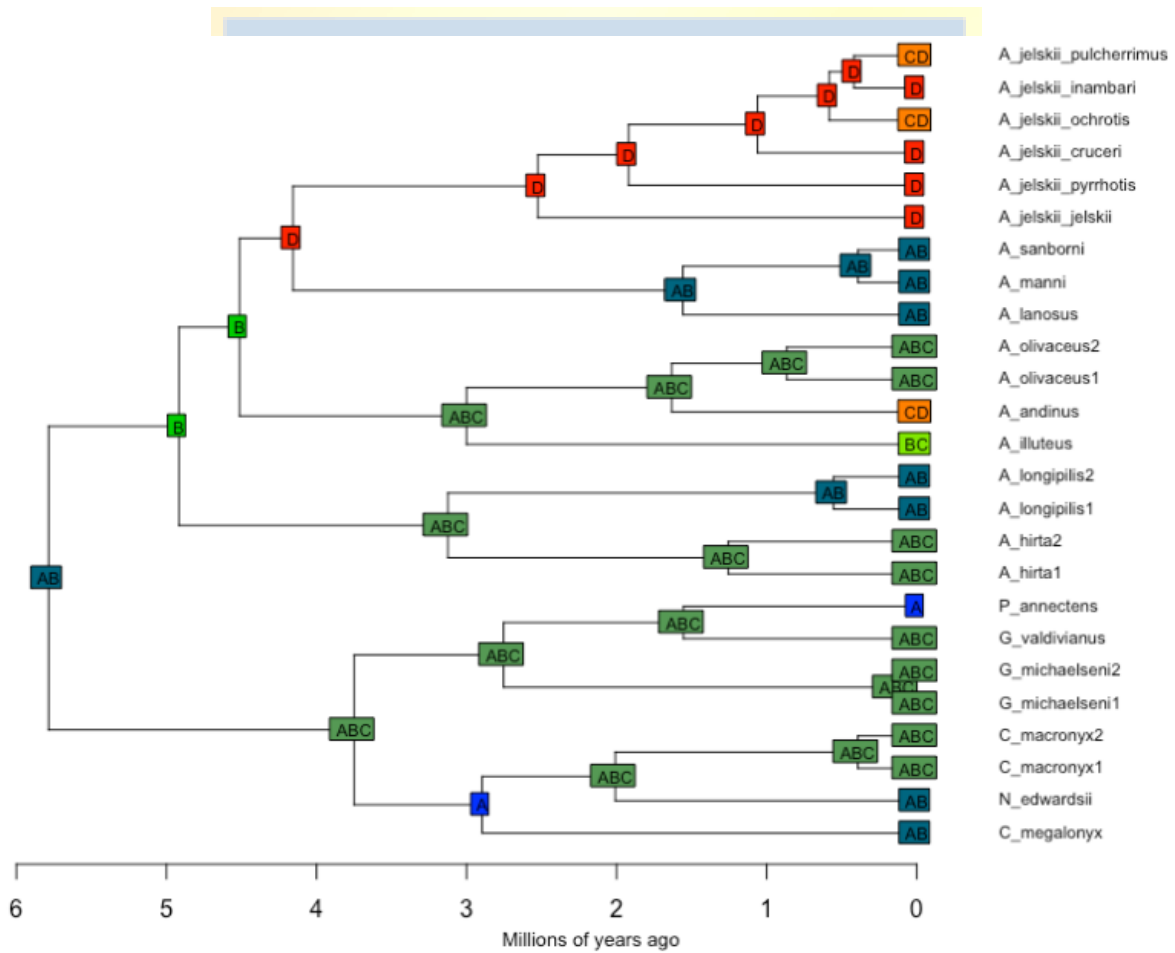


Figura 10. Distribución del área ancestral de la tribu Abrotrichini. La distribución ancestral de cada nodo de la filogenia se estimó bajo el modelo DEC disponible en el paquete BioGeoBEARS para el software R. Se muestra el escenario más probable basado en eventos biogeográficos. Se categorizó en ecorregiones según Donato et al. (2003): A: Chile central, B: Patagonia, C: Puna, D: Subantártica. Además, se añadió una ecorregión extra, E: Fuera de los Andes. Fuente: Elaboración propia.

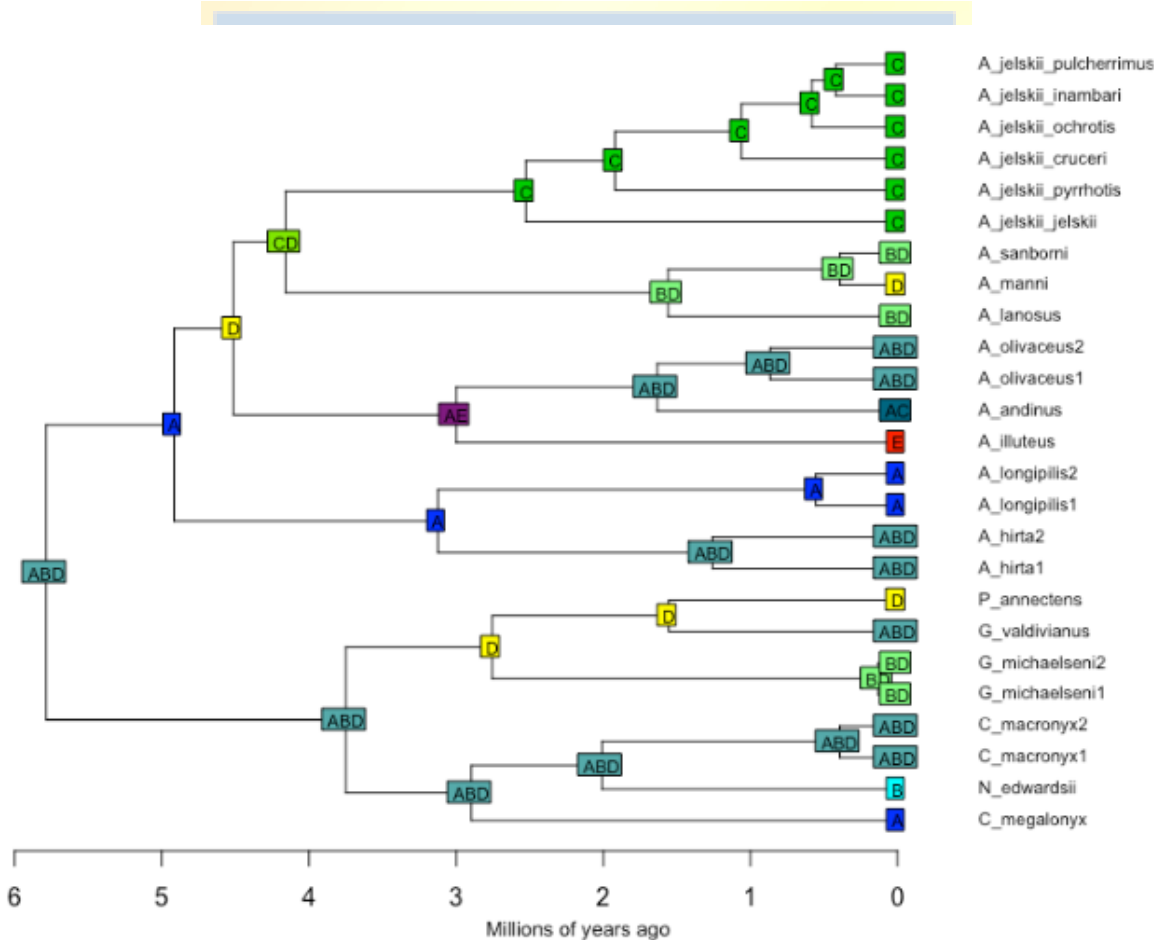


Tabla 1. Muestra los modelos seleccionados con mejor ajuste a los datos de diversificación dependiente de una variable ambiental (datos Andes). El cual fue determinado comparando los valores de Criterio de información de Akaike (AIC y Δ AIC). Fuente: Elaboración propia.

	Datos Andes	Modelo	AIC	ΔAIC
Fiorella et al. 2015	Paleoaltitud Min.	1	90.35094	0
	Paleoaltitud Max.	1	90.35094	0
Lagomarsino et al. 2016	Tasa elevación	1	92.72248	2.37154
	Paleoaltitud	1	90.35094	0



Tabla 2. Representa el mapeo estocástico biogeográfico del área de distribución de la tribu Abrotrichini. Fuente: Elaboración propia

	Dis*	Ext**	Sympatry subset	Vicariance	Sympatry
Means	23.57	0	9.41	4.22	10.36
stdevs	1.62	0	2.05	1.46	1.76
sums	23571	0	9411	4228	10361

* Eventos de dispersión

** Eventos de extinción



Tabla 3. Representa los eventos dispersivos entre las ecorregiones (A: Chile central, B: Patagonia, C: Puna, D: Subantártica y E: Fuera de los Andes) definidas para la tribu Abrotrichini. En negro se destacan los valores más altos. Fuente: Elaboración propia.

	A	B	C	D	E
A	0	3.03	0.85	2.87	0.34
B	2.30	0	0.27	3.66	0.21
C	0.45	0.26	0	0.38	0.23
D	2.53	4.99	0.44	0	0.26
E	0.14	0.08	0.10	0.10	0

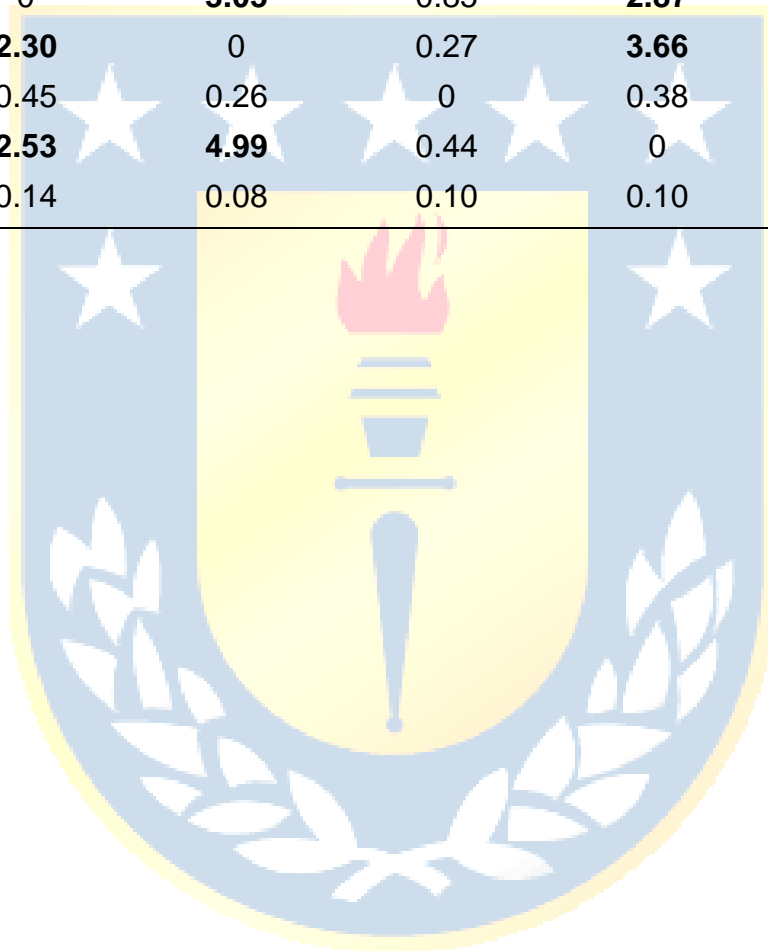


Tabla 4. Representa el mapeo estocástico biogeográfico del área altitudinal de la tribu Abrotrichini. Fuente: Elaboración propia.

	Dis*	Ext**	Sympatry subset	Vicariance	Sympatry
Means	37.26	0	10.55	4.22	9.21
stdevs	2.59	0	2.36	1.70	2.32
sums	37263	0	10557	4224	9219

* Eventos de dispersión

** Eventos de extinción



Tabla 5. Representa los eventos dispersivos entre las áreas clasificadas altitudinalmente (A: 0 – 500 [tierras bajas], B: 500 – 1500 [premontaña], C: 1500 – 3000 [montaña] y D: 3000 – 5000 [alpino]) definidas para de la tribu Abrotrichini. En negro se destacan los valores más altos. Fuente: Elaboración propia

	A	B	C	D
A	0	7.38	4.19	0.80
B	6.84	0	4.24	0.98
C	3.52	3.78	0	1.08
D	0.81	0.85	2.75	0



Tabla 6. Códigos de acceso a las secuencias descargadas de GenBank.

	Cytb	IRBP
Tribu Abrotrichini		
<i>Pearsonomys annectens</i>	AF108672	AY851749
<i>Notiomys edwardsii</i>	U03537	KJ614589
<i>Geoxus valdivianus</i>	U03531	KJ614588
<i>Geoxus michaelsoni 1</i>	UCK2125	
<i>Geoxux michaelsoni 2</i>	UCK2126	
<i>Chelemys megalonyx</i>	DQ309559	EU091259
<i>Chelemys macronyx1</i>	JF706709	KJ614584
<i>Chelemys macronyx2</i>	U03533	AY277441
<i>Abrothrix andina</i>	AF108671	AY277418
<i>Abrothrix illutea</i>	KJ614622	KJ614572
<i>Abrothrix lanosa</i>	KP666017	EU683431
<i>Abrothrix sanborni</i>	KJ614629	KJ614582
<i>Abrothrix olivacea1</i>	KJ614631	KJ614578
<i>Abrothrix olivacea2</i>	KJ614634	KJ614581
<i>Abrothrix hirta1</i>	KJ614626	KJ614576
<i>Abrothrix hirta2</i>	KJ614628	KJ614575
<i>Abrothrix longipilis1</i>	GU564005	
<i>Abrothrix longipilis2</i>	GU564012	
<i>Abrothrix manni</i>	KP666003	
<i>Abrothrix jelskii jelskii</i>	No publicado	No publicado
<i>Abrothrix jelskii ochrotis</i>	No publicado	
<i>Abrothrix jelskii inambari</i>	No publicado	
<i>Abrothrix jelskii pulcherrimus</i>	No publicado	No publicado
<i>Abrothrix jelskii cruceri</i>	No publicado	
<i>Abrothrix jelskii pyrrhotis</i>	No publicado	No publicado
Outgroup		
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	AY341052	AY277471
<i>Akodon azarae</i>	AY702964	AY277422
<i>Necomys temchuki</i>	AY273914	AY277460
<i>Weidomys pyrrhorhinos</i>	AY275134	AY277485