



Universidad de Concepción

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Biología

**EI ROL DE LA ESTABILIDAD CLIMÁTICA Y LA COMPETENCIA EN EL
ORIGEN Y MANTENCIÓN DE LOS PATRONES DE RIQUEZA DE LOS
ROEDORES CAVIOMORFOS**

POR PAULA FERNANDA ROA MARTÍNEZ

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar el título profesional de bióloga.

Profesor Guía Dr. Cristián Esteban Hernández Ulloa

Profesor cotutor Dr. Reinaldo Javier Rivera Jara

abril, 2022

Concepción, Chile.

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier
medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.

i. AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a mi familia y amigos/as quienes estuvieron presente virtual o físicamente estos últimos años. En especial a Iris, mi madre, por inculcarme el interés en las ciencias e inspirarme a estudiar esta carrera en su misma facultad.

Especial agradecimiento a mi profesor guía el Dr. Cristián E. Hernández, por acogerme como alumna tesista en tiempos de pandemia y confiar en mi potencial. Extender mis agradecimientos a todo el equipo del Laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática quienes me han acompañado desde la licenciatura. En particular al Dr. Reinaldo Rivera principal responsable en la formulación de la metodología y quién me acompañó e instruyó durante todo el desarrollo de esta tesis. Valorar, además, todos los esfuerzos extra debido al contexto online de la pandemia y, por tanto, agradecer todas las horas extra de reunión, talleres online; los mensajes y las llamadas telefónicas de todos y todas.

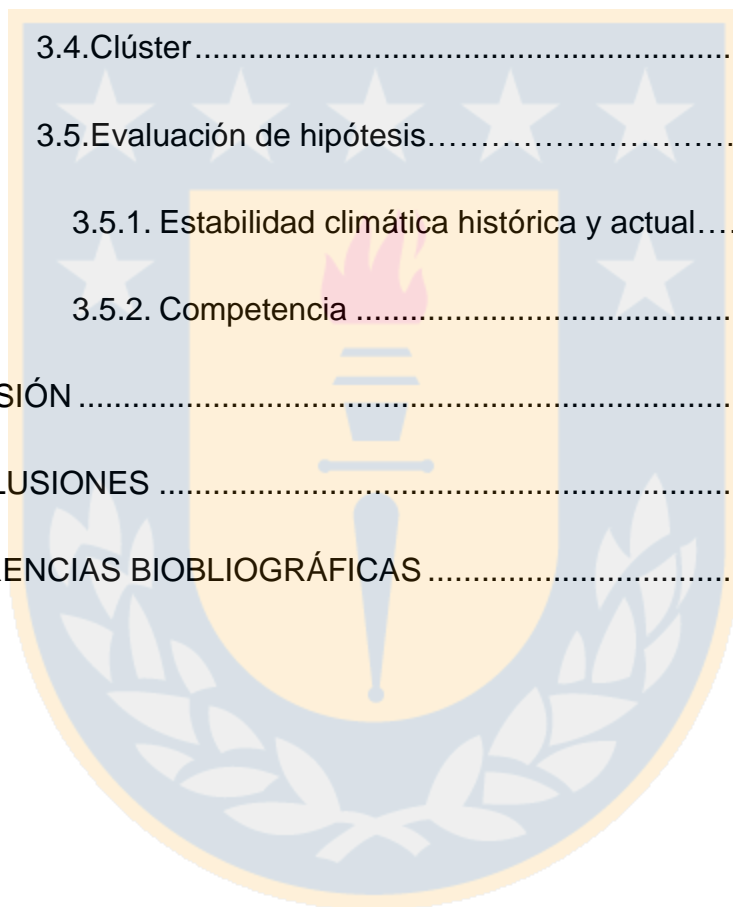
Agradecer también, al laboratorio de Mastozoología de la Facultad, por facilitar la base de datos de ocurrencia de las especies de caviomorfos y al Dr. Víctor Hernández, por todas sus gestiones y paciencia.

Por último, agradecer al proyecto FONDECYT- Regular N° 1201506, proyecto en el cual realicé mi tesis de licenciatura y mi seminario de título

ii. ÍNDICE DE CONTENIDOS

i. AGRADECIMIENTOS	2
ii. ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	3
i. ÍNDICE DE TABLAS	5
ii. ÍNDICE DE FIGURAS.....	5
i. RESUMEN	7
i. ABSTRACT	8
1. INTRODUCCIÓN	9
2. METODOLOGÍA	14
2.1. Registros de ocurrencia.....	14
2.2. Base de datos climática.....	14
2.2.1. Estabilidad climática histórica.....	14
2.2.2. Variables climáticas actuales.....	15
2.2.3. Variables climáticas históricas.....	15
2.3. Matrices.....	16
2.4. Riqueza.....	16
2.5. Clúster.....	16
2.6. Evaluación de hipótesis.....	17
2.6.1. Estabilidad climática histórica y actual.....	17

2.6.2. Competencia	18
3. RESULTADOS.....	19
3.1. Registros de ocurrencia.....	19
3.2. Base de datos climática.....	19
3.3. Riqueza de especies y gradiente latitudinal.....	20
3.4. Clúster	22
3.5. Evaluación de hipótesis.....	24
3.5.1. Estabilidad climática histórica y actual.....	24
3.5.2. Competencia	28
4. DISCUSIÓN	35
5. CONCLUSIONES	39
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41



i. ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores de r^2 de modelos de regresión lineal y polinomial de orden 2 y 3.....	22
Tabla 2. Resumen de los valores de r^2 , AIC y Δ AIC de los modelos con variables climáticas actuales. El Δ AIC se calcula por la diferencia entre el valor de AIC del modelo siguiente con menor AIC y el modelo con menor valor de AIC.....	25
Tabla 3. Resumen de los valores de r^2 , AIC y Δ AIC de los dos mejores modelos que incluyen variables climáticas actuales e históricas. El Δ AIC se calcula por la diferencia entre el valor de AIC del modelo siguiente con menor AIC y el modelo con menor valor de AIC.	27
Tabla 4. Resumen del número de especies y registros por biorregión.	31
Tabla 5. Número de interacciones positivas, negativas y aleatorias de cada biorregión. La biorregión 1 fue omitida del análisis porque se necesitan al menos 2 pares de especies para realizar el análisis de co-ocurrencia y en este caso la biorregión contaba la con solo dos especies.	33

ii. ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de riqueza de especies de Caviomorfos en el Neotrópico.....	21
Figura 2. Riqueza latitudinal de caviomorfos en su distribución Neotropical. Se observan dos valores máximos de riqueza, uno cercado a las 20° latitud sur y otro entre los 0° y 10° latitud norte.....	22
Figura 3. Mapa de clúster de riqueza específica de Caviomorfos en el Neotrópico, b) regiones Neotropicales agrupados por los biomas más importantes (Antonelli et al., 2018).	24
Figura 4. a) Mapa de riqueza de caviomorfos predicha por el modelo que incluye la temperatura media del trimestre más húmedo del año, precipitación del trimestre más cálido del año, estabilidad climática de la precipitación y el índice de estabilidad climática histórica. b) Mapa de la riqueza observada de caviomorfos.....	28

Figura 5. Biorregiones calculadas para 200 especies de Caviomorfos distribuidas en el Neotrópico..... 29

Figura 6. Muestra de matrices de co-ocurrencia con alto número de especies.....33

Figura 7. Muestra de matrices de co-ocurrencia con bajo número de especies.....34



i. RESUMEN

Los procesos que determinan la particular distribución de la biodiversidad que observamos en el planeta no se encuentran aún resueltos. En este estudio, compilamos los registros geográficos de los roedores caviomorfos, uno de los grupos más diversos de roedores del Neotrópico. Evaluamos espacialmente los patrones de riqueza (Hot spot, Cold spot y LGD) y testeamos las predicciones de la hipótesis de estabilidad climática histórica y evaluamos los supuestos de la Teoría Neutral y Teoría de Nicho. Propusimos una asociación positiva de la riqueza de especies con escenarios de alta estabilidad climática con predominio de interacciones aleatorias. Se utilizaron modelos espaciales y análisis autorregresivos múltiples para predecir y evaluar los modelos (i.e. SAR) los cuales se seleccionaron utilizando el criterio de información de Akaike. Los análisis sugieren que las variables climáticas del presente y las variables de estabilidad climática histórica tienen un efecto conjunto sobre la diversidad observada, sin embargo, su valor explicativo es bajo. Por otro lado, predominaron las interacciones aleatorias en todas las regiones independiente del número de especies. El conjunto de resultados del presente estudio permite rechazar la hipótesis planteada y sustentan que la competencia o las interacciones negativas no juegan un rol importante para explicar el patrón macroecológico de diversidad observado, pero que el origen de las regiones altamente diversas (i.e. Hot spots) se asocia a escenarios históricos de baja estabilidad climática que promoverían la especiación.

i. ABSTRACT

What drives the distribution of biodiversity that we observe on the planet are not yet resolved. In this study, we compile the geographic records of caviomorph rodents, one of the most diverse groups of rodents in the Neotropics. We spatially evaluate richness patterns (Hot spot, Cold spot and LGD) and test the predictions of the historical climate stability hypothesis. The correlation with the richness was determined through multiple regression models (e.g., SAR) and selected through the Akaike information criterion. In addition, we evaluated the nature of the interactions between species within the clade, to contrast it with predictions of the Neutral Theory and the Niche Theory. We proposed a positive and significant association between climatic stability and species richness, plus the predominance of neutral interactions in regions of high species diversity. Regarding the climatic stability hypothesis, the analyzes suggest that the climatic variables of the present and the variables of historical climatic stability have a joint effect on the observed diversity, however, their explanatory value is low. On the other hand, random interactions predominate in all regions regardless the number of species within a region. The set of results of the present study allows us to reject the proposed hypothesis and support that competition or negative interactions do not play an important role in explaining the observed macroecological pattern of diversity, but that the origin of highly diverse regions (e.g., Hot spots) is associated with historical scenarios of low climatic stability that would promote speciation.

1. INTRODUCCIÓN

Los procesos que determinan la particular distribución de la biodiversidad que observamos en el planeta no se encuentran aún resueltos. Un importante antecedente de aquello, lo entrega la revista Science, la cual en su especial número 125 cataloga la pregunta “¿qué origina y mantiene la biodiversidad?” entre las 25 preguntas más importantes sin resolver por la ciencia (Kennedy y Norman, 2005). Ese es el caso del gradiente latitudinal de diversidad (LGD por su sigla en inglés) -distintivo patrón en donde la mayor riqueza de especies se concentra en los trópicos y disminuye en un gradiente hacia los polos- y el de reconocidas regiones del planeta con alta diversidad de especies (Myers, 2003). En cuanto a las causas del gradiente latitudinal de diversidad se han propuesto múltiples hipótesis y a pesar de ser unos de los patrones de biodiversidad más estudiados permanece sin una explicación definitiva (Stokes, 2018). Del mismo modo, los procesos que explican los patrones diversidad y la extraordinaria riqueza presente en los trópicos de la región Neotropical siguen elusivos a nuestro entendimiento (Antonelli y Sanmartín, 2011). Actualmente, dada la preocupación de que gran parte de la biodiversidad del planeta se encuentra en riesgo de desaparecer (Hubbell et al., 2008), incluida la distintiva biodiversidad de la región Neotropical, se vuelve más urgente que nunca contribuir con conocimiento para dilucidar estas interrogantes.

Una premisa lógica de los patrones de riqueza de especies, tal como el del gradiente latitudinal de diversidad, es que hay más especies en ciertos lugares

del planeta que en otros (Stokes, 2018), y debido a que los únicos mecanismos que pueden actuar directamente sobre el número de especies en un área particular, son la especiación, la extinción y la dispersión de las especies (Wiens y Donoghue, 2004), estos mecanismos deben ser considerados cuando se propone dar una explicación a estos u otros patrones de distribución de especies (i.e. Hot spots y Cold spots). De acuerdo con Stokes (2018) sólo dos hipótesis a la fecha incluyen estos mecanismos y a la vez cumplen con ser hipótesis robustas, sin lógica circular y respaldadas por evidencia empírica. Una de ellas, es la hipótesis de estabilidad climática (Fine, 2015; Sandel et al., 2011) la cual propone que la estabilidad climática anual promueve la especialización de las especies a su hábitat porque menos energía se invierte en tolerancia, mientras que la estabilidad climática de largo plazo (i.e. ciclos de Milankovich) reduce las tasas de extinción y preserva a las nuevas especies. Por otro lado, los postulados clásicos de la teoría de nicho proponen que la riqueza se origina debido a la heterogeneidad ambiental y es mantenida por factores ambientales (Tilman, 1982); donde la estructura del ensamble de especies se origina por diferenciación de nicho, es decir, por la diferenciación del uso de los recursos disponibles (Chesson, 2000). Sin embargo, de acuerdo con predicciones de modelos espacialmente explícitos realizados por Saravia & Momo (2017) la competencia actúa negativamente sobre los índices de diversidad, en donde, incluso escenarios con bajos niveles de competencia son suficientes para ocasionar un colapso en la expresión de diversidad del índice de Shannon, es decir, una disminución de la diversidad. Regiones, como el Amazonas,

contienen un gran número de especies cercanamente relacionadas (Mares, 1992); y debido a que especies cercanamente relacionadas tienden a ocupar nichos ecológicos similares (Warren, Glor & Turelli, 2008), su coexistencia se vuelve menos probable, ya que estas tienden a competir entre sí por los recursos disponibles para su sobrevivencia y reproducción (Darwin, 1859). Una explicación alternativa a la Teoría de Nicho la ofrece la Teoría Neutral, la cual propone que las especies tróficamente similares son funcionalmente equivalentes, es decir, que las interacciones entre las especies no tienen efecto entre sí y, por ende, los únicos procesos que explican la composición de los ensamblajes actúan de forma estocástica, es decir, la especiación, la extinción y la dispersión al azar de las especies (Hubbell, 2001).

Entre los clados más diversos de vertebrados se encuentran los roedores, los cuales representan aproximadamente el 60% de las especies de mamíferos en el Neotrópico (Patterson, 2000) y son el orden más diverso de mamíferos en el mundo (Wilson & Reeder, 2005). La mayoría de los roedores del Neotrópico corresponden a los “caviomorfos” o a los “sigmodontinos” (Maestri & Patterson, 2016). Los ancestros de los caviomorfos llegaron a Sudamérica vía dispersión transoceánica desde África durante el Eoceno (Rowe et al, 2010) en donde diversificaron en los histicognatos del Nuevo Mundo (Álvarez, Arévalo & Verzi, 2017), clado que abarca cuatro superfamilias a su vez reunidas en los caviomorfos (Wood, 1965). Los caviomorfos poseen cerca de 250 especies distribuidas en 52 géneros y 10 familias. A pesar de que ha existido cierto debate sobre el origen monofilético de este clado, los análisis moleculares disponibles

apoyan su carácter monofilético (Patton, Pardiñas, & D'Elía, 2015). Este grupo se convierte en un modelo ideal para estudiar los efectos de escenarios climáticos históricos e interacciones entre especies, ya que todos sus miembros comparten una historia común con el territorio en el que se encuentran, presentan alta diversidad de especies y amplia distribución desde Centro América y todo Sudamérica, habitando diversos ambientes incluyendo dunas, estepas húmedas y áridas, bosques tropicales lluviosos y secos, y la puna altoandina de la Cordillera de los Andes (Patton et al., 2015).

Estudios previos han evaluado patrones de riqueza de los caviomorfos, usando como predictores variables climáticas actuales y variables topográficas de heterogeneidad de hábitat (e.g. elevación) (Maestri & Patterson, 2016) y la presencia del gradiente de latitudinal de diversidad (Figuroa de León & Chediack, 2018). Sin embargo, hasta donde tenemos entendido, no se ha evaluado el efecto de variables climáticas históricas (20 mil o más años antes del presente) y la correlación entre los patrones de diversidad e interacciones bióticas, tales como la competencia.

Proponemos que el origen de las regiones altamente diversas (i.e. trópicos) se asocia a escenarios históricos de estabilidad climática, las cuales se mantienen gracias a escenarios de estabilidad climática reciente, en donde la competencia no juega un rol importante el patrón de diversidad observado. Mientras que el origen de regiones con menos diversidad de especies (i.e. zonas templadas), se asocia a escenarios históricos de inestabilidad climática, las cuales se mantienen debido a escenarios de inestabilidad climática reciente, y en donde la

competencia juega un rol importante en la configuración de los patrones observados. Nuestro objetivo general fue determinar los factores ambientales y bióticos que conducen la distribución espacial de las especies de roedores caviomorfos en el Neotrópico. Nuestros objetivos específicos fueron **1)** generar una base de datos de riqueza de especies de caviomorfos adecuada para la evaluar nuestra hipótesis **2)** evaluar los patrones macroecológicos espaciales de riqueza de especies para identificar zonas de alta riqueza específica (Hot spots), baja riqueza específica (Cold spots) y la existencia del patrón latitudinal de diversidad (LDG por sus siglas en inglés) y **3)** determinar la asociación e importancia explicativa de las variables climáticas históricas y actuales detrás del patrón observado de riqueza de roedores caviomorfos.

Para llevar a cabo nuestros objetivos evaluamos los patrones macroecológicos de la distribución de la riqueza (Hot spot, Cold spot y LGD) utilizando análisis espaciales probabilísticos y testeamos las predicciones de la hipótesis de estabilidad climática histórica usando datos climáticos históricos de la estabilidad de la precipitación y temperatura y variables bioclimáticas del presente. Además, evaluamos la naturaleza de las interacciones entre especies dentro del clado para contrastarlo con predicciones de la Teoría Neutral y la Teoría de Nicho

2. METODOLOGÍA

2.1. Registros de ocurrencia

Los registros de ocurrencia fueron construidos usando como referencia el listado de especies del libro de mamíferos roedores de Sudamérica de Patton et al. (2015). Los registros georreferenciados fueron obtenidos a partir de una base de datos facilitada por el Laboratorio de Mastozoología de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, de la Universidad de Concepción y complementados con registros descargados de las páginas web www.GBIF.org y www.vertnet.org.

2.2. Base de datos climática

2.2.1. Estabilidad climática histórica

Los datos climáticos de precipitación y temperatura media anual se descargaron del software Paleoview (Fordham et al., 2017) para el periodo entre 20.890 y 1.890 de años antes del presente, con un intervalo de 1000 y 10 años, respectivamente, utilizando como extensión geográfica el Neotrópico. Los datos se obtuvieron en formato ráster ESRI ASCII. En el software R, utilizando la función `deviationThroughTime` del paquete `climateStability` (Owens y Guralnick, 2019) se calculó la estabilidad climática histórica utilizando como ventana de tiempo 1000 años, la cual calcula la desviación de los datos en cada ventana de tiempo. Se calculó para ambas variables por separado (precipitación y temperatura) y también en conjunto para generar un solo índice de estabilidad climática. Finalmente se transformaron los datos obtenidos a formato ráster.

2.2.2. Variables climáticas actuales

Se descargaron todas las variables bioclimáticas disponibles en la página web www.WorldClimate.org a una resolución 2.5 min. Las cuales corresponden a variables climáticas calculadas con datos climáticos del año 1970 al año 2000.

Para determinar el conjunto de variables bioclimáticas no correlacionadas, se calculó el índice VIF (factor de inflación de la varianza) en el software R, utilizando como umbral un valor de 3, en donde las variables con un índice VIF mayor a 3 se encuentran correlacionadas (Akinwande et al., 2015).

2.2.3. Variables climáticas históricas

Los datos climáticos de precipitación y temperatura media anual se descargaron del software Paleoview para el periodo entre 20.890 y 1.890 de años antes del presente, con un intervalo de 1000 y 10 años, respectivamente, utilizando como extensión geográfica el Neotrópico. Los datos se obtuvieron en formato ráster ESRI ASCII. En el software R, utilizando la función `deviationThroughTime` del paquete `climateStability`, se calculó la estabilidad climática histórica utilizando como ventana de tiempo 1000 años, la cual calcula la desviación de los datos en cada ventana de tiempo. Se calculó para ambas variables por separado (precipitación y temperatura) y también en conjunto para generar un solo índice de estabilidad climática. Finalmente se transformaron los datos obtenidos a formato ráster.

2.3. Matrices

Se calcularon matrices de presencia y ausencia de las especies, a una resolución de 1 grado (110 km x 110 km) la resolución más adecuada para evaluar patrones macroecológicos (Hurlbert y Jetz, 2007) a través del paquete “letsR” (Vilela & Villalobos, 2020) en el software R. Usando como extensión el Neotrópico se calculó la matriz para el registro completo de especies. Además, se generaron matrices utilizando como extensión cada una de las biorregiones y el registro completo de especies. Los datos fueron exportados en formato de texto y de polígono.

2.4. Riqueza

La riqueza de especies (cuantas especies distintas se encuentran presentes en área determinada) se obtuvo a partir del polígono generado por la matriz de presencia y ausencia que tiene como extensión del Neotrópico. En el software Qgis se ingresó el polígono y fue editado el mapa que indica la distribución de la riqueza de especies.

2.5. Clúster

Se calcularon las zonas de alta riqueza específica y baja riqueza específica en el software ArcGis usando la herramienta de estadística espacial-asignación de clúster- análisis de punto caliente (G_i^* de Getis-Ord). En donde cada entidad se analiza en contexto de las entidades vecinas, utilizando como método de distancia, la distancia euclidiana, es decir la distancia en línea recta entre dos

puntos. Las entidades que se encuentran dentro de la distancia crítica reciben un peso de 1 e influyen en los cálculos de la entidad de destino; las entidades vecinas fuera de la distancia crítica reciben un peso de cero y no tienen influencia sobre los cálculos de una entidad de destino.

2.6. Evaluación de hipótesis

2.6.1. Estabilidad climática histórica y actual

Se construyó una matriz de datos, utilizando como variable respuesta la riqueza de especies y variables predictoras, todas las variables climáticas. Para obtener los valores de variables climáticas de cada celda de la matriz de riqueza de especies, se calculó el valor medio de estos datos en el software QGIS, tanto para las variables bioclimáticas no correlacionadas, como para las variables climáticas históricas de precipitación, temperatura y el índice de estabilidad climática. Se aplicó una transformación a los datos de las variables bioclimáticas para estandarizar sus valores. Se seleccionaron las variables bioclimáticas actuales que mejor se ajustaron a los valores de riqueza observado utilizando el criterio de información de Akaike (AICc), el cual es una medida de ajuste relativo, proporcional al likelihood del modelo y al número de parámetros que se utilizó para generarlo, donde el modelo con mejor ajuste es uno con el menor valor de AICc (Burnham y Anderson, 2002) dado que representa la mejor relación entre ajuste y complejidad. Luego, se generaron varios modelos incluyendo las variables bioclimáticas con mejor ajuste y los variables climáticas históricas. Estos se analizaron utilizando métodos autorregresivos (SAR, Simultaneous

autoregressive) los cuales incorporan en su estructura la autocorrelación espacial de los datos (Dormann et al., 2007; Kissling y Carl, 2008), en el software SAM (Spatial Analysis in Macroecology) el cual permite análisis espaciales de procesos macroecológicos (Rangel et al., 2010). Por último, se seleccionó el modelo con mejor ajuste utilizando el criterio de información de Akaike, con un corte de delta AIC menor a 2 (Grueber et al., 2011).

2.6.2. Competencia

Para evaluar la relación entre los patrones observados de distribución de la riqueza de especies y los niveles competencia entre las especies, primero se calculó la agrupación de especies en biorregiones dentro de la extensión de la distribución de las especies. Para ello, se utilizó la plataforma interactiva infomap Bioregions (Edler et al., 2017) disponible en la página web www.mapequation.org/bioregions/, en donde se ingresaron los registros georreferenciados de las especies con ocho o más registros. Las biorregiones se calcularon usando una resolución de 4 grados. Luego, cada biorregión fue separada en polígonos independientes utilizando el software QGIS.

Para conocer qué especies se encuentran reunidas en cada biorregión, en el software Qgis se ingresaron los puntos de ocurrencia usados para calcular las biorregiones, y se extrajeron los registros correspondientes a cada biorregión.

Se realizó un análisis de co-ocurrencia basada en el modelo probabilístico propuesto por Veech (2013; Griffith, Veech y Marsh, 2016). En el cual se calculó la importancia de las asociaciones entre las especies, ya sean positivas,

negativas o al azar con el propósito de evaluar la potencial coexistencia o exclusión de las especies contenidas en cada una de biorregiones delimitadas. Para ello, se utilizó el paquete co-occur (Griffith et al. 2016), en el software R, ingresando la matriz con el registro de presencia y ausencia de las especies de cada biorregión.

3. RESULTADOS

3.1. Registros de ocurrencia

De acuerdo con el listado de especies del libro de mamíferos roedores de Sudamérica de Patton et al. (2015), se enumeran un total de 232 especies, de las cuales fue posible completar un registro de ocurrencia con georreferencias de 200 especies.

3.2. Base de datos climática

Se obtuvieron tres indicadores de estabilidad climática histórica: estabilidad climática histórica de la precipitación, estabilidad climática histórica de la temperatura, y el índice de estabilidad climática histórica, el cual combina la estabilidad climática histórica de la temperatura y la estabilidad climática histórica de la precipitación. Además, se seleccionaron 5 variables bioclimáticas actuales no correlacionadas, las cuales corresponden al Intervalo medio diurno (BIO2), la isothermalidad (BIO3), la temperatura media del trimestre más húmedo del año (BIO8), la estacionalidad de la precipitación (BIO15), la precipitación del trimestre

más cálido del año (BIO18) y la precipitación del trimestre más frío del año (BIO19).

3.3. Riqueza de especies y gradiente latitudinal

La grilla de riqueza de especies para las 200 especies (Fig.1) expresa la distribución de la riqueza de especies de Caviomorfos a la resolución de un grado. En términos generales la riqueza de especies se concentra entre las latitudes de los trópicos, sin embargo, esta área también muestra zonas con poca riqueza de especies. Además, se observan celdas con mayor concentración de especies (5 o más especies) siguiendo la cadena montañosa de Los Andes norte y Andes central, y en la costa atlántica del continente Sudamericano entre las latitudes 16° Sur y 32° Sur (Figs. 1 y 2).

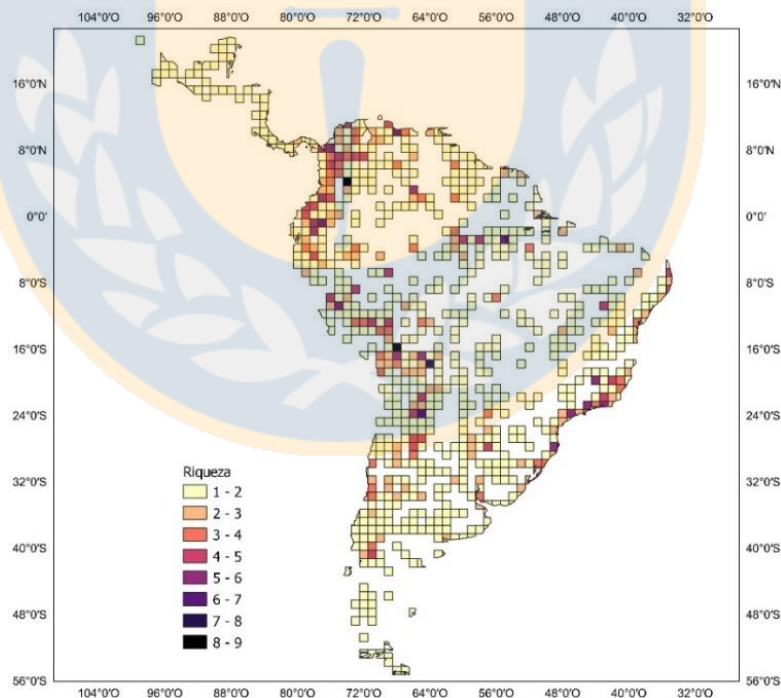


Figura 1. Mapa de distribución de riqueza de especies de Caviomorfos en el Neotrópico.

En cuanto a la evaluación del gradiente latitudinal este se no se comporta de forma lineal, por lo que se realizaron varios modelos no lineales, sin embargo, los valores de r^2 siempre fueron bajos ($r^2 < 0,03$; Tabla 1). Por lo cual, se realizó una prueba para identificar distribución bimodal de los datos, la cual fue significativa ($p < 0.05$), y es coherente con el patrón latitudinal de riqueza de especies (Fig. 2).

Gradiente latitudinal	r^2
Regresión lineal	0.0037157
Polinomial de orden 2	0.0255395
Polinomial de orden 3	0.02711

Tabla 1. Valores de r^2 de modelos de regresión lineal y polinomial de orden 2 y 3.

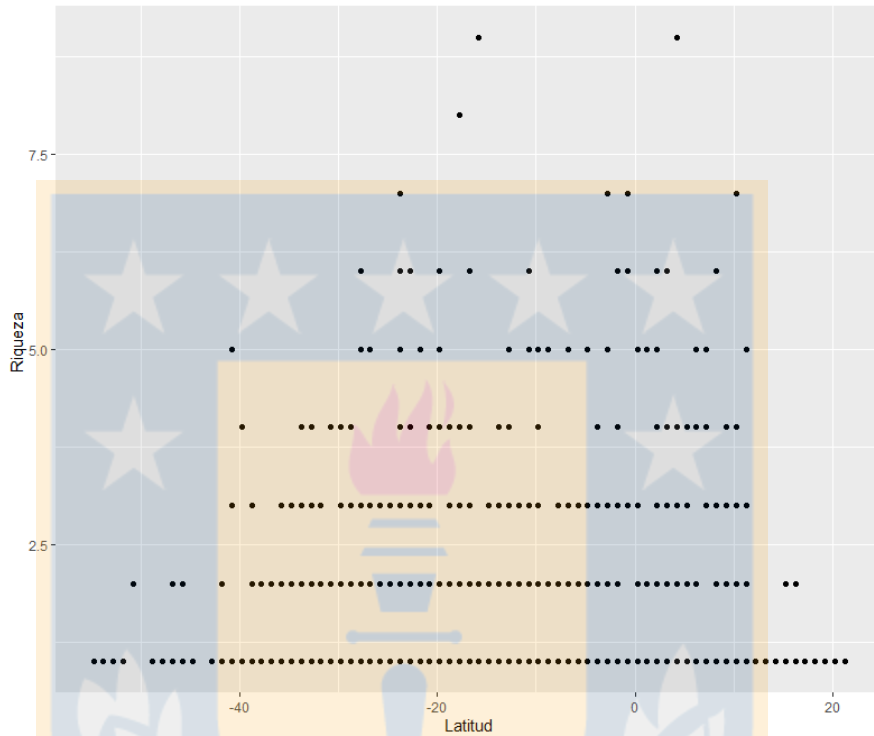


Figura 2. Riqueza latitudinal de caviomorfos en su distribución Neotropical. Se observan dos valores máximos de riqueza, uno cercado a las 20° latitud sur y otro entre los 0° y 10° latitud norte.

3.4. Clúster

El análisis de clúster geográfico (Fig. 3, a), Getis-Ord* indica la existencia de tres zonas de alta riqueza específica con 99% de confianza (Hot spots) y una zona de baja riqueza específica con 95%-99% de confianza (Cold spots), además de pequeñas áreas dispersas de baja riqueza específica. De acuerdo con el mapa

de regiones del Neotrópico propuesto por Antonelli et al. (2018) (Fig. 3, b), que deriva de la clasificación de los biomas terrestres y ecorregiones del mundo propuesto por Olson et al. (2001), la primera zona de alta riqueza específica forma parte del extremo más septentrional del Amazonas, la cual colinda con el Norte seco de Sudamérica y el Occidente Seco de Sudamérica. La segunda zona de alta riqueza específica identificada se ubica entre los 10° y 20° latitud sur (Figs. 2 y 3), la cual forma parte de los Pastizales Andinos y una porción del Occidente Seco de Sudamérica. La tercera zona de alta riqueza específica coincide con una porción del Bosque Atlántico entre los 20° latitud sur y 25° latitud Sur. Por último, la mayor zona de baja riqueza específica identificada se ubica formando parte de Mesoamérica, mientras que las pequeñas áreas de baja riqueza específica se encuentran dispersas en el Cerrado y Chaco Sudamericano.

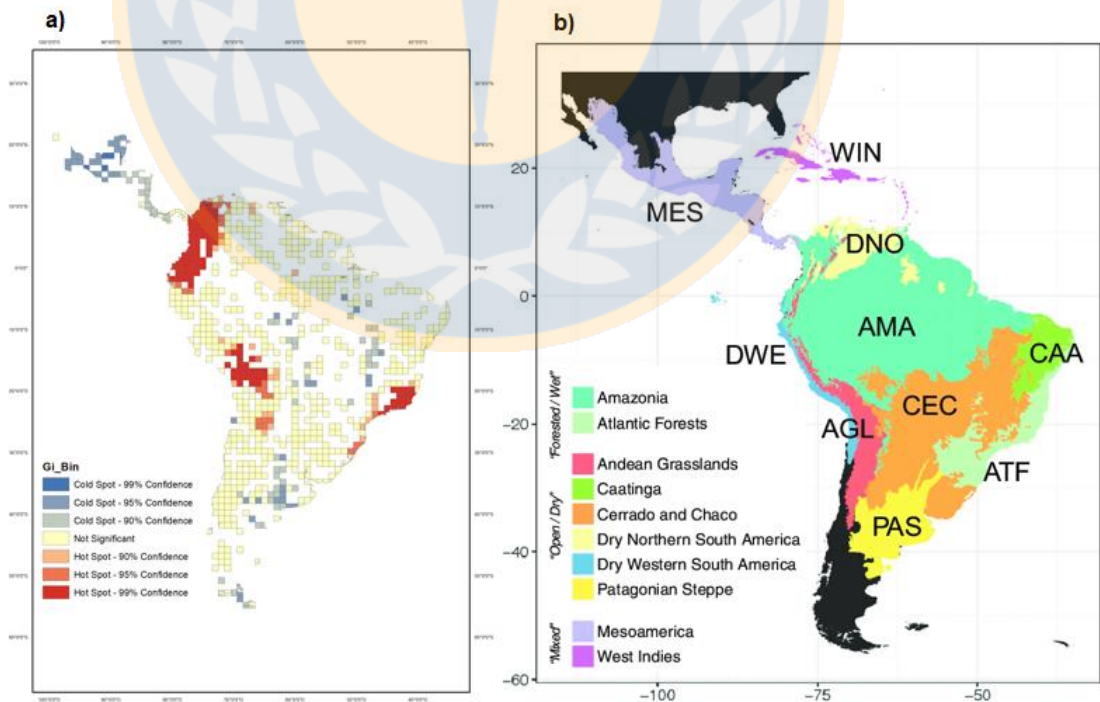


Figura 3. Mapa de clúster de riqueza específica de Caviomorfos en el Neotrópico, b) regiones Neotropicales agrupados por los biomas más importantes (Antonelli et al., 2018).

3.5. Evaluación de hipótesis

3.5.1. Estabilidad climática histórica y actual

El modelo con las variables climáticas actuales con mejor ajuste incluye las variables de intervalo medio diurno de la temperatura (BIO2), isotermalidad (BIO3), la temperatura media del trimestre más húmedo del año (BIO8) y la precipitación del trimestre más cálido del año (BIO18). Los valores de r^2 y de AIC se presentan en la tabla 2, en donde el modelo que no incluye el intervalo medio diurno (BIO2) tiene mayor valor de AIC que el modelo que si lo incluye sin embargo la diferencia no es mayor a 2 por lo que la variable de intervalo medio diurno de la temperatura (BIO2) fue incluida en el análisis de los modelos posteriores.

Modelos	r^2	AIC	ΔAIC
1. Isotermalidad (BIO3).	0.071	2680.722	0
2. Temperatura media del trimestre más húmedo del año (BIO8).			
3. Precipitación del trimestre más cálido del año (BIO18).			

1. Intervalo medio diurno de la temperatura (BIO2).	0.071	2682.593	1.871
2. Isothermalidad (BIO3).			
3. Temperatura media del trimestre más húmedo del año (BIO8).			
4. Precipitación del trimestre más cálido del año (BIO18).			

Tabla 2. Resumen de los valores de r^2 , AIC y ΔAIC de los modelos con variables climáticas actuales. El ΔAIC se calcula por la diferencia entre el valor de AIC del modelo siguiente con menor AIC y el modelo con menor valor de AIC.

El análisis de los modelos que incluían distintas combinaciones de las variables bioclimáticas actuales y variables climáticas históricas (nueve modelos analizados; ANEXO I) dio como resultado el modelo con mejor ajuste con un valor de AIC de 2631.8. El siguiente modelo con menor valor de AIC difiere en 17.962 puntos (delta AIC mayor a 2). Por lo tanto, el modelo que incluye a las variables bioclimáticas actuales de la temperatura media del trimestre más húmedo del año (BIO8), la precipitación del trimestre más cálido del año (BIO18), más las variables climáticas históricas de estabilidad climática histórica de la precipitación y el índice de estabilidad climática histórica, fue considerado el modelo con mejor ajuste. El r^2 de este modelo es de 0.13066, por lo que explica un 13% de la riqueza observada, con un valor de p menor a 0.05 y en donde, todas las

variables por si solas fueron significativas ($p < 0.05$). El resumen de los modelos con mayor valor explicativo se presenta en la tabla 3.

Modelo	Variable(s)	r²	AIC	ΔAIC	p
8	<ol style="list-style-type: none"> 1. Temperatura media del trimestre más húmedo del año (BIO8). 2. Precipitación del trimestre más cálido del año (BIO18). 3. Estabilidad histórica de la precipitación. 4. Índice de estabilidad climática histórica. 	0.13066	2631.8	0	6.39E-12
6	<ol style="list-style-type: none"> 1. Intervalo medio diurno de la temperatura (BIO2). 2. Isotermalidad (BIO3). 3. Temperatura media del trimestre más húmedo del año (BIO8). 4. Precipitación del trimestre más cálido del año (BIO18). 5. Estabilidad histórica de la precipitación. 6. Índice de estabilidad climática histórica. 	0.117	2649.762	17.962	<.001

Tabla 3. Resumen de los valores de r^2 , AIC y ΔAIC de los dos mejores modelos que incluyen variables climáticas actuales e históricas. El ΔAIC se calcula por la diferencia entre el valor de AIC del modelo siguiente con menor AIC y el modelo con menor valor de AIC.

La variable temperatura media del trimestre más húmedo del año presenta una relación negativa con los valores predichos del modelo (pendiente -0.281140), mientras que la variable precipitación del trimestre más cálido del año presenta una relación positiva con los valores predichos del modelo (pendiente 0.358460). En cuanto a estabilidad histórica de la precipitación, esta presenta una relación positiva con los valores predichos del modelo (pendiente 1.003370), mientras que el índice de estabilidad climática histórica presenta una relación negativa con los valores predichos del modelo (pendiente -0.929873).

Además, se presentan los mapas (Fig.4) que representan los valores predichos por el modelo, en contraste con el mapa de riqueza de los valores observados, en donde el modelo predice un valor máximo de riqueza de cuatro especies y un valor mínimo de 0.8 especies, mientras que la riqueza observada presenta un valor máximo de nueve especies y mínimo de una especie, por lo cual el modelo predicho subestima los valores de riqueza observados.

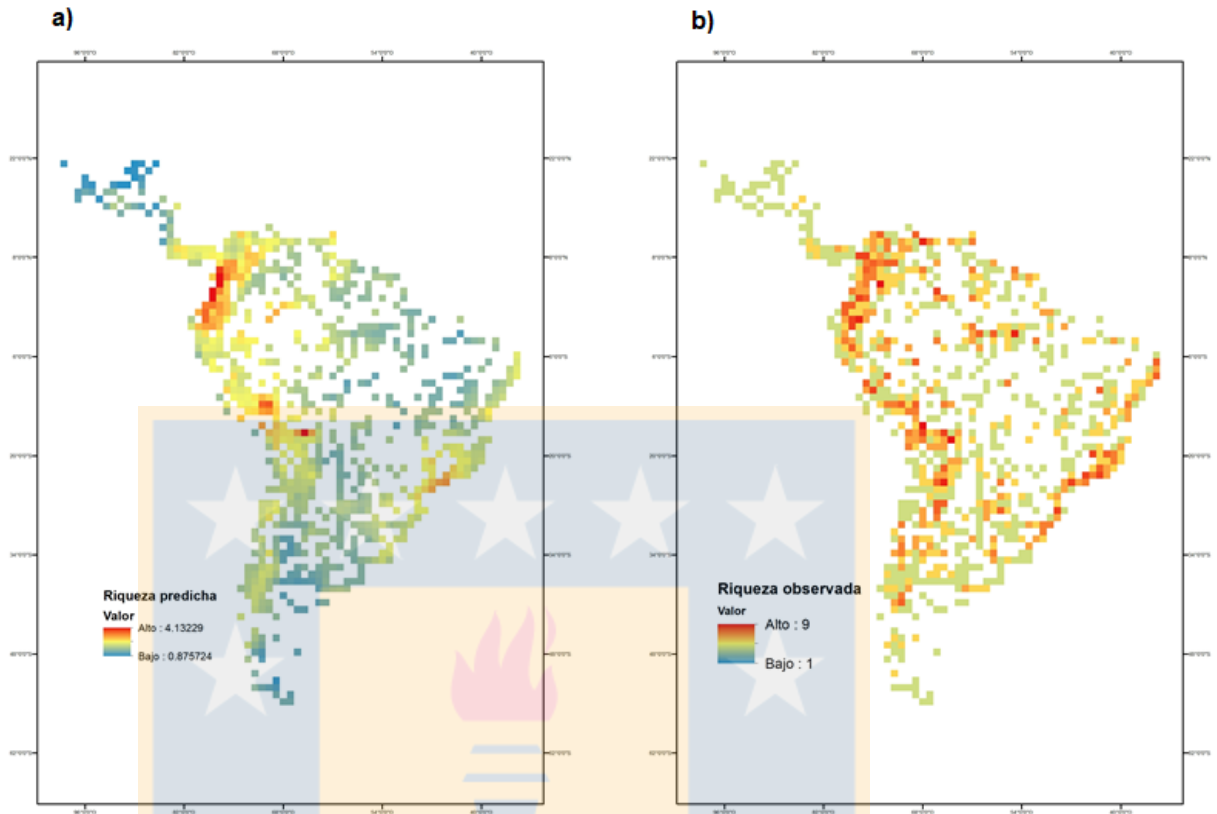


Figura 4. a) Mapa de riqueza de caviomorfos predicha por el modelo que incluye la temperatura media del trimestre más húmedo del año, precipitación del trimestre más cálido del año, estabilidad climática de la precipitación y el índice de estabilidad climática histórica. b) Mapa de la riqueza observada de caviomorfos.

3.5.2. Competencia

Se obtuvieron 24 biorregiones (Fig. 5) las cuales fueron calculadas a resolución de 4°. En algunos casos las biorregiones se encuentran separadas, por ejemplo, la biorregión 20 y biorregión 18, sin embargo, en términos generales, las biorregiones se encuentran homogéneas en términos de su distribución.

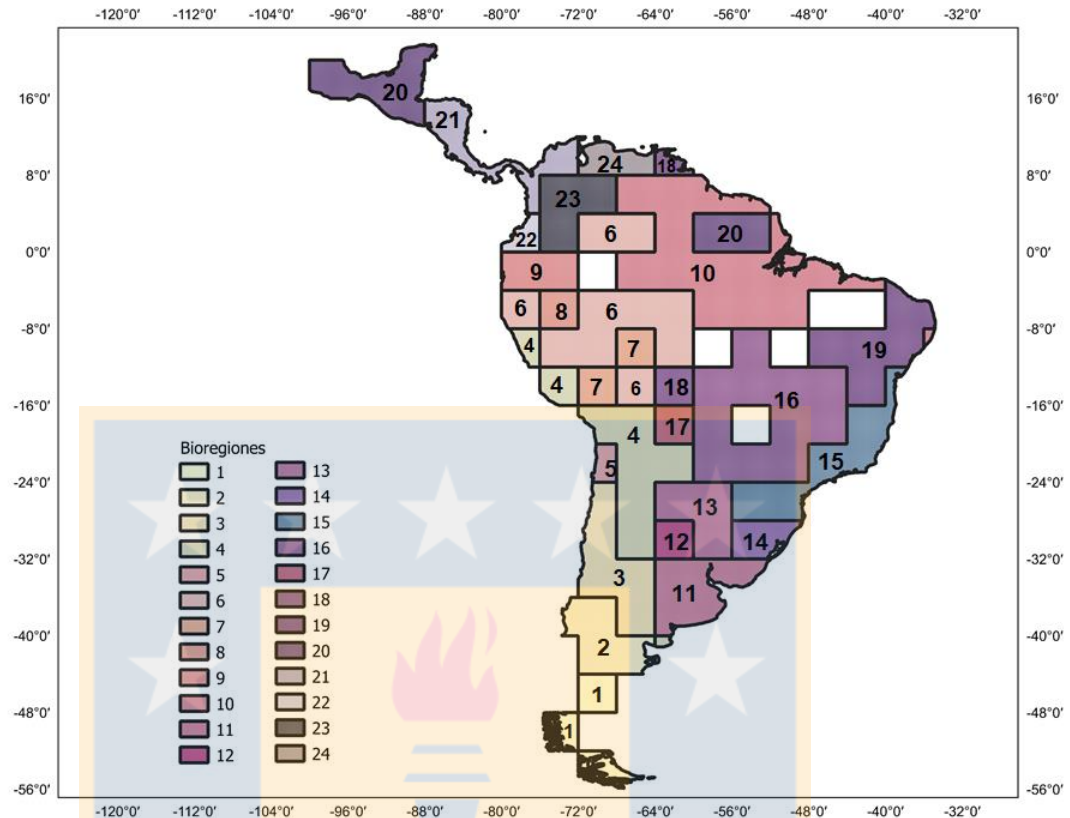


Figura 5. Biorregiones calculadas para 200 especies de Caviomorfos distribuidas en el Neotrópico.

La biorregión que más especies concentra corresponde a la biorregión 6 (tabla 4) con 31 especies las cuales completan un total de 122 registros y se ubica en el Amazonas (Fig. 5 y Fig. 3, b). La biorregión con menos especies corresponde a la biorregión 1 (Tabla 4) con tan solo 2 especies (*Ctenomys magellanicus* y *Microcavia australis*) las cuales completan un total 15 registros (ANEXO V) y se ubica en el extremo más austral del continente Sudamericano (Fig. 5 y Fig. 3, b). La especie con menos registros es *Octodon bridgesii* (ANEXO V) y la especie con más registro corresponde a *Proechimys semispinosus* con 235 registros

(ANEXO V). Las especies con mayor distribución (presencia en biorregiones), corresponden a *Coendou prehensilis*, *Cuniculus paca* y *Cavia aperea*, con presencia en 15, 16 y 16 biorregiones respectivamente (ANEXO IV Y V).

Biorregión	N° de registros	N° de especies	Biorregión	N° de registros	N° de especies
1	15	2	13	50	13
2	42	7	14	29	7
3	81	17	15	112	16
4	160	27	16	66	21
5	10	4	17	19	7
6	122	31	18	24	9
7	81	17	19	54	14
8	14	6	20	42	7
9	66	18	21	314	9
10	141	24	22	58	16
11	61	16	23	277	22
12	15	5	24	50	8

Tabla 4. Resumen del número de especies y registros por biorregión.

El resultado del análisis de co-ocurrencia del total de las interacciones entre las especies presentes en cada una de las biorregiones se encuentra en la tabla 5 y figura i, ii y iii del ANEXO VI.

Biorregión	N° de especies	Interacciones positivas	Interacciones negativas	Interacciones aleatorias
2	10	0	0	45
3	22	4	0	227
4	50	34	0	1191
5	4	0	0	3
6	44	27	0	919
7	23	2	0	251
8	6	0	0	12
9	18	2	0	151
10	27	4	0	347
11	48	21	0	1107
12	5	0	0	8
13	14	0	0	91

14	7	0	1	20
15	24	7	0	269
16	26	5	0	320
17	7	0	0	20
18	7	0	0	11
19	21	4	0	206
20	32	28	5	463
21	16	7	6	107
22	16	0	0	120
23	24	5	0	271
24	8	0	0	28

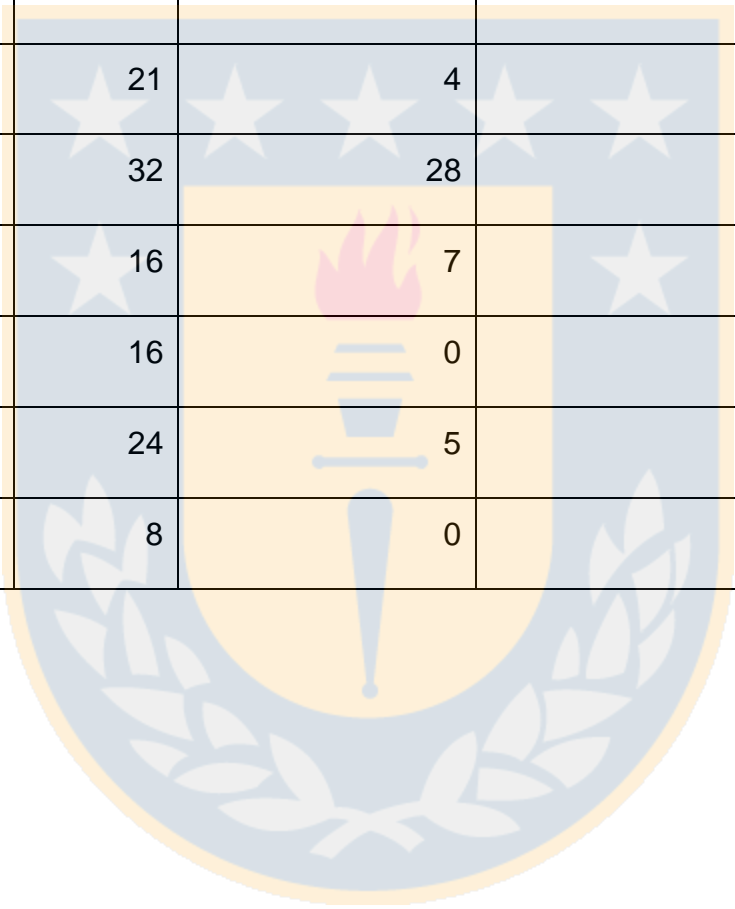


Tabla 5. Número de interacciones positivas, negativas y aleatorias de cada biorregión. La biorregión 1 fue omitida del análisis porque se necesitan al menos 2 pares de especies para realizar el análisis de co-ocurrencia y en este caso la biorregión contaba la con solo dos especies.

Predominan las interacciones aleatorias en todas las biorregiones, sin embargo, las biorregiones que concentran mayor cantidad de especies, tales como las biorregiones 4, 11, 6 y 20 (Fig. 6) presentan más de 20 interacciones positivas entre las especies y la Biorregión 20 del extremo norte de Sudamérica es la única que muestra interacciones negativas significativas (5 interacciones negativas).

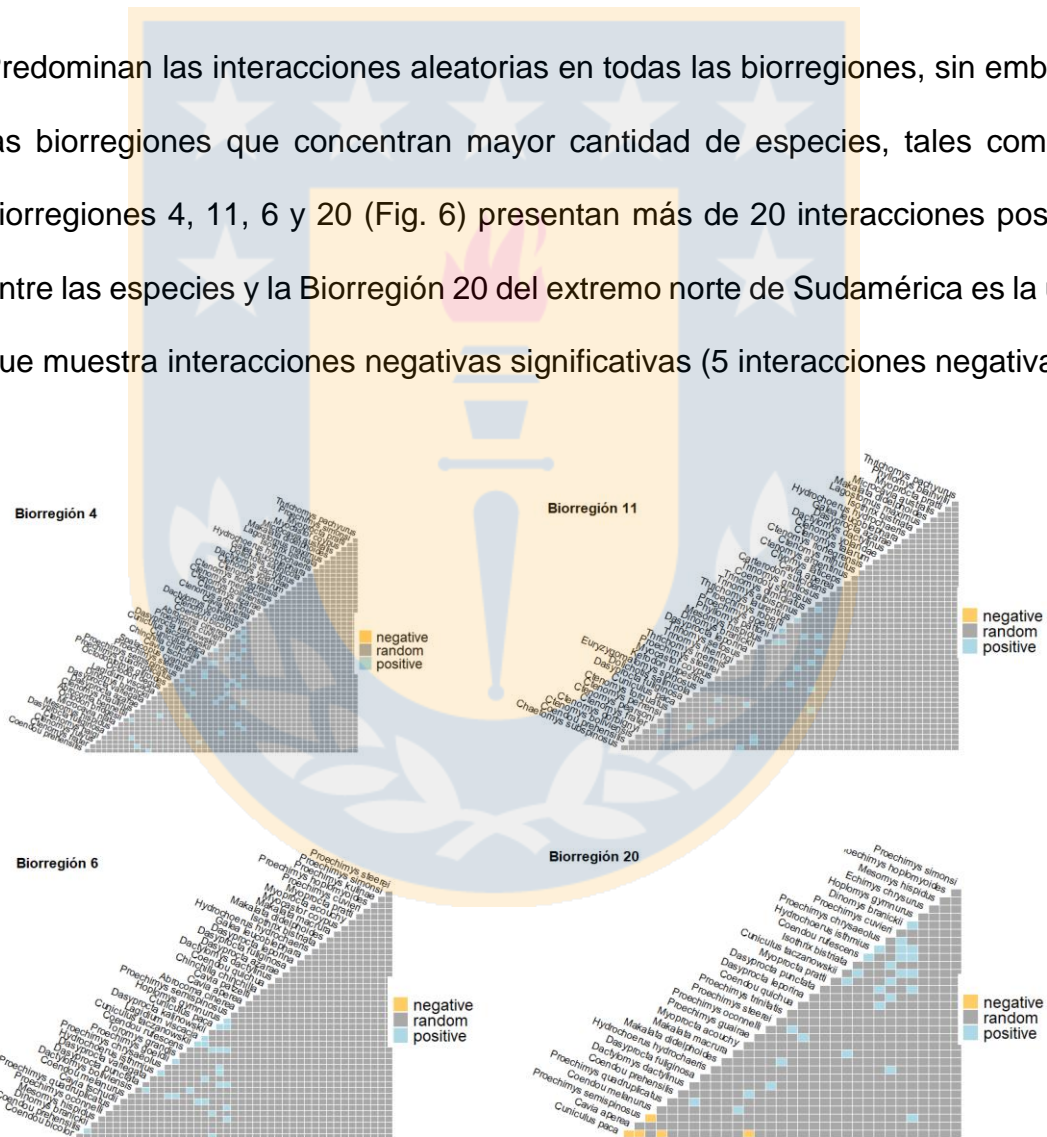


Figura 6. Muestra de matrices de co-ocurrencia con alto número de especies.

En cambio, las biorregiones que concentran menor número de especies son en general completamente aleatorias, tal como ocurre en las biorregiones 2, 5, 8 y 24 (Fig. 7).

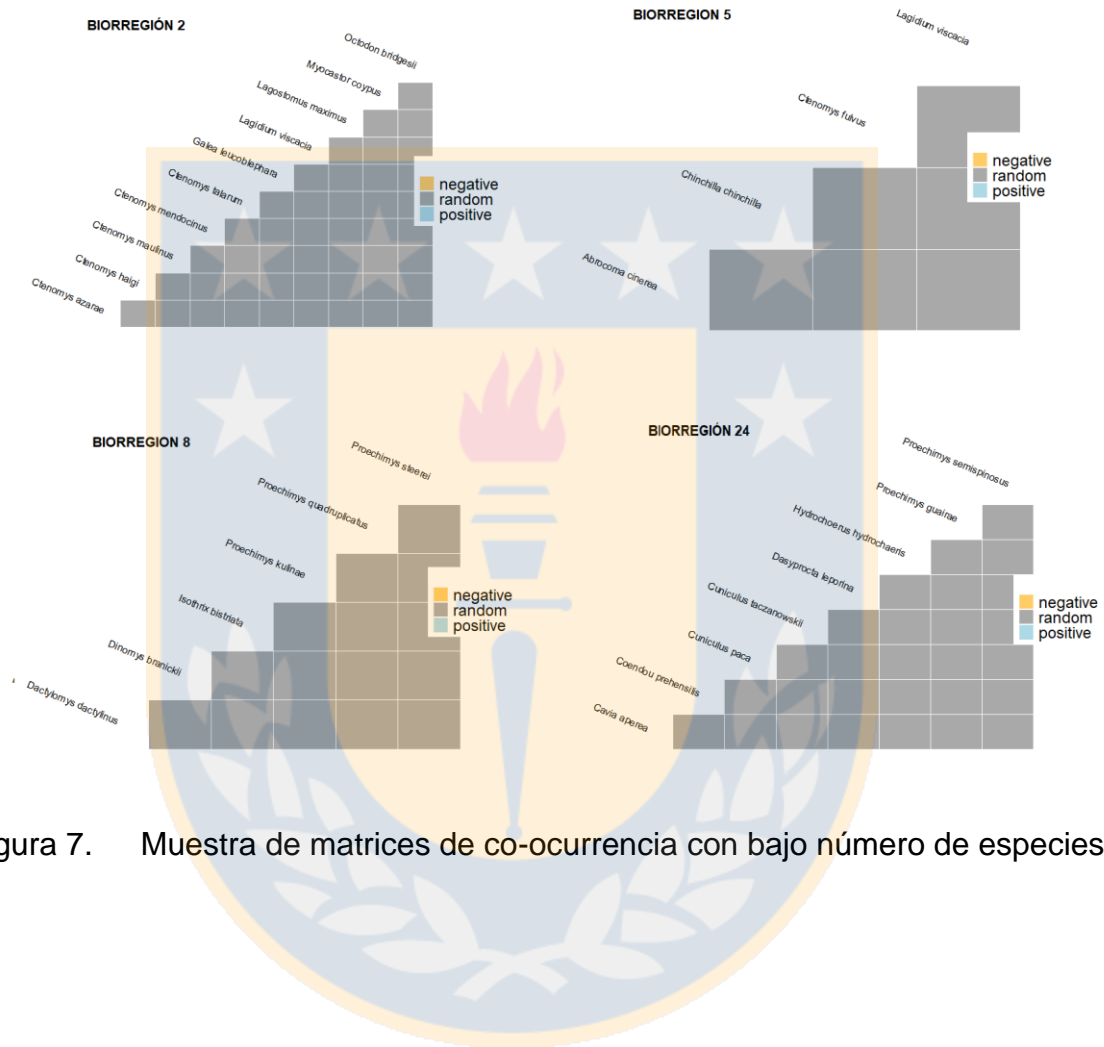


Figura 7. Muestra de matrices de co-ocurrencia con bajo número de especies

4. DISCUSIÓN

La distribución de la riqueza de especies de caviomorfos en todo su rango de distribución, el Neotrópico, no presenta un patrón consistente con el descrito por el gradiente latitudinal de diversidad. En donde, los grupos de alta riqueza si bien se encuentran en áreas tropicales, esa área es heterogénea y también presenta grupos dispersos con baja riqueza específica y riqueza no significativa. Estos resultados son consistentes con un estudio de Figueroa de León y Chediack (2007) quienes, de igual forma al evaluar el gradiente latitudinal, concluyeron que distribución latitudinal de estos roedores no fue simétrica con respecto al ecuador. Sin embargo, son contrarios a los descritos por Maestri y Patterson (2016), quienes encontraron una fuerte correlación entre la latitud y la riqueza de especies de caviomorfos. Esto puede deberse a la diferencia de la escala en que los análisis fueron realizados. En este estudio la riqueza fue calculada a 1 grado (grillas de 110 km x 110 km) mientras que el estudio de Maestri y Patterson (2016) fue realizado a una escala de 0.5 grados (55 km x 55 km aproximadamente). Sin embargo, las regiones con alta riqueza informadas por Maestri y Patterson (2016) coinciden en general con las obtenidas en este estudio (aunque más extensas) con zonas de alta riqueza de especies de caviomorfos a lo largo de los Andes, gran parte del Amazonas y el Bosque Atlántico. Por otro lado, el análisis de riqueza específica, el cual identifica estadísticamente las zonas de alta riqueza (Hot spot), baja riqueza (Cold spot) y zonas de riqueza estadísticamente no significativas realizado en este estudio, reporta zonas de alta riqueza en las mismas regiones Neotropicales de estudios previos (Maestri y Patterson., 2016;

Figuroa de León y Chediack., 2007) pero en áreas geográficas mucho más estrechas.

En cuanto a la hipótesis de estabilidad climática, los análisis sugieren que las variables climáticas del presente y las variables de estabilidad climática histórica tienen un efecto conjunto sobre la diversidad observada. Sin embargo, su valor explicativo solo representa un 13% de la variabilidad observada y a pesar de que todas las variables del modelo por si solas son significativas y el modelo también es significativo, su valor explicativo no es suficiente para explicar el origen y/o mantención de los patrones de riqueza en este grupo. Es probable que en la determinación de las variables que componen el modelo hagan falta variables claves que conducen los patrones de riqueza de especies. Es decir, que es probable que las variables analizadas tengan un efecto sinérgico con otras variables no incluidas en este estudio.

En cuanto a las variables predictoras de estabilidad climática histórica, en varios modelos, fueron significativas la precipitación y el índice de estabilidad climática, el cual incluye precipitación y temperatura, mientras que la estabilidad de la temperatura en ningún modelo fue significativa. A pesar de que los valores significativos indican que la estabilidad climática cumple un rol en la configuración de la riqueza de especies, nuevamente su valor explicativo es bajo. Esto sugiere que la estabilidad climática probablemente no contribuyo mucho a evitar la pérdida de riqueza de especies en áreas en donde el cambio climático fue sustancial (i.e. el último periodo glacial) y fueron otros procesos los que ayudaron a mantener los patrones de riqueza. Zuloaga et al. (2011) también evaluaron

(entre otras hipótesis) la hipótesis de estabilidad climática histórica para dar explicación al origen y mantención de los patrones de diversidad de mamíferos y anfibios a nivel global, en particular, los patrones de endemismo. De acuerdo con sus resultados, la hipótesis de estabilidad climática se encontró dentro del set de variables significativas, sin embargo, los resultados de su modelo no fueron lo suficientemente consistentes para explicar el origen o mantención de los patrones de endemismo. En su caso la heterogeneidad espacial fue la variable explicativa más importante, lo cual concuerda con los resultados de Maestri y Patterson (2016) para el clado de los caviomorfos. En este sentido, la heterogeneidad topográfica que ofrecen los Andes podría explicar en parte la alta riqueza de esta zona ya que ofrece barreras para la dispersión las cuales aíslan a las poblaciones derivando en especiación Badgley (2010) e incluso pueden interactuar con la estabilidad climática debido al efecto amortiguador que posee la heterogeneidad topográfica sobre el cambio climático (Scherrer y Korner, 2010).

A pesar de que el modelo tiene un valor explicativo menor, llama la atención la repetida asociación entre riqueza y las variables que incluyen precipitación en su configuración (i.e. estabilidad histórica de la precipitación, temperatura media del trimestre más húmedo del año y la precipitación del trimestre más cálido del año). La temperatura media del trimestre más húmedo hace referencia a los meses más lluviosos del año, la cual se asocia de forma negativa con la riqueza observada. Por lo que temperaturas medias más altas durante estos meses se correlacionan con una disminución de la riqueza, lo que sugiere que los

caviomorfos prefieren zonas más templadas y con presencia de precipitaciones. Por su parte, la precipitación en el trimestre más cálido del año se asocia positivamente a la riqueza, así también a la estabilidad histórica de la precipitación lo que nuevamente sugiere que la precipitación es un factor relevante en los patrones de diversidad de los caviomorfos. Por último, el índice de estabilidad climática histórica, el cual incluye la estabilidad histórica de la precipitación y estabilidad histórica de la temperatura, presenta una relación negativa, lo que indica que la diversidad aumenta en ambientes poco estables, los cuales podrían promover en términos temporales los mecanismos de diversificación o la acumulación de especies con altos grados de tolerancia ambiental.

No se encontró un patrón contrastante entre biorregiones con alto número de especies y biorregiones con bajo número de especies, ni un gradiente que de soporte a la hipótesis planteada. Las interacciones aleatorias predominan independiente del tamaño de la matriz, incluso si la matriz presenta un gran número de especies, por lo que también desafía los supuestos de la teoría de nicho, ya que de acuerdo con esta teoría la diferenciación de nicho, promovida por la competencia de los recursos disponibles, es responsable del origen de la riqueza de especies. Por lo tanto, regiones más diversas deberían expresar mayores grados de competencia entre las especies y con mayor intensidad cuando se trata de especies cercanamente relacionadas. Sólo la ecorregión 20, la 4ta más diversa (Tabla 4), muestra relaciones negativas significativas, pero en un bajo porcentaje.

5. CONCLUSIONES

Si bien la riqueza de caviomorfos alcanza su máximo en regiones entre los trópicos el patrón observado no se ajusta a la distribución descrita por el gradiente latitudinal de diversidad, sin embargo, estas áreas de alta riqueza pertenecen a regiones reconocidas por presentar gran diversidad de especies de múltiples taxa (i.e. Amazonas, Bosque Atlántico, los Andes).

En general, en la escala geográfica y resolución espacial usada en el presente estudio, predominan las interacciones aleatorias, indicando que el grado de asociación espacial de las especies en el paisaje no se relaciona con eventos claros de exclusión por relaciones negativas o positivas. En cuanto a las variables climáticas se sugiere que la asociación, positiva con la precipitación y negativa con la temperatura, se encuentra relacionado con atributos de nicho actuales, en donde ambientes húmedos con temperaturas templadas (i.e. norte del Amazonas y Bosque Atlántico) serían preferidos por este grupo. En cuanto al origen de la diversidad, la asociación negativa entre la riqueza y el índice de estabilidad climática histórica, indica que ambientes poco estables podrían promover temporalmente mecanismos de diversificación o la acumulación de especies con altos grados de tolerancia ambiental.

El conjunto de resultados del presente estudio permite rechazar la hipótesis planteada y sustentan que la competencia o las interacciones negativas no juegan un rol importante para explicar el patrón macroecológico de diversidad observado, pero que el origen de las regiones altamente diversas (i.e. Hot spots)

se asocia a escenarios históricos de baja estabilidad climática que promoverían la especiación. Mientras que el origen de regiones con menos diversidad de especies (i.e. Cold spots), se asocian a escenarios históricos de estabilidad climática que no promueven especiación.



6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akinwande, M., Dikko, H. & Samson, A. (2015). Variance inflation factor: as a condition for the inclusion of suppressor variable (s) in regression analysis. *Open Journal of Statistics*, 5(07), 754.
- Álvarez, A., Arévalo, R. & Verzi, D. (2017). Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(4), 907-922.
- Antonelli, A. & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60(2), 403-414.
- Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D. & Condamine, F. L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), 6034-6039.
- Badgley, C. (2010). Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography*, 33(2), 220-231.
- Burnham, K. P. & Anderson D. R. (1998). Practical use of the information-theoretic approach. *Model selection and inference* (75-117). Springer.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.

- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in the struggle for life*. J. Murray Ed, London.
- Dormann, C., McPherson, J., Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., ... & Wilson, R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30(5), 609-628.
- Edler, D., Guedes, T., Zizka, A., Rosvall, M. & Antonelli, A. (2017). Infomap bioregions: Interactive mapping of biogeographical regions from species distributions. *Systematic biology*, 66(2), 197-204.
- ESRI: ArcGIS Version 10.2. 2016. Environmental Systems Research Institute (ESRI). Redlands, CA, USA.
- Figuroa de León, A. & Chediack, S. (2018). Patrones de riqueza y distribución latitudinal de roedores caviomorfos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(1), 173-182.
- Fine, P. V. (2015). Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 46, 369-392.
- Fordham, D. A., Saltré, F., Haythorne, S., Wigley, T. M., Otto-Bliesner, B. L., Chan, K. C. & Brook, B. W. (2017). PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. *Ecography*, 40(11), 1348-1358.

- Griffith, D. M., Veech, J. A. & Marsh, C. J. (2016). Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software*, 69,1-17.
- Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J. & Jamieson, I. G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of evolutionary biology*, 24(4), 699-711.
- Hubbell, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- Hubbell, S. P., He, F., Condit, R., Borda-de-Agua, L., Kellner, J. & Steege, H. (2008). How many tree species and how many of them are there in the Amazon will go extinct? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105,11498-11504.
- Hurlbert, A & Jetz, W. (2007). Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(33), 13384-13389.
- Kennedy, D. & Norman, C. (2005). What don't we know? *Science*, Special Supplement, 309(5731), 75-102.
- Kissling, W. D. & Carl, G. (2008). Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 59-71.
- Maestri, R. & Patterson, B. (2006). Patterns of Species and Turnover for the South American Rodent Fauna. *PLOS ONE*, 11(3), 1-18.

- Mares, M. A. (1992). Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science*, 255(5047), 976-979.
- Myers, N. (2003). Biodiversity hotspots revisited. *BioScience*, 53(10): 916-917.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., ... & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.
- Owens, H. & Guralnick, R. (2019). climateStability: An R package to estimate climate stability from time-slice climatologies. *Biodiversity Informatics*, 14, 8-13.
- Patton, J. L., Pardiñas U. F. & D'Elía, G. (2015). *Mammals of South America, volume 2: rodents*. University of Chicago Press.
- Patterson, B. (2000). Patterns and trends in the discovery of new Neotropical Mammals. *Biodiversity Research*, 6, 145-151.
- Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F. & Bini, L. M. (2010). SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*, 33(1), 46-50
- Rowe, D. L., Dunn, K. A., Adkins, R. M. & Honeycutt, R. L. (2010). Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-Atlantic rafting by rodents. *Journal of Biogeography*, 37(2), 305–324.

- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, R. G., Gaston, K. J., Sutherland, W. J. & Svenning, J. C. (2011). The Influence of Late Quaternary Climate-Change Velocity on Species Endemism. *Science*, 334(6056), 660-664.
- Saravia, L. A. & Momo, F. R. (2017). Biodiversity collapse and early warning indicators in a spatial phase transition between neutral and niche communities. *Oikos*, 127(1), 111-124.
- Scherrer, D. & Koerner, C. (2010). Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 16(9), 2602-2613.
- Stokes, A. (2018). If not one, then all: Is incomplete support for any hypothesis support for all hypotheses?
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press.
- Veech, J. A. (2013). A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260
- Vilela, B & Villalobos, F. (2015). letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(10), 1229-1234.
- Warren, D. L., Glor, R. E. & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883.

Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & evolution*, 19(12), 639-644.

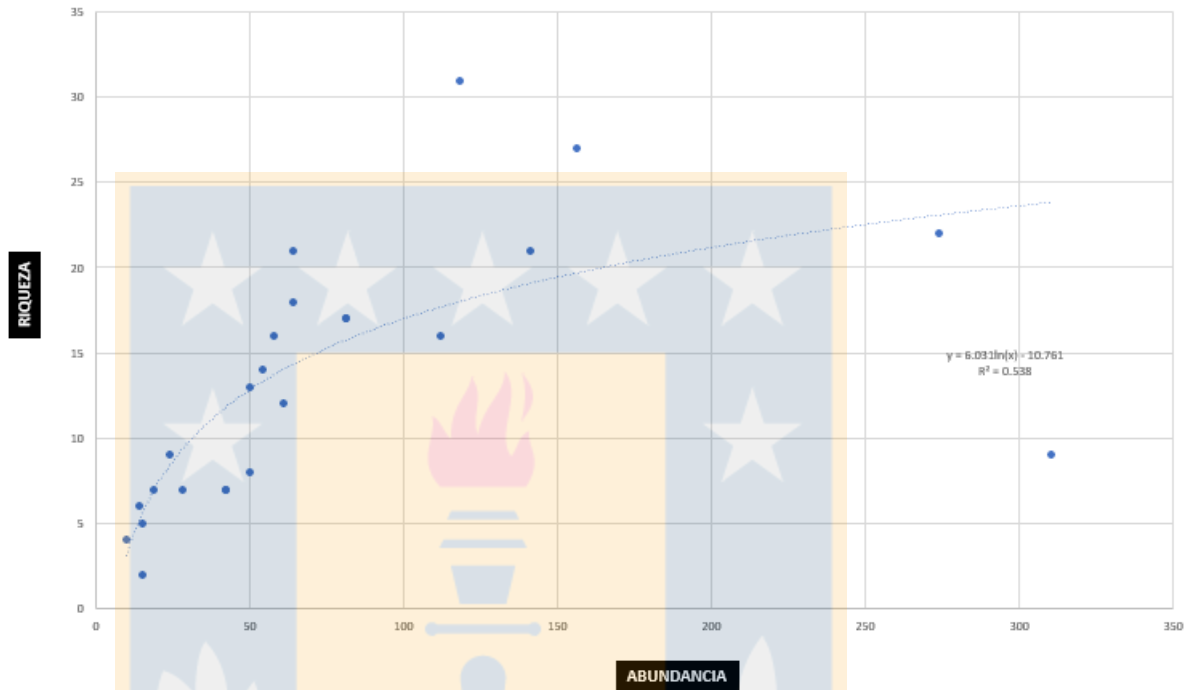
Wood, A. E. (1955). A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy*. 36(2), 165– 87.

Zuloaga, J., Currie, D. J. & Kerr, J. T. (2019). The origins and maintenance of global species endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 28(2), 170-183.



ANEXO

I) Curva de rarefacción.



II) Resultados SAR de todos los modelos.

Modelo 1: Bioclimáticas actuales.

OLS Result:	r: 0.267	r ² : 0.071	AICc: 2689.67
Explained by Predictor Variables:	r: 0.236	r ² : 0.056	AICc: 2703.256
Total Explained (Predictor + Space):	r: 0.319	r ² : 0.102	AICc: 2663.318
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variables	OLS Coeff.	SAR Coeff.	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	1.929	-0.319	0	0.42	-0.758	0.449
Bio2	-0.027	-0.229	-0.172	0.074	-3.105	0.002
Bio3	0.191	0.187	0.14	0.083	2.241	0.025
Bio8	-0.263	-0.299	-0.224	0.063	-4.785	<.001
Bio15	0.008	0.013	0.01	0.061	0.218	0.828
Bio18	0.301	0.23	0.172	0.063	3.658	<.001
Bio19	-0.008	-0.068	-0.051	0.066	-1.035	0.301

Modelo 2: Bioclimáticas actuales + Climáticas Históricas (CL, PP y TP).

OLS Result:	r: 2.096	r ² : 4.395	AICc: -
Explained by Predictor Variables:	r: 0.242	r ² : 0.059	AICc: 2706.825
Total Explained (Predictor + Space):	r: 0.325	r ² : 0.106	AICc: 2665.653
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variables	OLS Coeff.	SAR Coeff.	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	0.399	-0.687	0	0.47	-1.461	0.144
Bio2	-0.067	-0.204	-0.152	0.076	-2.694	0.007
Bio3	0.182	0.162	0.121	0.085	1.912	0.056
Bio8	-0.292	-0.296	-0.221	0.063	-4.734	<.001
Bio15	0.024	-0.008	-0.006	0.063	-0.12	0.904
Bio18	0.315	0.234	0.175	0.063	3.726	<.001
Bio19	-0.008	-0.065	-0.049	0.066	-0.988	0.324
CL	-12.022	-0.519	-0.03	0.048	-10.884	<.001
PP	-48.301	1.878	0.148	0.557	3.369	<.001

TP	29.932	-0.714	-0.056	0	-	1
----	--------	--------	--------	---	---	---

Modelo 3: Climáticas históricas (CL, PP y TP).

OLS Result:	r: 3.096	r ² : 9.583	AICc: -
Explained by Predictor Variables:	r: 0.083	r ² : 0.007	AICc: 2737.261
Total Explained (Predictor + Space):	r: 0.167	r ² : 0.028	AICc: 2720.073
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variables	OLS Coeff.	SAR Coeff.	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	-21.485	-0.483	0	0.453	-1.068	0.286
CL	-151.719	-0.286	-0.017	0.028	-10.173	<.001
PP	663.037	1.782	0.14	0.537	3.317	<.001
TP	-521.703	-0.406	-0.032	0	-	1

Modelo 4: BIO3, BIO8 y BIO18.

Explained by Predictor Variables:	r: 0.264	r ² : 0.07	AICc: 2685.094
Total Explained (Predictor + Space):	r: 0.291	r ² : 0.085	AICc: 2672.098
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variable	OLS Coeff.	SAR Coeff	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	1.929	0.247	0	0.384	0.645	0.519
Bio3	0.196	0.178	0.133	0.079	2.247	0.025
Bio8	-0.259	-0.276	-0.206	0.062	-4.415	<.001
Bio18	0.301	0.269	0.202	0.058	4.608	<.001

Modelo 5: Climática histórica + Precipitación histórica

OLS Result:	r: 0.14	r ² : 0.02	AICc: 2725.008
Explained by Predictor Variables:	r: 0.136	r ² : 0.019	AICc: 2725.835
Total Explained (Predictor + Space):	r: 0.192	r ² : 0.037	AICc: 2710.892
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variable	OLS Coeff.	SAR Coeff.	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	0.496	-1.061	0	0.535	-1.983	0.048
CL	-9.179	-6.815	-0.399	3.274	-2.081	0.038
PP	7.68	6.108	0.481	2.413	2.531	0.012

Modelo 6: BIO2, BIO3, BIO8, BIO18, índice de estabilidad climática histórica y estabilidad histórica de la precipitación.

OLS Result:	r: 0.306	r ² : 0.094	AICc: 2670.337
Explained by Predictor Variables:	r: 0.283	r ² : 0.08	AICc: 2682.125
Total Explained (Predictor + Space):	r: 0.342	r ² : 0.117	AICc: 2649.762
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variables	OLS Coeff.	SAR Coeff.	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	0.399	-1.322	0	0.542	-2.438	0.015

Bio2	-0.051	-0.175	-0.131	0.064	-2.722	0.007
Bio3	0.186	0.147	0.11	0.081	1.821	0.069
Bio8	-0.289	-0.309	-0.231	0.062	-4.944	<.001
Bio18	0.307	0.243	0.182	0.06	4.061	<.001
Cl	-11.886	-8.252	-0.483	3.197	-2.581	0.01
PP	8.967	6.815	0.536	2.358	2.891	0.004

Modelo 7: BIO8, BIO18, índice de estabilidad climática histórica, estabilidad histórica de la precipitación, y estabilidad histórica de la temperatura.

OLS Result:	r:	r ² :	AICc: -
	3.072	9.436	
Explained by Predictor Variables:	r:	r ² :	AICc:
	0.237	0.056	2700.732
Total Explained (Predictor + Space):	r:	r ² :	AICc:
	0.292	0.085	2675.847
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variable	OLS Coeff.	SAR Coeff.	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	-21.489	-0.382	0	0.447	-0.856	0.392
Bio8	-0.518	-0.261	-0.195	0.062	-4.213	<.001
Bio18	0.591	0.295	0.221	0.058	5.101	<.001
CL	-152.494	-0.307	-0.018	0.028	-10.8	<.001
PP	663.046	1.911	0.15	0.527	3.627	<.001
TP	-521.703	-0.42	-0.033	0	-	1

Modelo 8: BIO8, BIO18, índice de estabilidad climática histórica y estabilidad histórica de la precipitación. Analizado en R.

p-value:	6.39E-12
Nagelkerke pseudo-R-squared:	0.13066
AIC:	2631.8, (AIC for lm: 2677)

Coefficients:	Estimate	Std.	Error z	value	Pr(> z)
(Intercept)	1.881957		0.14519	12.9621	< 2.2e-16
Bio8	-0.28114		0.070458	-3.9902	6.60E-05
Bio18	0.35846		0.062494	5.7359	9.70E-09
CL	-0.929873		0.270597	-3.4364	0.0005895
PP	1.00337		0.274711	3.6525	0.0002597

Modelo 9: BIO2, BIO8, BIO18, índice de estabilidad climática histórica y estabilidad histórica de la precipitación.

OLS Result:	r:	r ² : 0.081	AICc: 2679.463
	0.284		
Explained by Predictor Variables:	r:	r ² : 0.07	AICc: 2689.319
	0.264		
Total Explained (Predictor + Space):	r:	r ² : 0.108	AICc: 2655.306
	0.329		
Spatial autoregressive parameter (rho):	0.975		
Alpha:	1		

Variable	OLS Coeff.	SAR Coeff.	Std Coeff.	Std Error	t	P Value
Constant	0.286	-1.428	0	0.54	-2.643	0.008
Bio2	-0.083	-0.176	-0.131	0.064	-2.729	0.007
Bio8	-0.239	-0.293	-0.22	0.062	-4.734	<.001
Bio18	0.34	0.26	0.194	0.059	4.384	<.001
CL	-11.519	-8.029	-0.47	3.201	-2.508	0.012
PP	9.172	6.876	0.541	2.362	2.911	0.004

III) Listado de significados de siglas y abreviaciones usadas para las variables bioclimáticas del WorldClim

BIO2: Intervalo medio diurno (promedio del mes (temperatura máxima-temperatura mínima)

BIO3: Isotermalidad (BIO2/BIO7) (x100)

BIO7: Rango de temperatura anual (BIO5 -BIO6)

BIO6: temperatura mínima del trimestre

BIO8: temperatura media del trimestre más húmedo del año.

BIO15: estacionalidad de la precipitación.

BIO18: precipitación del trimestre más cálido del año.

BIO19: precipitación del trimestre más frío del año.

PP: estabilidad climática histórica de la precipitación.

TP: estabilidad climática histórica de la temperatura.

CL: índice de estabilidad climática histórica (PP+TP)

IV) Biorregiones y registros de ocurrencia

Biorregión	Especie	Nº de registros
1	<i>Ctenomys magellanicus</i>	13
1	<i>Microcavia australis</i>	2
2	<i>Ctenomys haigi</i>	17
2	<i>Ctenomys maulinus</i>	10
2	<i>Ctenomys mendocinus</i>	1
2	<i>Galea leucoblephara</i>	1
2	<i>Lagidium viscacia</i>	4
2	<i>Myocastor coypus</i>	3
2	<i>Octodon bridgesii</i>	6
3	<i>Abrocoma bennettii</i>	13

3	<i>Abrocoma cinerea</i>	1
3	<i>Cavia aperea</i>	1
3	<i>Chinchilla chinchilla</i>	4
3	<i>Ctenomys azarae</i>	9
3	<i>Ctenomys maulinus</i>	2
3	<i>Ctenomys mendocinus</i>	15
3	<i>Ctenomys talarum</i>	3
3	<i>Galea leucoblephara</i>	2
3	<i>Lagidium viscacia</i>	4
3	<i>Lagostomus maximus</i>	2
3	<i>Microcavia australis</i>	2
3	<i>Myocastor coypus</i>	1
3	<i>Octodon bridgesii</i>	1
3	<i>Octodon degus</i>	10
3	<i>Octodontomys gliroides</i>	1
3	<i>Spalacopus cyanus</i>	10
4	<i>Cuniculus paca</i>	3
4	<i>Abrocoma cinerea</i>	10
4	<i>Cavia aperea</i>	3
4	<i>Cavia tschudii</i>	9
4	<i>Chinchilla chinchilla</i>	7
4	<i>Coendou bicolor</i>	2
4	<i>Coendou prehensilis</i>	2
4	<i>Ctenomys frater</i>	12
4	<i>Ctenomys fulvus</i>	1
4	<i>Ctenomys opimus</i>	22
4	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	3
4	<i>Dactylomys boliviensis</i>	2
4	<i>Dasyprocta azarae</i>	5
4	<i>Dasyprocta kalinowskii</i>	2
4	<i>Dasyprocta variegata</i>	2

4	<i>Dinomys branickii</i>	5
4	<i>Dolichotis salinicola</i>	5
4	<i>Galea leucoblephara</i>	3
4	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1
4	<i>Lagidium viscacia</i>	18
4	<i>Lagostomus maximus</i>	8
4	<i>Microcavia australis</i>	5
4	<i>Microcavia niata</i>	14
4	<i>Myocastor coypus</i>	3
4	<i>Octodontomys gliroides</i>	10
4	<i>Proechimys semispinosus</i>	2
4	<i>Thrichomys pachyurus</i>	1
5	<i>Abrocoma cinerea</i>	1
5	<i>Chinchilla chinchilla</i>	1
5	<i>Ctenomys fulvus</i>	7
5	<i>Lagidium viscacia</i>	1
6	<i>Cuniculus paca</i>	9
6	<i>Cavia aperea</i>	2
6	<i>Cavia patzelti</i>	1
6	<i>Cavia tschudii</i>	2
6	<i>Coendou bicolor</i>	7
6	<i>Coendou melanurus</i>	1
6	<i>Coendou prehensilis</i>	4
6	<i>Coendou rufescens</i>	1
6	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	2
6	<i>Dactylomys boliviensis</i>	5
6	<i>Dactylomys dactylinus</i>	3
6	<i>Dasyprocta azarae</i>	1
6	<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	14
6	<i>Dasyprocta variegata</i>	1
6	<i>Dinomys branickii</i>	5

6	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1
6	<i>Isothrix bistrata</i>	6
6	<i>Lagidium viscacia</i>	2
6	<i>Makalata didelphoides</i>	1
6	<i>Makalata macrura</i>	4
6	<i>Mesomys hispidus</i>	7
6	<i>Myocastor coypus</i>	1
6	<i>Myoprocta pratti</i>	10
6	<i>Proechimys cuvieri</i>	2
6	<i>Proechimys kulinae</i>	2
6	<i>Proechimys oconnelli</i>	4
6	<i>Proechimys quadruplicatus</i>	5
6	<i>Proechimys semispinosus</i>	4
6	<i>Proechimys simonsi</i>	8
6	<i>Proechimys steerei</i>	6
6	<i>Toromys grandis</i>	1
7	<i>Cuniculus paca</i>	3
7	<i>Abrocoma cinerea</i>	1
7	<i>Cavia aperea</i>	2
7	<i>Cavia tschudii</i>	1
7	<i>Coendou bicolor</i>	1
7	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	4
7	<i>Dactylomys boliviensis</i>	3
7	<i>Dactylomys dactylinus</i>	2
7	<i>Dasyprocta kalinowskii</i>	6
7	<i>Dasyprocta variegata</i>	49
7	<i>Dinomys branickii</i>	1
7	<i>Lagidium viscacia</i>	2
7	<i>Mesomys hispidus</i>	2
7	<i>Myoprocta pratti</i>	1
7	<i>Proechimys semispinosus</i>	1

7	<i>Proechimys simonsi</i>	1
7	<i>Proechimys steerei</i>	1
8	<i>Dactylomys dactylinus</i>	1
8	<i>Dinomys branickii</i>	1
8	<i>Isothrix bistrata</i>	2
8	<i>Proechimys kulinae</i>	6
8	<i>Proechimys quadruplicatus</i>	3
8	<i>Proechimys steerei</i>	1
9	<i>Cuniculus paca</i>	5
9	<i>Cavia patzelti</i>	7
9	<i>Coendou prehensilis</i>	1
9	<i>Coendou quichua</i>	4
9	<i>Coendou rufescens</i>	3
9	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	3
9	<i>Dactylomys dactylinus</i>	2
9	<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	3
9	<i>Dasyprocta punctata</i>	2
9	<i>Dinomys branickii</i>	1
9	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1
9	<i>Isothrix bistrata</i>	1
9	<i>Mesomys hispidus</i>	2
9	<i>Myoprocta pratti</i>	2
9	<i>Proechimys cuvieri</i>	2
9	<i>Proechimys quadruplicatus</i>	20
9	<i>Proechimys semispinosus</i>	5
9	<i>Proechimys simonsi</i>	2
10	<i>Cuniculus paca</i>	13
10	<i>Cavia aperea</i>	3
10	<i>Coendou melanurus</i>	10
10	<i>Coendou prehensilis</i>	2
10	<i>Dactylomys dactylinus</i>	11

10	<i>Dasyprocta azarae</i>	1
10	<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	2
10	<i>Dasyprocta leporina</i>	19
10	<i>Echimys chrysurus</i>	9
10	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	6
10	<i>Makalata didelphoides</i>	3
10	<i>Makalata macrura</i>	2
10	<i>Mesomys hispidus</i>	3
10	<i>Myoprocta acouchy</i>	10
10	<i>Myoprocta pratti</i>	3
10	<i>Proechimys cuvieri</i>	5
10	<i>Proechimys goeldii</i>	9
10	<i>Proechimys guairae</i>	2
10	<i>Proechimys hoplomyoides</i>	13
10	<i>Proechimys roberti</i>	2
10	<i>Proechimys steerei</i>	3
10	<i>Thrichomys laurentius</i>	1
10	<i>Toromys grandis</i>	8
10	<i>Trinomys dimidiatus</i>	1
11	<i>Cuniculus paca</i>	2
11	<i>Cavia aperea</i>	6
11	<i>Coendou prehensilis</i>	1
11	<i>Ctenomys dorbignyi</i>	3
11	<i>Ctenomys pearsoni</i>	14
11	<i>Ctenomys rionegrensis</i>	5
11	<i>Ctenomys talarum</i>	16
11	<i>Ctenomys torquatus</i>	1
11	<i>Galea leucoblephara</i>	1
11	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1
11	<i>Kerodon rupestris</i>	1
11	<i>Lagostomus maximus</i>	3

11	<i>Microcavia australis</i>	1
11	<i>Myocastor coypus</i>	4
11	<i>Phyllomys pattoni</i>	1
11	<i>Thrichomys laurentius</i>	1
12	<i>Cavia aperea</i>	1
12	<i>Ctenomys argentinus</i>	1
12	<i>Ctenomys yolandae</i>	10
12	<i>Lagostomus maximus</i>	2
12	<i>Myocastor coypus</i>	1
13	<i>Cuniculus paca</i>	1
13	<i>Cavia aperea</i>	3
13	<i>Coendou prehensilis</i>	1
13	<i>Coendou spinosus</i>	3
13	<i>Ctenomys argentinus</i>	10
13	<i>Ctenomys dorbignyi</i>	8
13	<i>Ctenomys perrensi</i>	14
13	<i>Ctenomys rionegrensis</i>	3
13	<i>Ctenomys torquatus</i>	3
13	<i>Ctenomys yolandae</i>	1
13	<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	1
13	<i>Galea leucoblephara</i>	1
13	<i>Myocastor coypus</i>	1
14	<i>Cavia aperea</i>	1
14	<i>Coendou prehensilis</i>	1
14	<i>Coendou spinosus</i>	2
14	<i>Ctenomys minutus</i>	12
14	<i>Ctenomys torquatus</i>	10
14	<i>Dasyprocta azarae</i>	2
14	<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	1
15	<i>Cuniculus paca</i>	7
15	<i>Carterodon sulcidens</i>	1

15	<i>Cavia aperea</i>	3
15	<i>Chaetomys subspinosus</i>	6
15	<i>Clyomys laticeps</i>	5
15	<i>Coendou spinosus</i>	9
15	<i>Dasyprocta azarae</i>	4
15	<i>Dasyprocta leporina</i>	8
15	<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	10
15	<i>Myocastor coypus</i>	3
15	<i>Phyllomys pattoni</i>	12
15	<i>Trinomys albispinus</i>	3
15	<i>Trinomys dimidiatus</i>	8
15	<i>Trinomys gratiosus</i>	13
15	<i>Trinomys iheringi</i>	11
15	<i>Trinomys setosus</i>	9
16	<i>Cuniculus paca</i>	4
16	<i>Carterodon sulcidens</i>	14
16	<i>Cavia aperea</i>	2
16	<i>Clyomys laticeps</i>	8
16	<i>Coendou prehensilis</i>	3
16	<i>Coendou spinosus</i>	1
16	<i>Dactylomys dactylinus</i>	1
16	<i>Dasyprocta azarae</i>	8
16	<i>Dasyprocta leporina</i>	2
16	<i>Dolichotis salinicola</i>	2
16	<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	1
16	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1
16	<i>Isothrix bistrata</i>	1
16	<i>Kerodon rupestris</i>	1
16	<i>Mesomys hispidus</i>	1
16	<i>Myocastor coypus</i>	1
16	<i>Proechimys goeldii</i>	1

16	<i>Proechimys roberti</i>	5
16	<i>Thrichomys inermis</i>	1
16	<i>Thrichomys pachyurus</i>	7
16	<i>Trinomys setosus</i>	1
17	<i>Cuniculus paca</i>	2
17	<i>Coendou prehensilis</i>	1
17	<i>Ctenomys boliviensis</i>	10
17	<i>Dinomys branickii</i>	1
17	<i>Dolichotis salinicola</i>	1
17	<i>Galea leucoblephara</i>	2
17	<i>Lagostomus maximus</i>	2
18	<i>Cuniculus paca</i>	2
18	<i>Cavia aperea</i>	3
18	<i>Coendou prehensilis</i>	1
18	<i>Dasyprocta leporina</i>	1
18	<i>Galea leucoblephara</i>	1
18	<i>Isothrix bistrata</i>	1
18	<i>Makalata didelphoides</i>	4
18	<i>Proechimys guairae</i>	1
18	<i>Proechimys trinitatis</i>	10
19	<i>Cavia aperea</i>	1
19	<i>Chaetomys subspinosus</i>	2
19	<i>Coendou prehensilis</i>	1
19	<i>Dasyprocta leporina</i>	1
19	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	3
19	<i>Kerodon rupestris</i>	6
19	<i>Makalata didelphoides</i>	1
19	<i>Phyllomys blainvillii</i>	8
19	<i>Phyllomys pattoni</i>	1
19	<i>Proechimys roberti</i>	1
19	<i>Thrichomys inermis</i>	9

19	<i>Thrichomys laurentius</i>	8
19	<i>Trinomys albispinus</i>	10
19	<i>Trinomys setosus</i>	2
20	<i>Cuniculus paca</i>	34
20	<i>Cavia aperea</i>	2
20	<i>Coendou melanurus</i>	2
20	<i>Coendou prehensilis</i>	1
20	<i>Echimys chrysurus</i>	1
20	<i>Myoprocta acouchy</i>	1
20	<i>Proechimys semispinosus</i>	1
21	<i>Cuniculus paca</i>	19
21	<i>Coendou prehensilis</i>	2
21	<i>Coendou quichua</i>	1
21	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	1
21	<i>Dasyprocta punctata</i>	6
21	<i>Hoplomys gymnurus</i>	3
21	<i>Hydrochoerus isthmius</i>	93
21	<i>Proechimys chrysaеolus</i>	3
21	<i>Proechimys semispinosus</i>	186
22	<i>Cuniculus paca</i>	6
22	<i>Coendou quichua</i>	1
22	<i>Coendou rufescens</i>	6
22	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	3
22	<i>Dactylomys dactylinus</i>	1
22	<i>Dasyprocta punctata</i>	7
22	<i>Dinomys branickii</i>	1
22	<i>Hoplomys gymnurus</i>	6
22	<i>Hydrochoerus isthmius</i>	3
22	<i>Isothrix bistrata</i>	1
22	<i>Makalata macrura</i>	1
22	<i>Myoprocta pratti</i>	1

22	<i>Proechimys chrysaеolus</i>	1
22	<i>Proechimys cuvieri</i>	1
22	<i>Proechimys quadruplicatus</i>	2
22	<i>Proechimys semispinosus</i>	17
23	<i>Cuniculus paca</i>	11
23	<i>Cavia aperea</i>	2
23	<i>Coendou prehensilis</i>	1
23	<i>Coendou quichua</i>	3
23	<i>Coendou rufescens</i>	5
23	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	5
23	<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	4
23	<i>Dasyprocta punctata</i>	3
23	<i>Dinomys branickii</i>	5
23	<i>Hoplomys gymnurus</i>	1
23	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1
23	<i>Hydrochoerus isthmius</i>	44
23	<i>Makalata macrura</i>	1
23	<i>Myoprocta pratti</i>	1
23	<i>Proechimys chrysaеolus</i>	109
23	<i>Proechimys guairae</i>	8
23	<i>Proechimys hoplomyoides</i>	1
23	<i>Proechimys oconnelli</i>	62
23	<i>Proechimys quadruplicatus</i>	3
23	<i>Proechimys semispinosus</i>	4
23	<i>Proechimys simonsi</i>	1
23	<i>Proechimys trinitatis</i>	2
24	<i>Cuniculus paca</i>	3
24	<i>Cavia aperea</i>	1
24	<i>Coendou prehensilis</i>	2
24	<i>Cuniculus taczanowskii</i>	2
24	<i>Dasyprocta leporina</i>	4

24	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1
24	<i>Proechimys guairae</i>	22
24	<i>Proechimys semispinosus</i>	15

V) Registro por especie.

Especie	N° de Biorregiones	N° de registros
<i>Ctenomys opimus</i>	1	22
<i>Ctenomys haigi</i>	1	17
<i>Ctenomys pearsoni</i>	1	14
<i>Ctenomys perrensi</i>	1	14
<i>Microcavia niata</i>	1	14
<i>Abrocoma bennettii</i>	1	13
<i>Ctenomys magellanicus</i>	1	13
<i>Trinomys graciosus</i>	1	13
<i>Ctenomys frater</i>	1	12
<i>Ctenomys minutus</i>	1	12
<i>Ctenomys boliviensis</i>	1	10
<i>Octodon degus</i>	1	10
<i>Spalacopus cyanus</i>	1	10
<i>Ctenomys azarae</i>	1	9
<i>Phyllomys blainvillii</i>	1	8
<i>Proechimys chrysaеolus</i>	2	113
<i>Proechimys oconnelli</i>	2	66
<i>Ctenomys talarum</i>	2	19
<i>Ctenomys mendocinus</i>	2	16
<i>Carterodon sulcidens</i>	2	15
<i>Proechimys hoplomyoides</i>	2	14
<i>Clyomys laticeps</i>	2	13
<i>Trinomys albispinus</i>	2	13
<i>Ctenomys maulinus</i>	2	12
<i>Proechimys trinitatis</i>	2	12

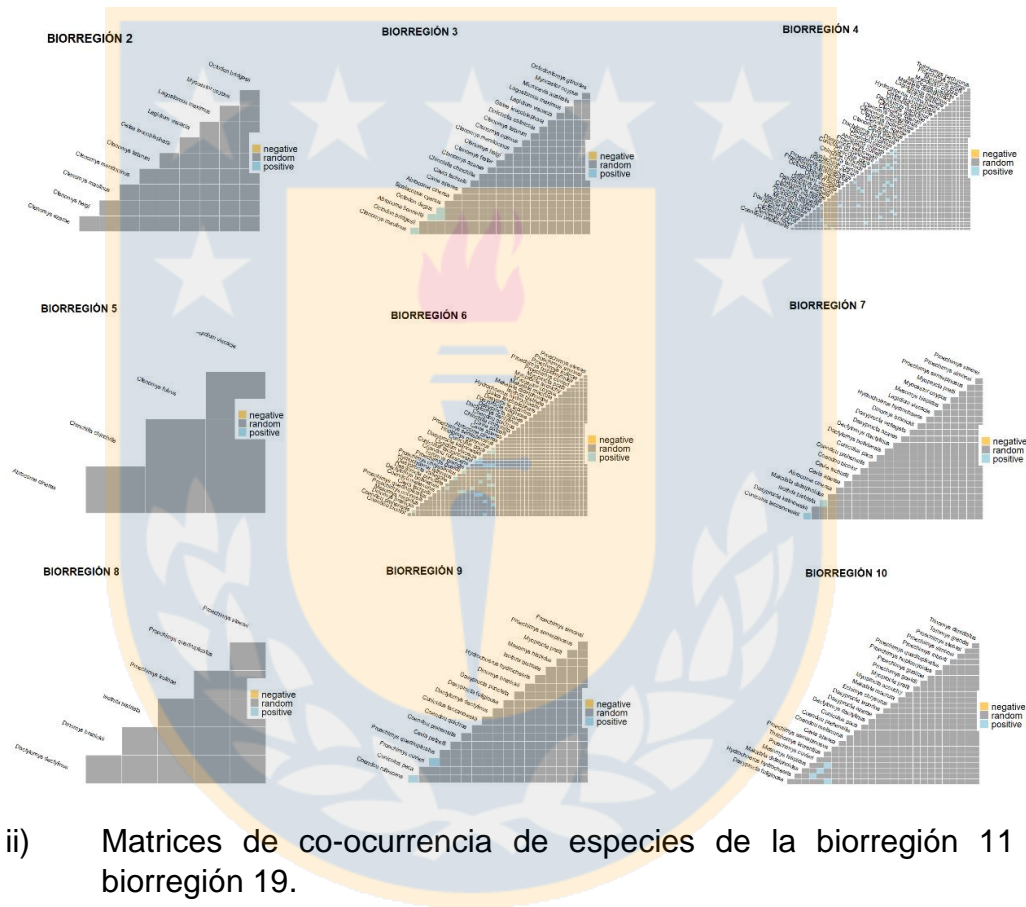
<i>Ctenomys argentinus</i>	2	11
<i>Ctenomys dorbignyi</i>	2	11
<i>Ctenomys yolandae</i>	2	11
<i>Myoprocta acouchy</i>	2	11
<i>Octodontomys gliroides</i>	2	11
<i>Trinomys iheringi</i>	2	11
<i>Echimys chrysurus</i>	2	10
<i>Proechimys goeldii</i>	2	10
<i>Thrichomys inermis</i>	2	10
<i>Toromys grandis</i>	2	9
<i>Trinomys dimidiatus</i>	2	9
<i>Cavia patzelti</i>	2	8
<i>Chaetomys subspinosus</i>	2	8
<i>Ctenomys fulvus</i>	2	8
<i>Ctenomys rionegrensis</i>	2	8
<i>Dasyprocta kalinowskii</i>	2	8
<i>Proechimys kulinae</i>	2	8
<i>Thrichomys pachyurus</i>	2	8
<i>Octodon bridgesii</i>	2	7
<i>Hydrochoerus isthmius</i>	3	140
<i>Dasyprocta variegata</i>	3	52
<i>Ctenomys torquatus</i>	3	14
<i>Phyllomys pattoni</i>	3	14
<i>Coendou melanurus</i>	3	13
<i>Cavia tschudii</i>	3	12
<i>Chinchilla chinchilla</i>	3	12
<i>Trinomys setosus</i>	3	12
<i>Coendou bicolor</i>	3	10
<i>Dactylomys boliviensis</i>	3	10
<i>Hoplomys gymnurus</i>	3	10
<i>Thrichomys laurentius</i>	3	10

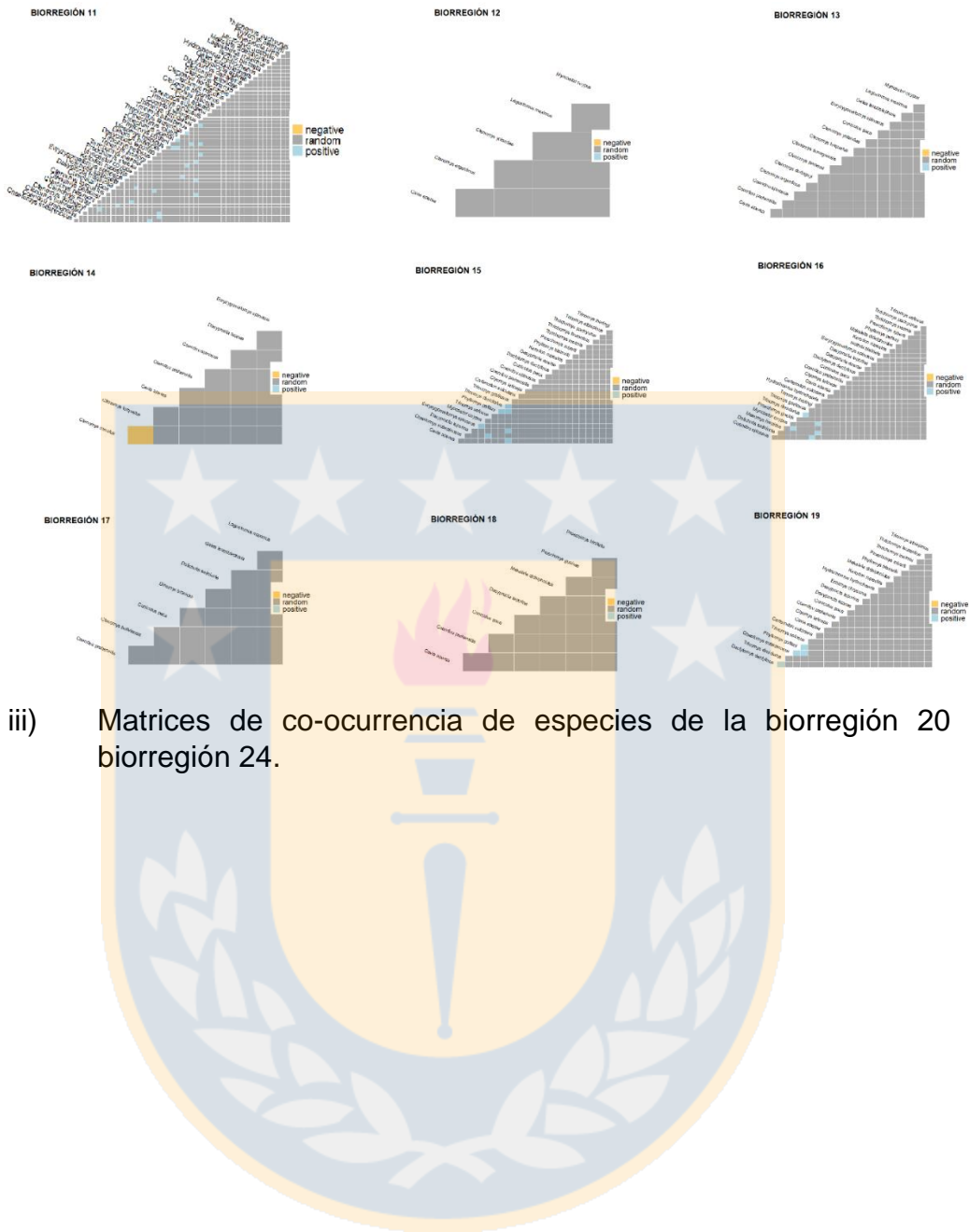
<i>Dolichotis salinicola</i>	3	8
<i>Kerodon rupestris</i>	3	8
<i>Proechimys roberti</i>	3	8
<i>Proechimys guairae</i>	4	33
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	4	23
<i>Dasyprocta punctata</i>	4	18
<i>Coendou rufescens</i>	4	15
<i>Coendou spinosus</i>	4	15
<i>Abrocoma cinerea</i>	4	13
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	4	13
<i>Proechimys simonsi</i>	4	12
<i>Proechimys steerei</i>	4	11
<i>Microcavia australis</i>	4	10
<i>Proechimys cuvieri</i>	4	10
<i>Coendou quichua</i>	4	9
<i>Makalata didelphoides</i>	4	9
<i>Makalata macrura</i>	4	8
<i>Proechimys quadruplicatus</i>	5	33
<i>Lagostomus maximus</i>	5	17
<i>Mesomys hispidus</i>	5	15
<i>Dasyprocta leporina</i>	6	35
<i>Lagidium viscacia</i>	6	31
<i>Dasyprocta azarae</i>	6	21
<i>Myoprocta pratti</i>	6	18
<i>Isothrix bistrata</i>	6	12
<i>Dactylomys dactylinus</i>	7	21
<i>Galea leucoblephara</i>	7	11
<i>Cuniculus taczanowskii</i>	8	23
<i>Dinomys branickii</i>	8	20
<i>Proechimys semispinosus</i>	9	235
<i>Myocastor coypus</i>	9	18

<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	9	16
<i>Coendou prehensilis</i>	15	24
<i>Cuniculus paca</i>	16	124
<i>Cavia aperea</i>	16	36

VI) Matrices de Co-ocurrencia

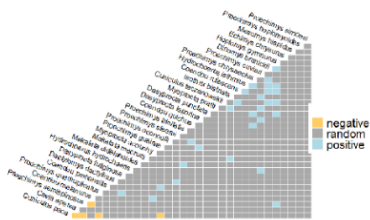
i) Matrices de co-ocurrencia de especies de la biorregión 2 a 10.



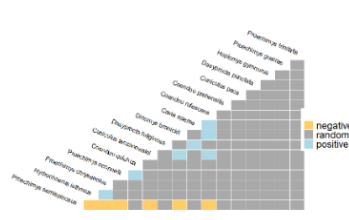


iii) Matrices de co-ocurrencia de especies de la biorregión 20 a la biorregión 24.

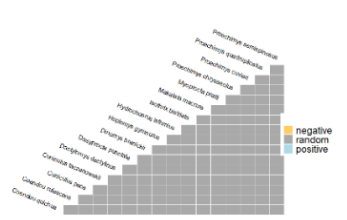
BIORREGIÓN 20



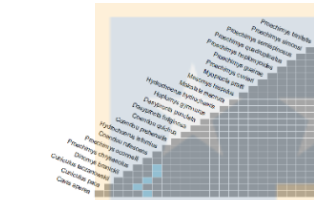
BIORREGIÓN 21



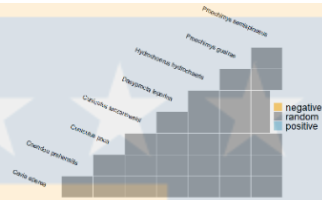
BIORREGIÓN 22



BIORREGIÓN 23



BIORREGIÓN 24



VII) DOI de registros descargados de GBIF.

<i>Galea comes</i>	GBIF.org (13 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.4j6caj
<i>Microcavia niata</i>	GBIF.org (14 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.tswbd7
<i>Hydrochoerus isthmius</i>	GBIF.org (14 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.7gcwtf
<i>Dasyprocta iacki</i>	GBIF.org (14 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.uhjn8n
<i>Dasyprocta croconoto</i>	GBIF.org (14 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.j8a5ht
<i>Dasyprocta kalinowskii</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.752xvy

<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.v23hx2
<i>Dasyprocta variegata</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.6txjkj
<i>Lagidium ahuacaense</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.khjt9n
<i>Abrocoma boliviensis</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.rdc8ut
<i>Abrocoma famatina</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.2q67bn
<i>Ctenomys dorsalis</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.hh9zau
<i>Ctenomys emilianus</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.qpmnbz
<i>Ctenomys fochi</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.9mnwhr
<i>Ctenomys knighti</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.5neyfk
<i>Ctenomys peruanus</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.7q8sgx
<i>Ctenomys pontifex</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.f6wjgb
<i>Ctenomys validus</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.hfr7m6
<i>Ctenomys viperinus</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.4q5uwx
<i>Ctenomys yolandae</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.8h79cn
<i>Olallamys edax</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.dszzqu

<i>Diplomys caniceps</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.xbugeh
<i>Echimys saturnus</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.xt7n2f
<i>Pattonomys carrikeri</i>	GBIF.org (15 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.b2y94u
<i>Proechimys chrysaеolus</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.2jyekb
<i>Proechimys decumanus</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.w7w46h
<i>Proechimys echinothrix</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.u8m4b4
<i>Proechimys gardneri</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.uhs2ns
<i>Proechimys goeldii</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.zh8pdp
<i>Proechimys guairae</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.c3jxj5
<i>Proechimys hoplomyoides</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.kqn5pk
<i>Proechimys kulinae</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.x82vcj
<i>Proechimys mincae</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.b84f7c
<i>Proechimys oconnelli</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.yfwbzq
<i>Proechimys quadruplicatus</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.vg39cf
<i>Proechimys semispinosus</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.gs8exm

<i>Proechimys trinitatis</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.emb7qa
<i>Proechimys pattoni</i>	GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.srjm4v
<i>Cuniculus paca</i>	GBIF.org (07 January 2022) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.eeyxhw

