

Biogeografía ecológica de los ensamblajes de pequeños mamíferos en los Andes centrales de Argentina

Agustina NOVILLO & Ricardo A. OJEDA

Grupo de Investigaciones de la Biodiversidad (GIB) – IADIZA – CCT Mendoza. Av. Ruiz Leal s/n. Parque General San Martín (5500), Mendoza, Argentina.

Abstract: Ecological biogeography of small mammal assemblages in the central Andes of Argentina.

The Andes constitutes an extensive mountain range and a true laboratory for the study of the evolution of South American biota. In recognition to José Yepes, one of the pioneers in characterizing the distribution of mammals of Argentina we seek in this contribution to synthesize, from ecological biogeography, the knowledge we have about the diversity patterns of small mammals of the Central Arid Andes (ACA). We characterize regional and local patterns of rodent richness and endemism as a function of latitude, altitude and area. At regional scale, we constructed a species database using species range maps, meanwhile at the local scale, we conducted small mammal surveys using standardized techniques along 4 elevational transects between 32°S and 35°S. Among the results, we highlight, at regional level: a) a high number of endemisms (> 50%); b) richness increase with elevation, and c) endemic species – area relationship. Among the results at local level we stress: d) richness increases with elevation, mean precipitation and topographic heterogeneity, and e) greater abundance at intermediate elevations. Biogeographic-ecological research allows us to depict patterns of composition and distribution of the central Andean biodiversity, and assess some of its causal factors. However, the long term conservation of the Andes requires not only solid biological / ecological knowledge but also conservation policies that integrate the biological, social and cultural dimensions of the Andean ecosystem. This approach seems the most appropriate alternative in the face of the different impacts induced by man and the climate change in the region.

Key words: Rodents, Andes, environmental gradient, species diversity.

Resumen: Los Andes constituyen una de las cadenas montañosas más extensas del planeta y un verdadero laboratorio para el estudio de la evolución de la biota sudamericana. En homenaje a José Yepes, uno de los pioneros en caracterizar la distribución de mamíferos de Argentina, buscamos en esta contribución sintetizar, desde la biogeografía ecológica, el conocimiento que tenemos sobre los patrones de diversidad de pequeños mamíferos de los Andes Centrales Áridos (ACA) y los factores causales. Caracterizamos, a nivel regional y local, los patrones de riqueza de roedores y endemismos en función de latitud, altitud y área. A escala regional, generamos una base de datos a partir de rangos de distribución de las especies, mientras que a escala local se realizaron muestreos en 4 transectas altitudinales entre los 32°S y 35°S. Entre los resultados destacamos, a escala regional: a) un elevado número de endemismos (> 50 %); b) aumento de riqueza con la altura, y c) relación especies endémicas – área. A escala local destacamos: d) la riqueza incrementa con la altura, precipitación media y heterogeneidad topográfica, y e) mayor abundancia en alturas intermedias.

Palabras clave: Roedores, Andes, gradientes ambientales, diversidad.

INTRODUCCIÓN

Sobre la base de los estudios de Oldfield Thomas y destacando el valor de las colecciones científicas como base para diversos estudios taxonómicos y de faunas regionales, José Yepes es uno de los pioneros, junto a Angel Cabrera, de caracterizar la distribución geográfica de los mamíferos de Argentina (1930, 1937, 1938, 1941; véase García, 2018 para una síntesis biográfica de

Yepes) y el primero en sintetizar la zoogeografía de mamíferos de la provincia de Mendoza (1936). No obstante el limitado relevamiento regional, escaso número de ejemplares y conocimiento taxonómico de un reducido número de especies, Yepes caracteriza a los mamíferos de Mendoza a modo de “catálogo documentado”, según sus palabras, dentro de 5 divisiones o provincias zoológicas propuestas por Lahille (1898), una de las cuales es la “provincia andina”, o equivalente a

la región montañosa de los Andes centrales que tratamos en el presente trabajo.

Los ecosistemas montañosos han desempeñado un papel importante en la evolución y distribución de la biodiversidad (Lomolino, 2001; Körner, 2000). La orogenia de la Cordillera de los Andes tuvo un impacto substancial en el desarrollo y evolución biótica de la Región Neotropical, imponiendo barreras físicas y limitantes altitudinales a la distribución de numerosos taxa y a la migración de distintos linajes (Patterson *et al.*, 2012).

La influencia climática de la orogenia Andina ha determinado cambios en el paisaje, originando un mosaico de nuevos ambientes y ecosistemas áridos (ej. Patagonia y Puna), con una amplia variedad de relieves topográficos, climas y hábitats. Esto contribuyó al desarrollo de una gran diversidad biótica en la cordillera de los Andes y mantenimiento de numerosos endemismos (Hershkovitz, 1969; Patterson & Pascual, 1972; Reig, 1981, 1986; Marquet, 1994). El levantamiento de los Andes, promovió el aislamiento de organismos de tierras bajas a ambos lados y en los sectores más altos de la cordillera (Marshall, 1979; Palma, *et al.*, 2005; Brumfield & Edwards, 2007), y actuó como corredor norte - sur y sur-norte durante el gran intercambio biótico-americano (Gabi-Marshall, 1979).

Los patrones de diversidad a escala global y regional a menudo se asocian con gradientes de latitud y elevación (Simpson, 1964; Terborgh, 1977; Rahbek, 1995, 1997; Rosenzweig, 1995; Brown, 2001; Lomolino, 2001). Así, la disminución de la diversidad a medida que aumenta la latitud es uno de los patrones más generalizados. Este ha sido registrado en numerosos taxa, actuales y extintos, y a diferentes escalas, desde local a global (Willig *et al.*, 2003; Willig & Presley, 2013). La latitud puede ser considerada un sustituto de varios factores, entre los que se destaca el área, el clima, la productividad, la heterogeneidad topográfica y la altura (Willig & Bloch 2006; Badgley & Fox 2000; Currie *et al.*, 2004). En el caso de los mamíferos, la forma y fuerza de este patrón varía según el grupo de mamíferos estudiados (Mares & Ojeda, 1982; Ruggiero, 1994, Ruggiero *et al.*, 1998).

Los gradientes altitudinales de diversidad constituyen uno de los patrones biogeográficos más conocidos y estudiados, remontándose a los trabajos de Darwin (1839, 1859) en los Andes centrales de Chile; Wallace (1876, 1878) en Indonesia; Merriam (1890); Whittaker (1960); Whittaker & Niering (1965) y Brown (1971) para

Norte América, entre otros. Actualmente se conocen 5 patrones generales sobre la relación de la diversidad de especies con la elevación: 1) el número de especies disminuye monotónicamente con la elevación; 2) riqueza alta en la porción inferior del gradiente que se mantiene en forma de meseta, seguida por una disminución de la riqueza; 3) riqueza alta en elevaciones bajas con un máximo de diversidad encontrado en alturas intermedias; 4) pico de riqueza de especies en altura intermedia, es decir un pico unimodal de diversidad. 5) la riqueza de especies aumenta con la elevación (Martin, 1958; Wake *et al.*, 1992; Grytnes *et al.*, 2007; Novillo & Ojeda, 2012, Novillo & Ojeda, 2014). Algunas de las posibles explicaciones para estos patrones, establecen que los sitios de mayor diversidad se relacionan con regiones de condiciones ambientales óptimas, o bien pueden registrarse en zonas donde las especies se superponen, o en lugares donde comunidades de vegetación distintas se encuentran en estrecha proximidad (Lomolino, 2001).

Los factores causales de los patrones de diversidad pueden agruparse en 4 categorías: clima, espacio, historia evolutiva y procesos ecológicos (Pianka, 1966; Gaston, 2000; McCain, 2007). Las hipótesis climáticas se basan en la variación de variables abióticas como temperatura, precipitación y humedad, entre otras. Las hipótesis espaciales incluyen la relación especie-área clásica (SAR). Esta expone un aumento de riqueza a medida que aumenta el área (Rosenzweig, 1995). Y puede explicarse mediante dos mecanismos: 1) la probabilidad de extinción es menor en áreas mayores (MacArthur & Wilson, 1967), y 2) áreas mayores contienen mayor diversidad de ambientes, favoreciendo la coexistencia de un mayor número de especies (Simberloff, 1976). La historia evolutiva, se refleja en la variación de las tasas de especiación, extinción y edad de los clados. Y las hipótesis ecológicas incluyen, los efectos ecotonaes, la competencia, la heterogeneidad y la complejidad del hábitat, entre otros. También es necesario remarcar que los patrones de diversidad y sus factores causales varían en función del tamaño de rango de distribución de las especies. En general, especies con rangos geográficos pequeños tienden a mostrar un patrón de riqueza diferente al de las especies con distribuciones más extendidas (Jetz *et al.*, 2004).

Los estudios sobre gradientes de diversidad a lo largo de los Andes se han centrado principalmente en ambientes tropicales y húmedos (Patterson *et al.*, 1998; Brehm & Fiedler, 2003; Kattan & Franco, 2004; Herzog *et al.*, 2005, Ferro

& Barquez, 2009; Ferro, 2013, etc), destacando la relación especie - energía (en un sentido amplio, teniendo en cuenta temperatura y productividad- Wright, 1983), y el equilibrio hídrico como principales determinantes de los gradientes de diversidad (Bini *et al.*, 2004). Estudios similares sobre la porción árida de los Andes son relativamente escasos y la mayoría se refieren al desierto de altura de la Puna (Pearson & Pearson-Ralph, 1978; Marquet, 1994).

En este trabajo caracterizamos, por un lado, los patrones de diversidad de especies y endemismos de roedores en función de latitud, altitud y área en los Andes áridos centrales, tanto a nivel regional, entre los 8° y 42° S (Young *et al.*, 2007; Sempere *et al.*, 2008) como a nivel local (Provincia de Mendoza). Por otro lado, analizamos los factores topográficos, climáticos y espaciales involucrados en el modelado de estos patrones.

METODOLOGÍA

Para el análisis de los patrones de distribución de las especies de roedores andinos, a escala regional, se utilizaron 2 aproximaciones: 1) se analizaron los patrones de distribución para todas las especies presentes en la región de estudio propuesta (ensamble total); 2) se utilizaron solo las especies endémicas. Para la escala local se consideró el *pool* de especies registradas en muestreos de campo.

Escala regional

Área de estudio: El área de estudio propuesta como escala regional, se encuentra en el segmento central de los Andes (desde los 8°S hasta los 42° S) (Fig. 1A) y se denomina Andes Centrales Áridos (ACA). Presenta una extensión altitudinal desde los 800 hasta los 6000 msnm. Para generar una base de datos de ocurrencia de pequeños mamíferos pertenecientes a los ACA, se utilizaron las áreas de distribución confeccionadas en la base de datos Natureserver (Patterson *et al.*, 2007), las cuales fueron ajustadas mediante bibliografía actualizada. Se utilizó literatura científica general y particular de la región de estudio (Pearson, 1982; Redford & Eisenberg, 1992; Marquet *et al.*, 1998; Díaz & Barquez, 2002; Wilson & Reeder, 2005). Los rangos de distribución se utilizaron para confeccionar una matriz de presencia y ausencia por bandas latitudinales y altitudinales. El rango latitudinal se dividió en bandas de 2 grados y el altitudinal en bandas de 200 m (Hurlbert & Jetz, 2007). Se cuantificó el número de especies presentes en cada banda para

examinar la relación entre el número de especies y la latitud-altitud. Se documentaron patrones de riqueza de especies a lo largo del gradiente usando modelos lineales generalizados. Cada modelo lineal generalizado se comparó utilizando el criterio de información de Akaike (AIC).

El área por banda altitudinal se calculó a partir de un modelo de elevación (Jarvis *et al.*, 2008). Se realizó un proceso de reclasificado de este DEM en bandas de 200 m de altura y para cada banda se calculó el área mediante la herramienta "zonal statistics" de ArcGis 9.1. Para calcular el efecto del área a lo largo de los ACA, se realizaron regresiones lineales log-log entre la riqueza y el tamaño del área (latitudinal y altitudinal). Calculamos los valores de riqueza corregidos por el tamaño del área utilizando el método curvilíneo ($c = S / A^z$, siendo c = estimación de la diversidad de área corregida, S = riqueza de especies, A = tamaño del área y z = factor constante. Se utilizó un valor z específico de taxón para pequeños mamíferos no voladores ($z = 0,22$) calculado por McCain (2007).

Escala local

El estudio se realizó en los Andes centrales de Argentina, ubicados entre los 30° S y 36° S en la provincia de Mendoza (Fig. 1B). El área localizada en las ecoregiones de los Altos Andes y Monte, se caracteriza por una vegetación que varía desde matorrales, en las estribaciones andinas (1300 m sobre el nivel del mar), hasta arbustos enanos, gramíneas y hierbas, en elevaciones más altas (3300 m sobre el nivel del mar) (Martínez Carretero & Méndez, 1992; Méndez *et al.*, 2006).

Se establecieron 4 transectas de muestreo, ubicadas entre los 30° y 36° de latitud sur (TU, TT, TD, VH; Fig. 1b). Cada transecta presenta un rango altitudinal desde los 1300 a 3300 msnm. En cada una de ellas se seleccionaron 5 sitios de muestreo a distintas alturas (1300, 1800, 2300, 2800, 3300 msnm). En cada sitio se colocaron 150 trampas tipo Sherman de captura viva, abarcando la mayor cantidad de ambientes posibles. Cada sesión de trampeo consistió en 3 noches por sitio. Las trampas fueron cebadas con pasta de maní y avena arrollada. El estudio se desarrolló durante dos años consecutivos, relevando todas las transectas en dos oportunidades. El esfuerzo de muestreo total fue de 18000 noches trampa.

Para la caracterización de la estructura de los ensambles (riqueza, abundancia y equitatividad) utilizamos curvas de rango abundancia (Whittaker, 1972). En estas curvas las especies se grafican en secuencias/rangos desde las más

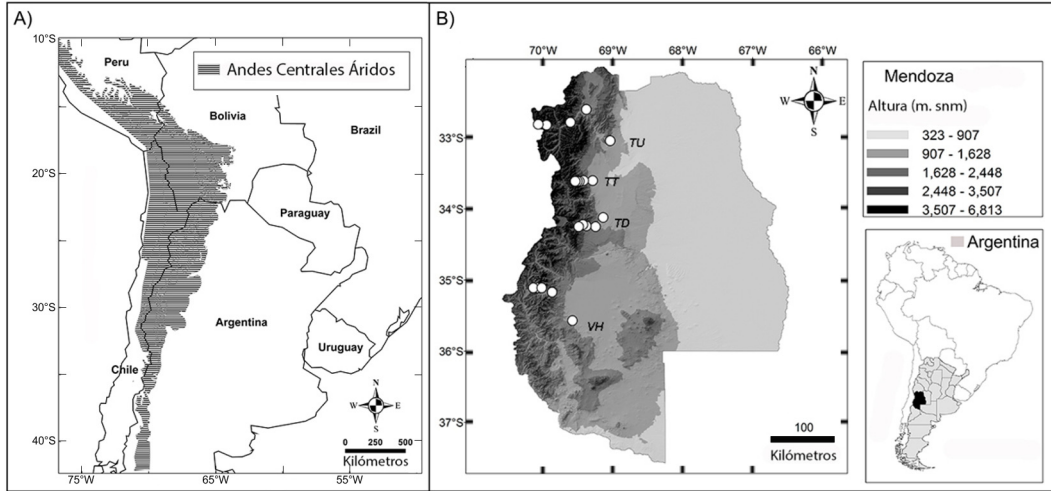


Fig. 1. A) Mapa de la ubicación geográfica de los Andes Centrales Áridos. B) Ubicación de la zona de estudio en los Andes centrales de Argentina, Provincia de Mendoza. Se registra el gradiente en elevación y las 4 transectas altitudinales. TU: transectaUspallata; TT: transectaTunuyán; TD: Transecta Laguna del Diamante; VH: transecta Valle Hermoso.

abundantes a las menos abundantes a lo largo del eje X. A su vez sobre este eje se puede observar el número de especies presentes en el ensamble, cuanto más extenso, mayor riqueza presenta el ensamble. Estas curvas, también nos dan información sobre que modelo de abundancia describe mejor nuestros datos. Las curvas muy espinadas representan ensambles con alta dominancia (distribuciones geométricas o series logarítmicas), mientras que curvas con menor pendiente (distribución “log normal” o en “vara quebrada”) dan cuenta de una mayor equitatividad (Magurran, 2004).

Para cuantificar la variación de riqueza de pequeños mamíferos a lo largo del gradiente altitudinal se utilizó el número de especies por banda altitudinal. La relación entre la riqueza y la elevación se evaluó utilizando modelos lineales generalizados y mediante análisis polinómico. El modelo de mejor ajuste se seleccionó utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) y, para los modelos que presentaron diferencias AIC menores de 2, se consideró el criterio R^2 .

El efecto del clima y la topografía sobre la diversidad de pequeños mamíferos se evaluó utilizando modelos lineales generalizados mediante selección por diferencias de AIC y criterio R^2 (Crawley, 1993), utilizando el software SAM (“Spatial Analysis in Macroecology”, Rangel *et al.*, 2010).

Para separar los efectos conjuntos e independientes de clima, topografía y espacio, se llevó a

cabo un análisis de partición de la varianza. Este análisis se llevó a cabo mediante el uso de regresiones parciales (Legendre & Legendre, 1998, Lobo *et al.*, 2002, Hortal *et al.*, 2008). Utilizamos la ecuación polinomial de tercer grado (análisis de superficies de tendencias – Legendre & Legendre, 1998) como un proxy para los descriptores espaciales. Estos análisis se realizaron en el software R, versión 2.15.2 (R Development Core Team 2012).

RESULTADOS

Escala regional

A lo largo de los ACA se registra un total de sesenta y siete especies de pequeños mamíferos no voladores, pertenecientes a 7 familias y 26 géneros (Apéndice 1). Treinta y tres (49%) son endémicas del área de estudio propuesta.

La riqueza de especies a lo largo del gradiente latitudinal mostró un patrón bimodal (Fig. 2A), un pico de riqueza se registró a 18° S con 34 especies y un segundo pico de 25 especies ocurrió a los 36° S. Se encontró el mismo patrón bimodal para especies endémicas, mostrando menos especies en altas latitudes. El patrón altitudinal de riqueza mostró un pico entre los 3000 y 3500 msnm. Las especies totales presentaron una forma de joroba no simétrica, con una riqueza de especies decreciente en altas elevaciones. Por otra parte, las especies endémicas presentaron una forma simétrica con una disminución en la

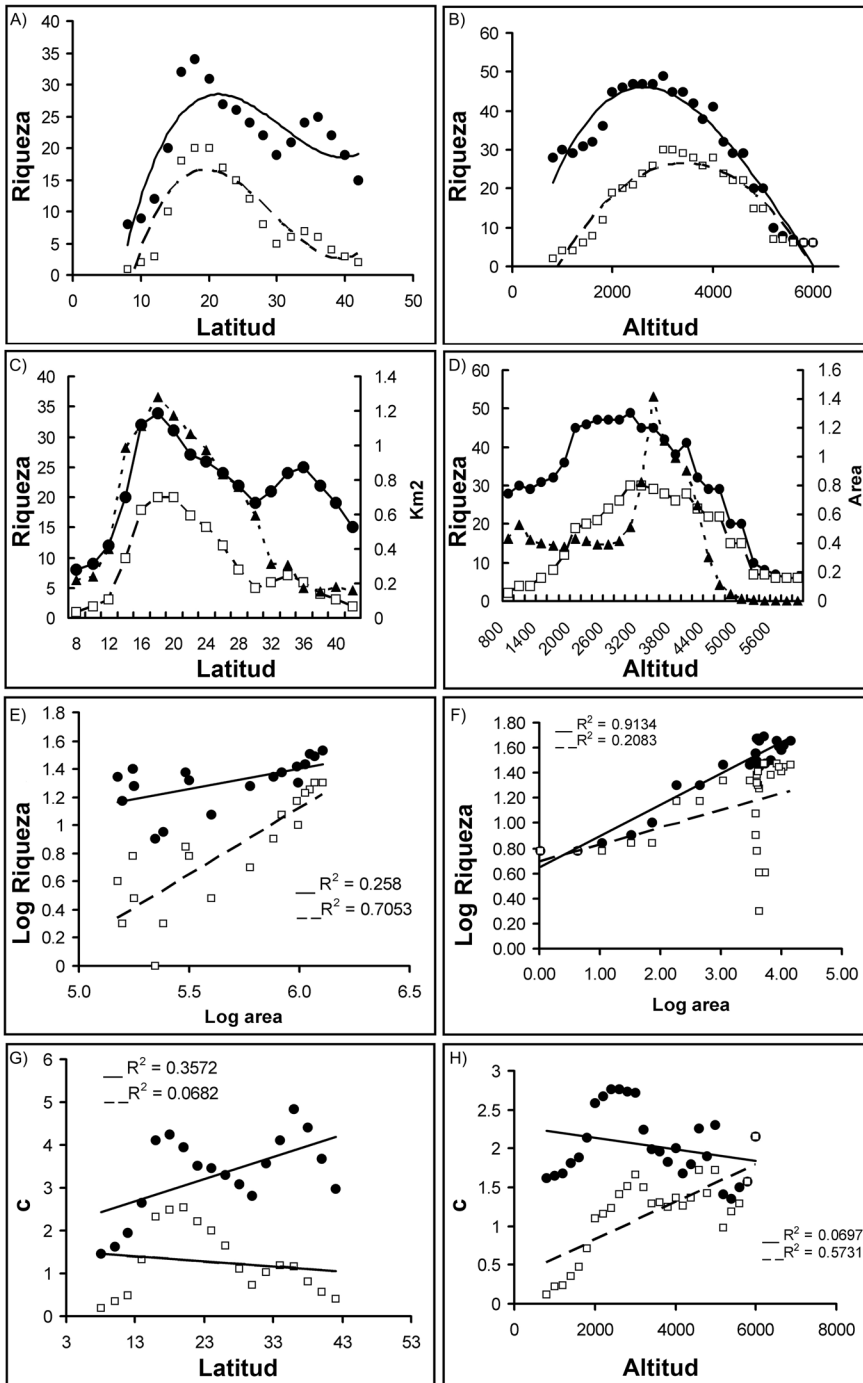


Fig. 2. A) patrón latitudinal de variación de la riqueza de especies. B) patrón altitudinal de variación de la riqueza de especies. C) Distribución de la riqueza y el área a lo largo del gradiente latitudinal. D) Distribución de la riqueza y el área a lo largo del gradiente altitudinal. E) Relación Log-log entre riqueza de especies y área por banda latitudinal. F) Relación Log-log entre riqueza de especies y área por banda altitudinal. G) Relación entre la riqueza corregida por área (c) y la latitud. H) Relación entre la riqueza corregida por área (c) y la altitud. Círculos negros: todas las especies. Cuadrados blancos: especies endémicas. Triángulos negros: área.

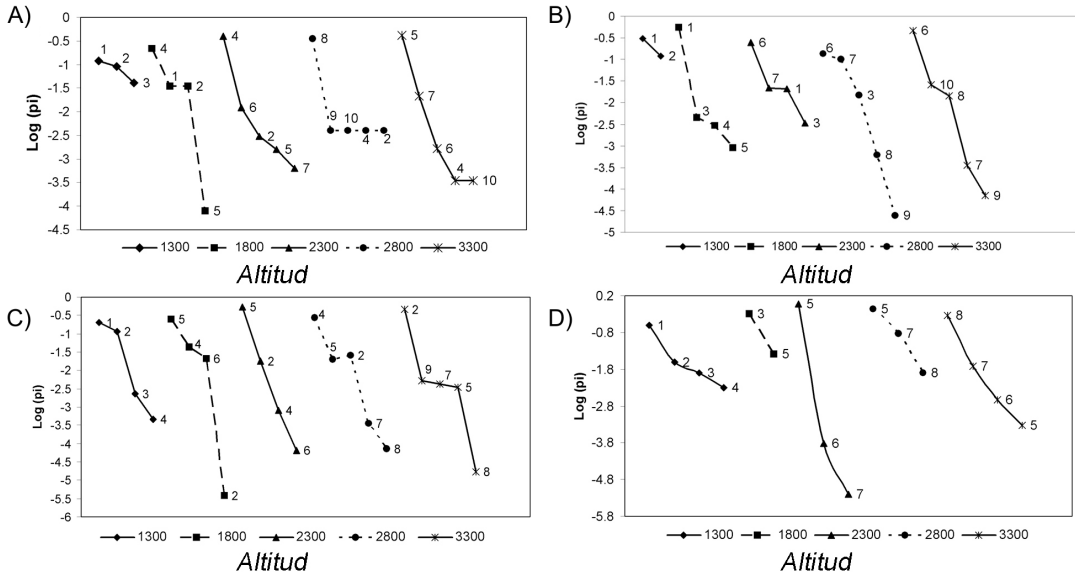


Fig. 3. Curvas rango abundancia para cada transecta altitudinal. A) Transecta Las Leñas-Valle Hermoso (VH); B) Transecta Laguna del Diamante (TD); C) Transecta Tunuyán (TT); D) Transecta Uspallata (TU). 1) *E. morgani*, 2) *P. xanthopygus*, 3) *Phyllotis*, 4) *A. olivacea*, 5) *E. chinchilloides*, 6) *L. micropus*, 7) *A. andina*, 8) *C. macronyx*, 9) *Akodon spegazzinii*, 10) *E. mordax*, 11) *G. griseoflavus*; 12) *E. moreni*; 13) *C. musculus*; 14) *A. dolores*. Log (pi) = especies relative abundace.

riqueza de especies hacia ambos extremos del gradiente (Fig. 2B).

El tamaño del área varía a lo largo de ambos gradientes. A los 30° S, se detectó una fuerte disminución en el tamaño de área, que coincidió con una disminución en la riqueza de especies para ambos conjuntos de datos (especies totales y endémicas, Fig. 2C). El tamaño de área para las bandas latitudinales representó el 25% de la variación de la riqueza para las especies totales ($R^2 = 0,25$; $p = 0,04$) y el 70% para las especies endémicas ($R^2 = 0,70$; $p < 0,001$) (Fig. 2E).

Cuando se utilizó la estimación de riqueza corregida por el área ($c = SA^2$) la relación con la latitud fue positiva para las especies totales ($R^2 = 0,35$; $p = 0,014$) y ninguna tendencia significativa para las especies endémicas ($R^2 = 0,06$; $p = 0,3$) (Fig. 2G).

A lo largo del gradiente altitudinal el tamaño del área presentó sus valores máximos en alturas intermedias (3000-4500 m) (Fig. 2D). La relación entre la riqueza y el área representó el 90% de la variación del gradiente altitudinal para el conjunto de especies totales ($R^2 = 0,91$; $p < 0,001$) y el 20% para el conjunto endémico ($R^2 = 0,20$; $p = 0,01$) (Fig. 2F). Cuando la riqueza de especies se ajustó por tamaño de área, no hubo relación significativa a lo largo del gradiente altitudinal para el grupo de especies total ($R^2 = 0,06$; $p = 0,18$).

Mientras que para las especies endémicas la relación fue positiva y significativa, representando el 57% de la variación de riqueza con altitud ($R^2 = 0,57$; $p < 0,001$) (Fig. 2H). Los polinomios de tercer orden fueron considerados los mejores modelos para explicar los gradientes latitudinales y de elevación (Tabla 1).

Escala local

A escala local cuantificamos 9 géneros y 14 especies de roedores sigmodontinos (*Abrothrix olivacea*, *Abrothrix andina*, *Akodon spegazzinii*, *Akodon dolores*, *Phyllotis xanthopygus*, *Calomys musculus*, *Chelemys macronyx*, *Euneomys chinchilloides*, *Euneomys mordax*, *Graomys griseoflavus*, *Loxodontomys micropus*, *Eligmodontia moreni*, *Eligmodontia morgani* y *Phyllotis sp.*). Se capturó un total de 1833 individuos con un éxito de captura total del 10%; el mayor éxito de captura (16% a 29%) se registró en alturas intermedias (entre 1800 y 2300 msnm).

Cada transecta altitudinal presentó diferentes patrones comunitarios, en cuanto a la composición de especies, riqueza y equitatividad de los ensambles. A lo largo de la transecta Las Leñas - Valle Hermoso (VH) (35° S) se registraron 10 especies de pequeños mamíferos (Fig. 3A). Las bandas altitudinales inferiores (1300 -

Tabla 1. Relación entre la riqueza corregida por área (c) y la latitud y altitud.

	Modelo	AIC		dAIC		Peso	
		c-Ts	c_Es	c-Ts	c_Es	c-Ts	c_Es
Patrón latitudinal	Linear	46.8	46.4	4.1	22.5	0.06	<0.001
	Cuadrático	43.1	33.6	0.4	9.7	0.41	0.007
	Cúbico	2.7	23.9	0	0	0.51	0.99
Patrón altitudinal	Linear	35.3	22.4	19.2	18.6	<0.001	<0.001
	Cuadrático	27.7	12.5	11.6	8.8	0.003	0.01
	Cúbico	16.1	3.7	0	0	0.99	0.98

Comparaciones entre modelos lineales, cuadráticos y cúbicos. La negrita indica el mejor modelo. c-Es: especies endémicas; c-Ts: especie total; AIC: criterio de información de Akaike; dAIC: delta AIC; desviación; peso: pesos Akaike.

1800 msnm) mostraron menos especies que las más altas (2300 - 2800 - 3300 msnm). Por otro lado, las bandas más bajas presentaron mayor equitatividad que las más altas. La dominancia de las especies también varió con la altitud; *E. morgani* se registró como especie dominante a 1300 (msnm), mientras que *A. olivacea* dominó entre 1800 y 2300 (msnm); *C. macronyx* lo es a 2800 (msnm) y *E. chinchilloides* a 3300 (msnm).

A lo largo de la transecta de Laguna del Diamante (TD) se registraron 10 especies que pertenecen a 7 géneros (Fig. 3B). La mayor riqueza correspondió con los sitios más elevados 2800 - 3300 (msnm). La dominancia de las especies también varió con la altitud; *E. morgani* fue dominante en sitios entre 1300 - 1800 (msnm), mientras que *A. olivacea* fue dominante en los sitios entre 2300 - 3300 (msnm).

La transecta de Tunuyán (TT) exhibió 9 especies de 7 géneros. La mayor riqueza y equitatividad de especies se registró entre los 2800 y 3300 msnm (Fig. 3C). En esta transecta, las especies dominantes difirieron para cada banda altitudinal (*E. moreni* a 1300 msnm, *P. xanthopygus* a 1800 y 2300 msnm, *A. spegazzinii* a 2800 msnm y *A. andina* a 3300 msnm).

En la transecta Uspallata (TU) se registraron 8 especies y 7 géneros. Los sitios intermedios registraron valores de riqueza más bajos, mientras que los 1300 (msnm) y los 3300 (msnm) registraron mayor riqueza y equitatividad (Fig. 3D). Los sitios más bajos fueron dominados por *C. musculus* 1300 (msnm) y *E. moreni* 1800 (msnm). *P. xanthopygus* fue la especie dominante en las bandas intermedias 2300 y 2800 (msnm); y la banda altitudinal más alta 3300 (msnm) presentó a *E. chinchilloides* como especie dominante.

La riqueza de especies de pequeños mamíferos mostró una relación monótonica positiva con la elevación (29,19% de varianza explicada) (Fig. 4A). Mientras que el patrón de abundancia evidenció una relación unimodal, con la mayor abundancia en alturas intermedias (55,95% de varianza explicada) (Fig. 4B).

Varios predictores explicaron el patrón de elevación observado para la riqueza de especies (Tabla 2). La riqueza de especies se asoció positivamente con la precipitación media anual y la heterogeneidad topográfica, y se asoció negativamente con temperatura mínima, disminuyendo a medida que la temperatura aumentaba (Fig. 5A).

La partición de la varianza muestra que las variables seleccionadas explican un 84% de la variación de la riqueza. El efecto puro de cada subconjunto de predictores (clima y topografía) fue similar y moderado (8,4% y 13%, respectivamente). Mientras que el efecto del espacio representó el 7,4% de la variación de la riqueza. El efecto conjunto del clima y topografía explican un 35% de la variación de la riqueza, mientras que el efecto puro de la topografía explicó un 13%. El efecto combinado del clima y el espacio representó el 12% de la variación de la riqueza total (Fig. 5B).

DISCUSIÓN

Más del 50% de los pequeños mamíferos de los Andes Áridos Centrales de Sudamérica son endémicos. Este alto grado de endemismo apoya observaciones anteriores sobre el rol determinante de la formación de ambientes áridos a grandes alturas producidos por el levantamiento de

Tabla 2. Efectos climáticos y topográficos sobre la riqueza de especies. Selección de modelos basados en diferencias de AIC y en criterio R^2 .

Modelo climático: riqueza~AMT+MTCM+T(sd)+TAR*TMDR+AP+P(cv)+PET+AET+NDVI					
Variabes	nVar	R^2	AICc	Delta AICc	AICcwi
AP	1	0.586	53.18	0	0.105
MTCM + AP	2	0.632	53.992	0.812	0.07
AMT + AP	2	0.623	54.459	1.278	0.055
AP + PET	2	0.615	54.902	1.722	0.044
AP + P(cv)	2	0.596	55.872	2.692	0.027

Modelo topográfico: riqueza~Slope(sd)+DEM(rg)+NDVI (sd)					
Variabes	nVar	R^2	AICc	Delta AICc	AICcwi
Slope(sd) + DEM(rg) + DEM(rg)2	3	0.542	61.956	0	0.292
DEM(rg) + Slope(sd)2 + DEM(rg)2	3	0.54	62.05	0.094	0.279
DEM(rg) + DEM(rg)2	2	0.446	62.175	0.22	0.262
DEM(rg) + Slope(sd)	2	0.343	65.569	3.613	0.048

PMA: precipitación anual; TMMF: temperatura mínima del mes mas frio; PET: evapotranspiración potencial; P(cv): coeficiente de variación de la precipitación. Pendiente (sd): desvío estándar de la pendiente; Dem (rg): Rango de elevación. La negrita indica el mejor modelo.

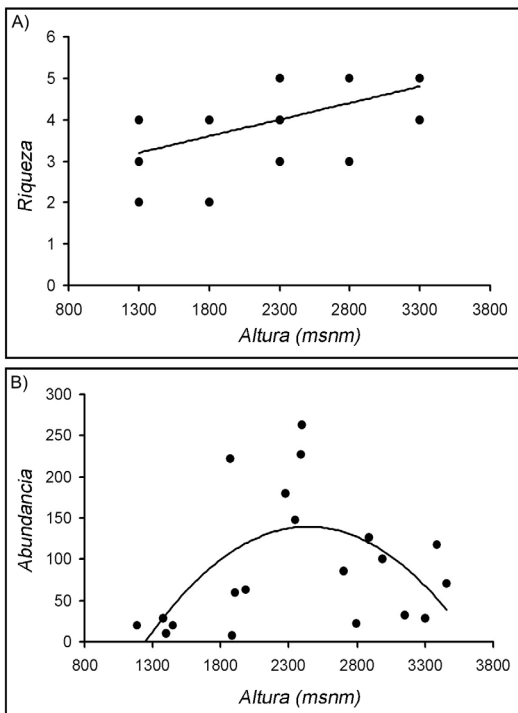


Fig. 4. A) Relación entre riqueza de especies a escala local y altitud. B) Relación entre la abundancia relativa y la altitud.

los Andes, en los procesos cladogénicos de los pequeños mamíferos Sudamericanos (Reig, 1981; Pearson, 1982; Marquet, 1994). La singularidad de la biota andina se atribuye a las elevadas tasas de especiación promovidas por condiciones ambientales particulares: ambientes topográficamente complejos, bandas altitudinales homeotérmicas angostas o pequeñas, y una distribución discontinua o en parches del hábitat (Rahbek & Graves, 2000).

La forma bimodal del patrón latitudinal de riqueza, con sus dos picos a los 18° S y 34 – 35° S, y la marcada disminución de la riqueza a los 30° S, constituyen un área de divergencia biogeográfica. Una posible explicación de la disminución en la riqueza a los 30° S, está dada por la reducción de área Andina desde los 20° S en dirección sur, y la presencia de los picos montañosos más elevados de la cordillera, que pudieron actuar como barreras efectivas para varios taxa (Lanzone, 2009). Esta disminución en el área se ve acompañada por una marcada disminución en la elevación de la cordillera hacia latitudes mayores a los 33° S, favoreciendo de este modo la colonización de especies de procedencia patagónica.

La fuerte correlación positiva entre la riqueza de especies endémicas y la elevación de los Andes

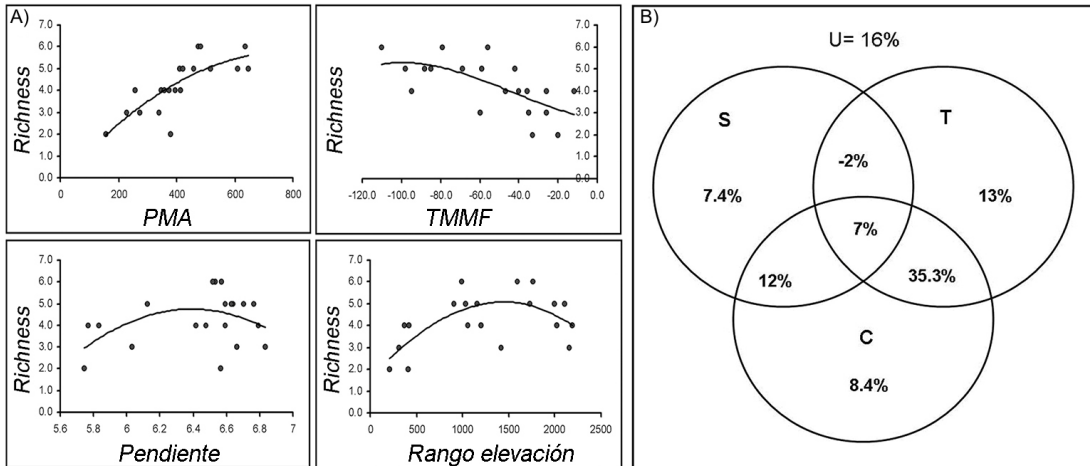


Fig. 5: A) Determinantes climáticos y topográficos de la riqueza de pequeños mamíferos a lo largo del gradiente altitudinal de los ACA (PMA: precipitación media anual; TMMF: temperatura mínima del mes más frío). B) Diagrama de partición de la varianza de la riqueza, en función del conjunto climático, el conjunto topográfico y el conjunto espacial de variables predictoras. T (topografía), C (clima), S (espacio), U (varianza no explicada por el modelo).

centrales áridos, contradice el patrón general de disminución de riqueza a mayor altura (Stevens, 1992; Rosenzweig, 1995; Gaston & Blackburn, 2000). Este resultado concuerda con lo observado en un estudio a menor escala, en el bioma de la Puna (Marquet, 1994), y refuerza el rol de los Andes en el proceso cladogenético de los roedores Sudamericanos (Reig, 1981; Leite *et al.*, 2014).

A escala local el patrón altitudinal de riqueza es coincidente con el patrón reportado para las especies endémicas a escala regional. Este aumento de riqueza en función de la altitud, es poco frecuente, ya que en la mayoría de los estudios sobre gradientes de diversidad en roedores se menciona al patrón unimodal como generalidad (Heaney, 2001; Rahbek, 2005; McCain, 2005; McCain & Grytnes, 2010). Los escasos trabajos que reportan una mayor riqueza en zonas altas, pertenecen a zonas áridas de los Andes (Pearson & Ralph, 1978; Marquet, 1994; Patterson *et al.*, 1989, 1998; Ruggiero & Kitzberger, 2004). La relación entre altura y riqueza de especies varía según el tipo de ambiente, las características climáticas de los gradientes y la historia evolutiva de la especie que componen los ensamblajes. De este modo, la riqueza de especies es elevada en zonas de mayor altura en la cordillera árida, mientras que en general se registra un patrón unimodal en las zonas tropicales.

La interacción entre clima y topografía se registra como mejor predictor para el patrón de riqueza de especies de pequeños mamíferos andinos. Se cree que la variación climática asociada con la heterogeneidad topográfica genera aisla-

miento geográfico local, lo que puede promover la especiación a través de la alopatría (Ruggiero & Hawkins, 2008). La productividad medida como la precipitación media anual, es uno de los factores que explican el patrón de riqueza de roedores andinos. La hipótesis de productividad plantea que la energía (productividad primaria) limita la diversidad mediante la regulación de las cascadas tróficas. La productividad representa la cantidad de recursos disponible para los consumidores, por lo tanto, zonas de mayor productividad, permitirán la coexistencia de un mayor número de especies (MacArthur, 1972; Terborgh, 1977; Wright 1983, Turner *et al.*, 1987). Además, cuando los factores climáticos se ven modulados o relacionados con cambios en la elevación y relieve, estos pueden generar condiciones climáticas locales (microclimas), pueden afectar el área del hábitat disponible (microhábitats) y la conectividad entre estos hábitats (Badgley, 2010), promoviendo una mayor disponibilidad de nichos y de recursos.

La hipótesis de energía ambiente (temperatura), predice que una mayor temperatura permitirá que los organismos inviertan menor cantidad de energía (ej. tiempo y esfuerzo) en termorregulación, favoreciendo de esta manera el proceso de reproducción. Esto permitirá mayores tamaños poblacionales y menor riesgo de extinción, promoviendo una mayor riqueza de especies (Turner *et al.*, 1987). Sin embargo nuestros resultados no se ajustan a esta hipótesis. Estos resultados podrían estar relacionados con la his-

toria térmica de las especies andinas (Nespolo & Rosenmann, 1997) y con la historia evolutiva de los taxa relacionada a climas fríos o templados (Nespolo *et al.*, 1999; Stepan *et al.*, 2007). Además, estudios fisiológicos en algunas especies andinas (ej. *P. xanthopygus*) muestran que mayores temperaturas podrían ser una limitante en la distribución de la especie, ya que no cuenta con la plasticidad en las repuestas fisiológicas y comportamentales para hacer frente a temperaturas elevadas, disminuyendo de esta manera su *fitness* (Sassi & Novillo, 2015; Sassi *et al.*, 2015).

A modo de síntesis, podemos destacar que los Andes áridos se caracterizan por un elevado número de especies endémicas, las cuales se ajustan a un patrón altitudinal positivo, con una fuerte relación especies – área. A escala local, se registra un aumento de riqueza a medida que aumenta la altura y una mayor abundancia en alturas intermedias. Los factores causales del patrón de diversidad son principalmente el clima y la topografía, cuyo efecto conjunto explican un 35% de la variabilidad de la riqueza.

La relación inversa entre temperatura y riqueza es un hecho de marcado interés, ya que los escenarios del cambio climático pronostican aumentos de 2–4° C en la temperatura para la región andina (Labraga & Villalba, 2009), y esto tendría un impacto directo en la biodiversidad de la región.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Guillermo Cassini y Pablo Teta, por la invitación a participar de este volumen especial en homenaje al Dr. José Yepes; a A. Ojeda, V. Chillo, P. Cuello, R. Ovejero, Fernanda Cuevas y varios asistentes por su ayuda en el trabajo de campo. También agradecemos a P. Sassi, V. Chillo, M. E. Mosca, R. Carrara por las sugerencias útiles en distintas versiones de este manuscrito. A los revisores I. Ferro y P. Jayat por los comentarios que mejoraron la calidad del mismo. Este estudio fue financiado parcialmente a través de las subvenciones SECYT (PICT AGENCIA11768; 0455) y CONICET (PIP CONICET 5944; 325), Argentina e IDEA WILD founding.

BIBLIOGRAFIA

Badgley, C. & D.L. Fox. 2000. Ecological biogeography of North American mammals: species density and ecological structure in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography* 27: 1437-1467.
Badgley, C. 2010. Tectonics, topography, and mamma-

lian diversity. *Ecography* 33: 220-231.
Bini, L.M., J.A.F. Diniz-Filho & B.A. Hawkins. 2004. Macroecological explanations for differences in species richness gradients: a canonical analysis of South American birds. *Journal of Biogeography* 31: 1819-1827.
Brehm, G. & K. Fiedler. 2003. Faunal composition of geometrid moths changes with altitude in an Andean montane rain forest. *Journal of Biogeography* 30: 431-440.
Brown, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: non-equilibrium insular biogeography. *The American Naturalist* 105(945), p.467.
Brown, J.H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology & Biogeography* 10: 101-109.
Brumfield, R.T. & S.V. Edwards. 2007. Evolution into and out of the Andes: a Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* shrikes. *Evolution* 61: 346-367.
Crawley, M.J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Science Ltd., Oxford, United Kingdom, 392 pp.
Currie, D.J., G.G. Mittelbach, H.V. Cornell, R. Field, J.F. Guegan, B.A. Hawkins, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien & J.R.G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121-1134.
Darwin, C. 1839. *Journal of the researches into the geology and natural history of various countries visited by the H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R.N. from 1832 to 1836*. Henry Colburn, London.
Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
Diaz, M.M. & R.M. Barquez. 2002. *Los mamíferos de Jujuy, Argentina*. LOLA, Buenos Aires, 326 pp.
Ferro, L.I. & R.M. Barquez. 2009. Species richness of nonvolant small mammals along elevational gradients in Northwestern Argentina. *Biotropica* 41(6): 759-767.
Ferro, L.I. 2013. Rodent endemism, turnover and biogeographical transitions on elevation gradients in the northwestern Argentinian Andes. *Mammalian Biology* 78(5) 322-331.
García, S. 2018. La trayectoria del zoólogo José Yepes: Colecciones, viajes y zoogeografía en las décadas de 1930 y 1940. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Nueva Serie. 20: 71-81. Doi: 10.22179/REVMACN.20.579
Gaston, K.J. & T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford, 377 pp.
Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
Grytnes, J.A. & C.M. McCain. 2007. Elevational patterns in species richness. En S. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, pp. 1-8, Elsevier, Inc.
Heaney, L.R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology*

- and *Biogeography* 10: 15-39.
- Hershkovitz, P. 1969. The evolution of mammals on South Continents: VI. The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. *The Quarterly Review of Biology* 44: 1-70.
- Herzog, S.K., M. Kessler & K. Bach. 2005. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28: 209-222.
- Hortal, J., J. Rodríguez, M. Nieto-Díaz & J.M. Lobo. 2008. Regional and environmental effects on the species richness of mammal assemblages. *Journal of Biogeography* 35: 1202-1214.
- Hurlbert, A.H. & W. Jetz. 2007. Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 13384-13389.
- Jarvis, A., H.I. Reuter, A. Nelson & E. Guevara. 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database (<http://srtm.csi.cgiar.org>).
- Jetz, W., C. Rahbek & R.K. Colwell. 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters* 7: 1180-1191.
- Kattan, G.H. & P. Franco. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13: 451-458.
- Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *TREE* 15(12): 513
- Labraga, J.C. & R. Villalba. 2009. Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environment* 73: 154-163.
- Lahille, F. 1898. Ensayo sobre la distribución geográfica de los mamíferos en la República Argentina. *Primera Reunión del Congreso Científico Latino Americano* 1898, 3: 165-206 + 1 mapa.
- Lanzone, C. 2009. *Sistemática y evolución del género Eligmodontia*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, XX pp.
- Leite, R.N., S.O. Kolokotronis, F.C. Almeida, F.P. Werneck, D.C. Rogers & 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.
- Lobo, J.M., Lumaret, J.P. & Jay-Robert, P. 2002. Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology and Biogeography* 11: 265-277.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevational gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Monographs on Population Biology, No. 1. Princeton University Press.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species*. Harper and Row. New York, NY. 269 pp
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford.
- Mares, M.A. & R.A. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptations in South American hystricognath rodents. In: Mares, M.A., Genoways, H.H. (Eds.), *Mammalian Biology in South America*, pp. 393-432. Special Publ. Ser., vol. 6, Pymatuning Laboratory of Ecology, Univ. of Pittsburg, pp. 1-539.
- Marquet, P.A., Bozinovic, F., Bradshaw, G.A., Cornelius, C.C., González, H., Gutiérrez, J.R., Hajek, E.R., Lagos, J.A., López-Cortés, F., Nuñez, L., Rosello, E., Santoro, C., Samaniego, H., Standen, V.G., Torres-Mura, J.C. & Jaksic, F.M. 1998. Los ecosistemas del Desierto de Atacama y area Andina adyacente. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 593-617.
- Marquet, P.A. 1994. Small mammals in the Atacama Desert and in the adjacent Andean area: biogeography and community structure. *Australian Journal of Zoology* 42: 527-542.
- Marshall, L.G. 1979. A model for paleobiogeography of South American Cricetine rodents. *Paleobiology* 5: 126-132.
- Martin, P.S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region. Tamaulipas, Mexico. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan 101: 1-102.
- Martinez Carretero, E. & Mendez, E. 1992. La vegetación de la vertiente oriental de la Cordillera Real, Mendoza—Argentina. *Multiquina* 1: 99-106. McCain (2007).
- McCain, C. M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology Letters* 86: 366-72.
- McCain C. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88: 76-86.
- McCain, C. M. & J.A. Grytnes 2010. Elevational Gradients in Species Richness. eLS.
- Mendez, E., Martinez Carretero, E. & I. Peralta. 2006. La vegetación del Parque Provincial Aconcagua (Altos Andes centrales de Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 41: 41-69.
- Merriam, C.H. 1890. Results of a biological survey of the San Francisco Mountain region and the desert of the Little Colorado, Arizona. *North American Fauna* 3: 1-136.
- Nespolo, R.F. & M. Rosenmann. 1997. Historia térmica de roedores chilenos: una aproximación experimental. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 363-370.
- Nespolo, R.F., Opazo, J., Rosenmann, M. & F. Bozinovic. 1999. Thermal acclimation, maximum metabolic rate and nonshivering thermogenesis in *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) inhabiting the Andean range. *Journal of Mammalogy* 80: 742-748.
- Novillo, A. & R.A. Ojeda. 2012. Diversity and distribution of small mammals in the South American dry Andes. *Austral Ecology* 37: 758-766.

- Novillo, A. & Ojeda, R. 2014: Elevation patterns in rodent diversity in the dry Andes: disentangling the role of environmental factors. *Journal of Mammalogy* 95: 99-107.
- Palma R. E., Marquet P. A. & Boric-Bargetto D. 2005. Inter- and intraspecific phylogeography of small mammals in the Atacama Desert and adjacent areas of northern Chile. *Journal of Biogeography* 32: 1931-1941.
- Patterson, B.D. & Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En A. Keast, F.C. Erk & B. Glass (eds). *Evolution, mammals, and southern continents*, pp. 247-309. State University of New York Press.
- Patterson, B.D. & Costa, L.P. 2012. Introduction to the history and geography of Neotropical mammals. En B.D. Patterson & L.P. Costa (eds). *Bones, Clones and Biomes. The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*, pp. 1-50. The University of Chicago Press.
- Patterson, B.D., Meserve, P.L. & Lang, B.K. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevation transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy* 70: 67-78.
- Patterson, B.D., Stotz, D.F., Solari, S., Fitzpatrick, J.W. & Pacheco, V. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25: 593-607.
- Patterson, B.D., Ceballos G., Sechrest W. *et al.* 2007. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere, Version 3. NatureServe, Arlington.
- Pearson, O. P. & Pearson-Ralph C. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* (Perú) 18: 1-97.
- Pearson, O. 1982. Distribución de pequeños mamíferos en el altiplano y los desiertos del Perú. Zoología neotropical. En P. Salinas (ed.) *Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, pp. 263-84. Mérida, Venezuela.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing, software. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- Rahbek C. & Graves G. R. 2000. Detection of macroecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 267: 2259-2265.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern. *Ecography* 18: 200-5.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist* 149: 875-902.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Rangel, T.F.L., Diniz-Filho, F.J. & Bini. L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.
- Redford, K. H. & Eisenberg J. F. 1992. *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone*. University of Chicago Press, Chicago.
- Reig, O.A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de América del Sur. *Monografiae Naturae* 1, 1-162. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Argentina.
- Reig, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of Andean rodents. En F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 405-439. Oxford University Press, New York.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruggiero, A. & Hawkins, B.A. 2008. Why do mountains support so many species of birds? *Ecography* 31: 306-315.
- Ruggiero, A. & Kitzberger, T. 2004. Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography* 27: 401-416.
- Ruggiero, A., Lawton, J.H. & Blackburn, T.M. 1998. The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography* 25: 1093-1103.
- Ruggiero, A. 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography* 21(5): 545-559.
- Sassi, P.L. & A. Novillo. 2015. Acclimating to thermal changes: intraspecific variation by a small mammal from the Andes Mountains. *Mammalian Biology* 80: 81-86.
- Sassi, P.L., Taraborelli, P., Albanese, S. and Gutierrez, A. 2015. Effect of Temperature on Activity Patterns in a Small Andean Rodent: Behavioral Plasticity and Intraspecific Variation. *Ethology* 121: 840-849. doi:10.1111/eth.12398
- Sempere T., Folguera A. & M. Gerbault. 2008. New insights into Andean evolution: an introduction to contributions from the 6th ISAG symposium (Barcelona, 2005). *Tectono-physics* 459: 1-13.
- Simberloff, D.S. 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology* 57: 629-648.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American Recent mammals. *Systematic Zoology* 13: 57-73.
- Steppan, S.J., Ramirez, O., Banbury, J., Huchon, D., Pacheco, V., Walker, L.I. & Spotorno, A.E., 2007. A molecular reappraisal of the systematics of the leaf-eared mice Phyllotis and their relatives. In: Kelt, D.A., Lessa, E.P., Salazar-Bravo, J., Patton, J.L. (eds.), pp. 799-826. *The Quintessential Naturalist: Honoring The Life and Legacy Of Oliver Earson*. UC Publications in Zoology, University of California Press, California.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range, an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140: 893 - 911.

- Terborgh J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- Turner, J. R. G., Gatehouse, C. M. & Corey, C. A. 1987. Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos* 48: 195-205.
- Wake, D.B, Papenfuss, T.J. & Lynch, J.F. 1992. Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. *Tulane Studies in Zoology & Botany* 1: 303-319.
- Wallace, A.R. 1876. The geographical distribution of animals, 2 volumes. Macmillan, London.
- Wallace, A.R. 1878. Tropical nature and other essays. Macmillan, New York.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Whittaker, R. H. & Niering, W. A., 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46: 429-52.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd edn. Baltimore, MD: John Hopkins University Press.
- Willig, M. R. & C. P. Bloch. 2006. Latitudinal gradients of species richness: a test of the geographic areas hypothesis at two ecological scales. *Oikos* 112: 163-173.
- Willig, M. R., & Presley, S. J. 2013. Latitudinal Gradients of Biodiversity Theory and Empirical Patterns. En: D. A. Della Sala, & M. I. Goldstein (eds), p. 13-19. The encyclopedia of the Anthropocene, vol 3, Elsevier, Oxford.
- Willig, M.R., Kaufmann, D.M. & Stevens, R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Annual review of ecology and systematics* 34: 273-309.
- Wright D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.
- Yepes, J. 1930. Los roedores octodontinos con distribución en la zona cordillerana de Chile y Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 34: 321-331.
- Yepes, J. 1937. Los mamíferos de Mendoza y sus relaciones con las faunas limítrofes. *Novena Reunión. Soc. Arg. Patol. Reg.* 31: 669-725.
- Yepes J. 1938. La fisiografía regional y la distribución geográfica de algunos de nuestros mamíferos. *Revista del Centro de Estudiantes del Doctorado Ciencias Naturales II* 4: 29-52.
- Yepes, J. 1941. Tipos de distribución en la Zoogeografía argentina. *Revista Argentina Zoogeografía* 1(1): 39-58.
- Young, K.R., León, B., Jorgensen, P. M. & C. Ulloa Ulloa. 2007. Tropical and subtropical landscapes of the Andes Mountains. En T. T. Veblen, K. R. Young & A. R. Orme (eds), *The Physical Geography of South America* pp. 200-16. Oxford University Press, Oxford

Doi: 10.22179/REVMACN.20.558

Recibido: 17-X-2017

Aceptado: 23-V-2018