

**TESIS DE MAESTRÍA**  
**PROGRAMA DE DESARROLLO DE CIENCIAS BÁSICAS**  
**ÁREA BIOLOGÍA – SUBÁREA ZOOLOGÍA**

**Variación genética y estructura filogeográfica de**  
***Abrothrix olivaceus* en la Patagonia argentina y el**  
**sur chileno**

**Carolina Abud**

**ORIENTADOR\_ Dr. Enrique P. Lessa**  
Profesor de Evolución, Laboratorio de Evolución. Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, Departamento de Ecología y Evolución. Montevideo, Uruguay.

**COORIENTADOR\_ Dr. Guillermo D'Elía**  
Profesor Asociado, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

**Facultad de Ciencias, Universidad de la República**  
**Mayo 2011, Montevideo, Uruguay**

## Agradecimientos

A Enrique Lessa por aceptarme como estudiante, con todo lo que eso significa.

A Guillermo D'Elía y Ulyses Pardiñas (responsables también del proyecto en el cual se enmarca esta maestría) por atender consultas.

Al tribunal por aceptar serlo, por la buena disposición y por sus correcciones: Fernando Alvarez, Graciela García, Gustavo Guerberoff. Gracias también a las entidades que financiaron el posgrado o actividades relacionadas: ANII, PEDECIBA, CSIC, y a integrantes de sus secretarías y comisiones que hacen andar el sistema.

Gracias a Cecilia Da Silva y Sabrina Riverón por explicarme todos comandos y mañas de los programas para analizar los datos, y por compartir este proceso. Gracias a Ivanna Tomasco por acompañarme en todas las etapas, y por destrancarme en momentos críticos.

A todos los que trabajaron alrededor mío durante el período que duró la maestría, gente del Laboratorio de Evolución, de Etología y las chicas de Microbiología. Todos colaboraron a un buen ambiente de trabajo. Como todo pasa y todo queda, voy a poner algunos nombres: Ciro, Caco, Mati Feijoo, Andrés Iriarte, las pasantes ANII Verónica y Vanessa.

Agradezco a algunas personas que me ayudaron con cosas gráficas de la tesis: Jime Cáceres, Carlos Serra, Cecilia, María, Andrés, y con otras cosas puntuales de análisis o artículos: Andrés Parada, Cata Dimitriadis y Juampi, Matías Mora, Santiago Barrilete Ceballos.

Este último tiempo me puse bastante insoportable con esto de terminar la tesis. Así que desaparecí de varios lugares, tanto de trabajo como de ocio. A todas mis amigas y amigos, que a esta altura espero que se acuerden de mí y me sigan queriendo...o, bueno, por lo menos que me reconozcan si me ven y no miren para otro lado...a todos ellos muchas gracias.

Así y todo, aunque desaparecí de muchos lugares, molesté bastante a varias a personas. A dos de ellas incluso las hice discutir conmigo muchas cosas de la tesis: Paula Costa desde México e Irene desde muchos lugares de Uruguay. Y qué importante... a "las goris" Valentina Franco Treco y María Nube Szephegyi por ser tan buenas compañeras de vida y estar al lado mío siempre, siempre, siempre. Sin estas personas que nombré, no creo que hubiera terminado. Las "chichis" Ceci Passadore, Mica Trimble, Mari Nin, Mariana "la negra" Ríos, y toda la barra rayo por tanta diversión. Y a Bettina Tassino, la madrina perfecta, que muchas veces no deja perder el rumbo. Varias de las nombradas son, además, parte de mis grupos de trabajo Cetáceos Uruguay-Proyecto Franciscana al cual agradezco por aguantarme las ausencias (¿o me echaron?) y gracias también a Averaves.

Y como una se pone sentimental con etapas que se están por cerrar, voy a irme para atrás un poco (por no decir toda mi vida...que al final no es taaanto) y voy a agradecer a los que me ayudaron a hacer esta carrera, que hoy está en este punto. Bueno, no a todos, porque serían muchos docentes y funcionarios vinculados a la escuela pública, liceo y universidad. Y eso lleva a los gobernantes, y por ende a los ciudadanos. O sea, cerca de 3 millones. Sin contar los extranjeros. Ah, acá de paso le agradezco a muchos que ni saben que me ayudaron a estudiar: Pink Floyd, REM, U2, Fernando Cabrera, Zitarrosa, Caetano, Jack Peachey-Gallery 47, Nick Drake...entre otros.

Pero bueno, de facultad voy a nombrar a la generación 98 y 99 (porque perdí cursos, exámenes y me rezague en algún momento). Y a mis amigas y amigos Jime, Mati Rodriguez, Vale, Carlos S, Maca, Daniel, mi amiga Camila, Martín, Paula, Lore, Carlos Escande, Male y Bruno por estudiar conmigo en distintas etapas, divagar sobre la carrera, la vida y pavear mucho. Gracias a Vale Z e Irene (otra vez), que les tocó vivir conmigo, por soportarme en una misma casa el tiempo que duró hacer esta tesis.

Por absolutamente todo, que ni yo sé bien qué vendría siendo "todo" de tanto que es y será, gracias a mi familia: Marina Amato, Eduardo Abud, Federico Abud, Gonzalo Abud, y las integrantes más recientes Alicia Canavero, Karina Aguirre y Sarah Abud.

nota: seguro me olvido de alguien...así que gracias a todos los que alguna vez preguntaron "¿cómo vas con la tesis?"

# INDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ESTUDIO DE LA BIODIVERSIDAD EN AMÉRICA DEL SUR	2
CAMBIOS CLIMÁTICOS HISTÓRICOS EN PATAGONIA	3
CAMBIOS POBLACIONALES EN PATAGONIA	4
<i>ABROTHRIX OLIVACEUS</i> COMO CASO DE ESTUDIO	5
VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA Y TAXONOMÍA	6
HIPOTESIS	8
OBJETIVOS	9
MATERIALES Y MÉTODOS	10
ZONA DE ESTUDIO	10
MUESTRAS Y SECUENCIAS UTILIZADAS	12
ANÁLISIS DE LABORATORIO	13
ANÁLISIS DE DATOS	13
Reconstrucción filogenética y descripción general de la variación	13
Análisis poblacionales	15
Grupos de localidades	15
Grupos definidos por ambientes	16
Indices de diversidad y fijación	16
Historia demográfica	17
RESULTADOS	19
RECONSTRUCCION FILOGENÉTICA Y DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA VARIACIÓN	19
ANÁLISIS POBLACIONALES	25
Diversidad	25
Estructura poblacional	28
Estructura poblacional en Patagonia continental	31
Estructura poblacional en Tierra del Fuego	33
Señales de expansión poblacional	34
Estructura y expansión poblacional por ambientes	43
DISCUSIÓN	45
PATRÓN GENERAL DE ESTRUCTURACIÓN	45
Patagonia continental versus Tierra del Fuego	47
Variación geográfica dentro de Patagonia continental	48
ESTRUCTURA POBLACIONAL E HISTORIA DEMOGRÁFICA EN PATAGONIA	49
CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS	53
CONCLUSIONES	54
PERSPECTIVAS	54
BIBLIOGRAFÍA	56
ANEXO I	62
ANEXO II	70
ANEXO III	72

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1 - Mapa de la zona de estudio (sur de Chile y patagonia argentina).	11
Tabla 1 - Información de cada grupo usado en el análisis.	17
Tabla 2 - Distancia p dentro y entre clados.	20
Figura 2 - Cladograma de la reconstrucción filogenética bayesiana para 110 haplotipos del género <i>Abrothrix</i> .	21
Figura 3 - Reconstrucción filogenética bayesiana para 110 haplotipos del género <i>Abrothrix</i> .	22
Figura 4 - Red de expansión mínima de los haplotipos de 302 secuencias de <i>Abrothrix olivaceus</i> .	24
Tabla 3 - Localidades definidas para los análisis poblacionales y sus características.	27
Figura 5 - Representación del escalamiento multidimensional para 29 localidades (281 secuencias), realizado a partir de $F_{ST}$ .	28
Tabla 4 - Valores de $F_{ST}$ pareados para las 29 localidades definidas.	30
Figura 6 - Representación del escalamiento multidimensional para 22 localidades (211 secuencias) de Patagonia continental.	31
Tabla 5 - Datos de las localidades diferenciadas por el escalamiento multidimensional realizado para Patagonia continental.	32
Figura 7- Representación del escalamiento multidimensional para 7 localidades (70 secuencias) de Tierra del Fuego.	34
Figura 8- Distribución de diferencias pareadas para el conjunto total de secuencias provenientes de Patagonia continental y Tierra del Fuego.	35
Figura 9 - Distribución de diferencias pareadas entre secuencias provenientes de Patagonia continental.	36
Figura 10 - Perfil demográfico bayesiano para muestras de Patagonia continental.	36
Figura 11- Distribución de diferencias pareadas entre secuencias Patagonia continental.	38
Figura 12- Distribución de diferencias pareadas entre secuencias provenientes de Tierra del Fuego.	39
Figura 13 - Perfil demográfico bayesiano (Bayesian Skyline Plot) para muestras de Tierra del Fuego.	39
Figura 14 - Distribución de diferencias pareadas entre secuencias provenientes del grupo Norte y Sur de Tierra del Fuego.	41
Tabla 6 - Estadísticos de las pruebas de neutralidad de Tajima y $F_u$ , y parámetro $g$ de crecimiento exponencial.	41
Tabla 7 - Tiempos estimados de expansión demográfica.	42
Tabla 8 - Resumen de resultados para el análisis de estructura y expansión según macroambientes y el último máximo glacial.	43
Tabla 9 - $F_{ST}$ pareados considerando distancia molecular y frecuencia haplotípica.	43

## RESUMEN

A partir del estudio de las huellas genéticas que dejan eventos de la historia de las poblaciones, se han encontrado distintas respuestas demográficas a los cambios climáticos, a lo largo del gradiente latitudinal de diversidad biótica. En este contexto, estudiar las áreas inexploradas que completan dicho gradiente se vuelve imprescindible. La especie *Abrothrix olivaceus* (Rodentia: Sigmodontinae), que habita la región austral de América del sur, se presenta como un buen modelo para estudiar su variación geográfica y su estructura genética poblacional, permitiendo hacer inferencias demográficas. Esta especie ha sido estudiada en la totalidad del territorio chileno y en una zona austral que involucra ambos lados de la cordillera, permaneciendo prácticamente inexploradas la amplia estepa patagónica y Tierra del Fuego. El presente trabajo tiene como objetivo principal generar información sobre la biogeografía histórica de *Abrothrix olivaceus*, abarcando toda la Patagonia argentina y el sur de Chile, contribuyendo así a la comprensión de la historia reciente de la fauna en la región austral de América del Sur. Para ello se caracterizó la variación del ADN mitocondrial (citocromo b) a nivel poblacional, se estableció la estructura filogeográfica y se realizaron inferencias sobre aspectos demográficos. Se analizaron 305 secuencias de *A. olivaceus* obtenidas a partir de muestras provenientes de 78 localidades. Las nuevas 222 secuencias generadas aportaron 69 sitios variables nuevos y definieron 60 nuevos haplotipos. Se pudieron identificar tres unidades filogeográficas con valores de divergencia mayores al 3%: una correspondiente al Norte de Chile, otra a la región continental de Patagonia y otra a Tierra del Fuego. En particular, el corte entre la porción continental de Patagonia y Tierra del Fuego resulta ser un patrón único no reportado para otras especies. Esta estructuración también se refleja claramente en los índices de fijación  $F_{ST}$ , ya sea considerando cada zona como una unidad ( $F_{ST}= 0,894$ ) o haciendo comparaciones pareadas de las localidades ( $0,862 < F_{ST} < 0,989$ ), con valores altos que indican bajo flujo génico. Para la zona continental de Patagonia, todos los resultados indican expansión poblacional: test de Tajima (estadístico  $D=-2,280$ ) y de  $F_u$  ( $FS=-26,704$ ), el parámetro de crecimiento poblacional ( $g=916$ ), distribución unimodal de diferencias pareadas. Este trabajo propone un nuevo escenario de diversificación, en relación a lo propuesto por estudios anteriores, en el que es plausible ubicar un posible refugio del lado este de la cordillera, desde el cual la especie se habría expandido con dirección oeste, y otro refugio al norte de Patagonia desde donde se expandió al sur. En Tierra del Fuego la diversidad observada se habría generado *in situ* y es razonable pensar en la existencia de otro refugio en esa zona. Dentro de Tierra del Fuego hay cierta estructuración que, a grandes rasgos, coincide con el ambiente actual y pasado del cual provienen las muestras analizadas. Los resultados también sugieren expansión demográfica en Tierra del Fuego ( $D=-1,555$ ,  $FS=-10,916$ ,  $g=2259$ , distribución de diferencias pareadas) aunque de manera menos evidente. En Patagonia y en las zonas de similares latitudes en Chile, se pudieron detectar cambios demográficos recientes, que habrían ocurrido durante los últimos períodos interglacial y glacial del Pleistoceno. Al proveer detalles sobre la historia demográfica de una especie ampliamente distribuida en la zona austral de Sudamérica, este estudio contribuye a dilucidar la historia evolutiva de la biota en el sur del continente. Finalmente se realizan consideraciones taxonómicas para la especie y se plantean perspectivas del estudio.

# INTRODUCCIÓN

## ESTUDIO DE LA BIODIVERSIDAD EN AMÉRICA DEL SUR

Los estudios de la diversa fauna neotropical han cumplido un papel fundamental en el desarrollo y puesta a prueba de los modelos biogeográficos planteados para explicar el origen de la diversidad biótica. Uno de ellos, la Hipótesis de los Refugios del Pleistoceno (Haffer 1969), propone que durante las glaciaciones del Pleistoceno la selva amazónica se contrajo y fragmentó, creando “refugios” aislados en los que se habrían diferenciado y especiado poblaciones que anteriormente eran de distribución continua, y a partir de los cuales la biota se habría expandido en períodos interglaciales como el actual (Simpson y Haffer, 1978; Haffer, 1985). Se ha afirmado que la extinción de parte del rango de algunas especies, la dispersión de otras a nuevas localidades, así como la supervivencia de especies en refugios y su posterior expansión, debe haber ocurrido de forma repetida (Hewitt 2000).

Es esperable que estos cambios en la distribución de las especies tengan consecuencias genéticas, y se considera que la actual estructura genética de las poblaciones ha sido formada principalmente por las eras de hielo del cuaternario (Hewitt 2000). De hecho, se ha mostrado cómo las huellas genéticas poblacionales de la historia demográfica podrían ser explotadas para examinar si los ensamblajes bióticos de distintas áreas han emergido de los refugios propuestos (Lessa *et al.*, 2003).

En zonas tropicales, templadas y boreales, los cambios en distribución que experimentan los organismos por los cambios climáticos globales se expresan de distinta forma (Hewitt 2000, 2004). Datos empíricos de los extremos de un gradiente latitudinal de diversidad biótica en América (América del Norte y Amazonia) hablan de respuestas demográficas variables a los cambios climáticos a través de dicho gradiente (Fedorov & Senseth 2002, Lessa *et al.*, 2003, Runck & Cook 2005, Kotlik *et al.*, 2006). Más precisamente, poblaciones de pequeños mamíferos de Amazonia occidental se mantuvieron estables desde la última glaciación o se expandieron poco, resultados que contrastan marcadamente con los de América del Norte a altas latitudes, donde se observaron señales drásticas de expansión (Lessa *et al.*, 2003). Pero si bien la latitud es uno de los factores citados para explicar la diferencia en la respuesta a los cambios climáticos a través del mundo, se

considera que las especies respondieron individualmente y sus cambios en rangos de distribución fueron particulares en relación a la geografía local y al clima (Hewitt 2000). En este contexto, estudios en zonas poco muestreadas, como lo es el sur de América del sur, se vuelven imprescindibles para completar el gradiente latitudinal de diversidad biótica (ver Beheregaray 2010, Patterson 2010). Sólo recientemente, en los últimos cuatro años, se concentran la mayoría de los estudios sobre la historia evolutiva de las poblaciones y los cambios vinculados al ambiente que se han llevado a cabo en el sur de Sudamérica.

## **CAMBIOS CLIMÁTICOS HISTÓRICOS EN PATAGONIA**

La región de Patagonia ofrece un escenario único para poner a prueba ciertas hipótesis de diversificación y de respuesta a cambios climáticos. Se trata de la única zona continental, exceptuando la Antártica, que se extiende hasta latitudes tan altas, mayores a los 40°S. Así, y por comparación con estudios realizados en el hemisferio norte, permite evaluar si los patrones observados responden al crecimiento y recesión del hielo, o si están influenciados por la distribución de los biomas en arreglos latitudinales de biodiversidad (Patterson 2010).

Durante el cuaternario, los episodios climáticos glaciares permitieron la formación de una capa de hielo montañosa continua, de casi 2500km, por lo menos entre 36° y 56°S que cubría casi completamente los Andes patagónicos y que se extendía hacia el este hasta la actual plataforma sur de Río Gallegos y a nivel del mar hacia el oeste, del lado del Pacífico (Figura 1)(Rabassa 2008). Se considera que la formación y desarrollo de la capa de hielo ocurrió en el Pleistoceno temprano (2,588 a 0,781 ka) (Rabassa 2008).

Durante el Pleistoceno tardío, la última Glaciación alcanzó su máximo, el Último Máximo Glacial (UMG), entre 25.000 y 17.000 años antes del presente (AP) y en la parte sur de América del sur, básicamente en Patagonia, dicho evento ha sido abordado con distintos enfoques (Hulton *et al.*, 2002, McCulloch *et al.*, 2000, Sugden *et al.*, 2002, Rabassa 2008). Se ha estudiado el comienzo de la capa de hielo durante la última Glaciación en Patagonia y su crecimiento en relación a varios factores (Sugden *et al.*, 2002), así como sus características (McCulloch *et al.*, 2000; Hulton *et al.*, 2002, Glasser 2008) y su ulterior deglaciación (Hulton *et al.*, 2002). La capa de hielo dejaba un área libre al noroeste, del lado de la costa chilena y quedaba al descubierto el extremo norte de Patagonia. Hacia

el sur cubría todo Chile y se extendía poco más al este de la cordillera de los Andes, sin adentrarse demasiado en la actual estepa patagónica. En fases glaciares el área de Patagonia continental (provincias de Chubut y Santa Cruz principalmente) era mayor, ya que el océano estaba retraído dejando al descubierto el área de la plataforma actualmente bajo agua (Rabassa 2008). En latitudes correspondientes a Tierra del Fuego cubría todo el extremo sur, extendiéndose hacia el este por la mitad de la península, a la altura de la cordillera de Darwin.

Un aumento abrupto de la temperatura habría iniciado la deglaciación entre los 17500 y 17150 años AP (McCulloch *et al.*, 2000; Hulton *et al.*, 2002) a partir de los 16°S de latitud y con sucesivos pasos de calentamiento hacia el sur. Asumiendo un paso marcado que dio comienzo a la deglaciación, el volumen de la capa de hielo habría disminuído abruptamente contribuyendo al ascenso de 1,2m del nivel del mar, correspondiente al 80% del mismo en un período de 2000 años (Hulton *et al.*, 2002). Los contrastes latitudinales en los tiempos de precipitación se reflejan en contrastes regionales de cambio en la vegetación y comportamiento del glaciar (McCulloch *et al.*, 2000).

## **CAMBIOS POBLACIONALES EN PATAGONIA**

El área que cubría la capa de hielo actualmente es parte de la distribución de varias especies, por lo cual, evidentemente, la colonización ocurrió desde sitios externos, una vez que la deglaciación tuvo lugar. La diversidad que albergan estas zonas colonizadas luego de la recesión de los hielos, sin embargo, no necesariamente tiene que haber sido generada en ese lugar, y por ende, luego de la recesión del hielo. Otra población puede haberse expandido anteriormente, y luego trasladar su diversidad al nuevo sitio.

La posibilidad de expansión posglacial de las poblaciones de pequeños mamíferos en el área de Patagonia fue sugerida hace una década (Smith *et al.*, 2001) y sólo recientemente se han hecho estudios que permitan poner a prueba hipótesis de ese tipo para esos y otros taxa. Algunos eventos datados indican expansiones poblacionales más antiguas para la mayoría de los roedores estudiados que se centran en 100.000 años AP o entre 100 y 200.000 años AP (Lessa *et al.*, 2010), siendo incluso más antiguas para otros taxa (Zemlak *et al.*, 2010; Arana *et al.*, 2010). En algunos casos, las

expansiones son más recientes y coinciden con períodos posglaciales (Cosacov *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2009).

En estos trabajos se habla de refugios cuando se detectan zonas donde la diversidad genética es alta, y donde no hay señales de expansión poblacional (por el contrario, las poblaciones estarían en equilibrio). Por el contrario, se espera que los sitios más recientemente colonizados muestren variabilidad más baja y claros apartamientos del equilibrio. El tiempo transcurrido no habría sido suficiente para que la población llegara al equilibrio entre deriva y mutación neutral, predominarían pocas variantes colonizantes comunes, y las variantes recientemente originadas tendrían baja frecuencia. Con este criterio, estudios sobre la vegetación de la época indican que en la estepa patagónica había refugios, al menos para la especie *Calceolaria polyrhiza*, desde los cuales se habría recolonizado el área anteriormente cubierta de hielo (Cosacov *et al.*, 2010). En animales la ubicación de los refugios varía; algunos fueron ubicados en la zona de estepa, al este de la cordillera de los Andes (Alarcón *et al.*, en prensa; Cañón *et al.*, 2010) y otros en zonas periglaciares (Nuñez *et al.*, 2011, Arana *et al.*, 2010) y a diversas latitudes. Ubicar el lugar exacto en el cual se mantuvo la diversidad, o varios de ellos, no siempre es posible; un buen avance en este sentido es la reconstrucción de nichos pasados porque permite ubicar sitios potenciales en los que la especie podría distribuirse, de acuerdo a condiciones del ambiente (Knowles *et al.*, 2007). Este tipo de enfoques se han utilizado para estudiar la cebada (*Hordeum*) y permitió detectar la supervivencia *in situ* de más de una población en el sur de Patagonia, Provincia de Santa Cruz, y Tierra del Fuego (Jakob *et al.*, 2009).

### **ABROTHRIX OLIVACEUS COMO CASO DE ESTUDIO**

La presencia de la capa de hielo y sus consecuencias en las poblaciones hacen que la región del sur de Chile y Argentina haya sido considerada un buen sitio para el estudio de conexiones entre patrones de variación genética y biología de poblaciones (Smith *et al.*, 2001). De la fauna que habita esa región, la especie *Abrothrix olivaceus* (Rodentia: Sigmodontinae) presenta características que lo hacen un buen modelo para estudiar su variación genética poblacional, su estructura filogeográfica y hacer inferencias demográficas. Típicamente, se considera que la especie se distribuye a lo largo de casi todo Chile y la Patagonia argentina, desde 18° a 54°S de latitud (Mann 1978, Osgood 1943 en Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006). Así la especie ocupa varios ambientes distintos: desierto costero en

el norte de Chile, la región mediterránea, bosques templados y bosques patagónicos tanto de Chile como de Argentina, así como la estepa patagónica.

Fue propuesto que el área de refugio para esta especie habría estado localizada en la costa de Chile y luego de retirarse la capa de hielo que cubría la región en la época del Pleistoceno, las poblaciones se habrían expandido al sur y luego al este, cruzando la cordillera de los Andes a los 40°S aproximadamente (Smith *et al.*, 2001; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006). El refugio y la expansión posterior fueron sugeridos en base a la reconstrucción filogenética de secuencias de un gen mitocondrial y a un análisis de enfoque poblacional (análisis de la distribución de diferencias pareadas). Se ha sugerido que las poblaciones del norte de Chile habrían estado aisladas por un largo período, mientras que la diferenciación de las formas en el resto del rango habría estado dada por factores ambientales a través de un gradiente ecológico fuerte entre habitats de estepa y de bosque (Smith *et al.*, 2001). Así mismo, y dado que fue propuesto un modelo de diversificación para la región, se evaluó que sería de interés estudiar más muestras tanto de pares de *A. olivaceus* en localidades a lo largo de la frontera entre Argentina y Chile, así como pares de otros taxa provenientes del bosque y de estepa para poder comparar el patrón observado (Smith *et al.*, 2001).

## **VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA Y TAXONOMÍA**

Los estudios sobre esta especie han abordado principalmente la existencia de distintas subespecies, sus orígenes y las relaciones entre ellas (Pearson & Smith 1999, Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006, Smith *et al.*, 2001). En un área cercana a la zona del refugio propuesta por Smith y colaboradores (2001), en las latitudes 45-47°S donde toma contacto el ambiente de bosque con el de estepa, Pearson & Smith 1999 constataron la presencia de animales morfológicamente intermedios a lo que en el momento eran consideradas dos especies de *Abrothrix* (*A. olivaceus* y *A. xanthorhinus*), y concluyeron que sólo se diferenciaban a nivel de subespecie. Sobre la base de dicho estudio y adicionando 8 localidades donde las dos formas son simpátricas y en la que se juntan los ambientes que constituyen sus habitats, Smith y colaboradores (2001) concordaron con lo propuesto por Pearson & Smith (1999), quienes incluyeron *A. xanthorhinus* bajo la especie *A. olivaceus*. Rodríguez-Serrano y colaboradores (2006) reconocen 6 subespecies de *A. olivaceus*. Recientemente, la especie *Abrothrix markhami* fue reevaluada y se consideró que se trataba de otra subespecie (*A. o. markhami*; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2007).

Adicionalmente, se han planteado dudas sobre la posible sinonimia de *A. hershkovitzi* con *A. olivaceus*. Se conoce que aquella se distribuye sólo en la Isla Capitán Aracena (54°14'S – 71°30'W) considerándose que podría estar en las islas más exteriores del archipiélago chileno (Musser & Carleton 2005; Patterson, B. & D'Elia, G. 2008). Así, incluir en el análisis representantes de esta especie resulta de interés, considerando que la representación del muestreo abarca esa latitud, haciendo posible la comparación con individuos de la zona.

En resumen, la especie ha sido estudiada en la totalidad del territorio chileno (Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006), en una zona austral que involucra ambos lados de la cordillera (Smith *et al.*, 2001) y recientemente en toda la Patagonia argentina y Tierra del Fuego (Lessa *et al.*, 2010). En esta última zona, se encontró un corte filogeográfico entre Patagonia continental y la península de Tierra del Fuego. Además, los resultados fueron consistentes con una historia de expansión demográfica posterior al Último Máximo Glacial. El papel de la estepa en la historia de la especie y los nexos actuales e históricos entre las poblaciones de la estepa y las de los restantes ambientes (bien estudiados en los trabajos citados) representan aspectos que todavía requieren análisis detallados. Tomados en conjunto, los estudios citados y el aquí propuesto proveerán una visión bastante completa de la historia de esta especie, ampliamente representada en la región austral de América del Sur. Los antecedentes presentados, así como los estudios realizados sobre la especie en cuestión muestran claramente el interés que encierra su estudio. A la vez, resaltan la importancia de analizar la población en la zona esteparia de la Patagonia argentina, particularmente, procurando cubrir la totalidad de su distribución a uno y otro lado de la cordillera y en varios puntos a lo largo de su rango latitudinal.

## **HIPOTESIS**

### **1. Refugios**

La diversidad de *A. olivaceus* en Patagonia fue originada a partir de al menos un refugio en la zona de estepa que permaneció sin estar cubierta de hielo durante la última glaciación y que no fue cubierta por el océano.

Predicción- Al menos en una zona de la estepa patagónica se registrarán valores altos de diversidad genética y evidencia de equilibrio poblacional.

### **2. Tiempos**

El patrón de las variantes genéticas de la especie en Patagonia fue originado recientemente y responde al cambio en disponibilidad de ambientes durante el último período glacial en relación al interglacial.

Predicción- La población presentará señales de cambios demográficos y los tiempos en que habrían ocurrido esos cambios coincidirán con el avance o retracción de hielos.

### **3. Ambientes**

La diversificación de la especie en Patagonia ocurrió por divergencia entre ambientes. A grandes rasgos, la diferenciación genética y morfológica observada puede vincularse al ambiente que habitan los individuos.

Predicción- Habrá agrupamiento preferenciales de individuos provenientes del ambiente estepa en comparación con aquellos provenientes del ambiente bosque.

### **4. Latitud**

La diversificación de la especie en Patagonia ocurrió en respuesta a uno o varios factores vinculados a condiciones climáticas que varían en un gradiente latitudinal. Las condiciones extremas a altas latitudes implicarán menos diversificación.

Predicción- La variabilidad genética será menor y la estructura menos pronunciada en latitudes altas.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

- Generar información sobre la biogeografía histórica de *Abrothrix olivaceus*, contribuyendo así a la comprensión de la historia reciente de la fauna en la región sur de América del Sur.

### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar la variación del gen del citocromo b mitocondrial de *Abrothrix olivaceus* a nivel poblacional y establecer su estructura filogeográfica.
- Inferir aspectos de su historia demográfica desde el punto de vista genético.
- Generar hipótesis biogeográficas que podrán ser puestas a prueba en un futuro (con estudios que incluyan otros taxa o que utilicen más loci para la especie).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ZONA DE ESTUDIO

En Argentina, la región de la Patagonia se extiende desde los 39° a los 55° de latitud sur, al sur del Río Colorado (León *et al.*, 1998) y, a los efectos de este estudio, el mismo límite de latitud se considerará para el Patagonia en Chile. En términos de clima se puede definir como una región templada o templada-fría siendo característicos los vientos fuertes y constantes del oeste (Paruelo *et al.*, 1998). La precipitación varía con las estaciones del año y la zona, habiendo un marcado gradiente del oeste al este con precipitaciones anuales mayores a 2000 mm al oeste de la cordillera de los Andes y menores a 200 mm en zonas centrales, al este de la cordillera (Paruelo *et al.*, 1998). La temperatura sigue un gradiente de noroeste a sureste de isotermas (Paruelo *et al.*, 1998).

Estas características climáticas marcan un gradiente en los tipos de vegetación y se habla de 3 provincias fitogeográficas: Monte de estepas arbustivas; Patagonia propiamente dicha, de estepas herbáceas arbustivas y semidesiertos; y Bosque subantártico (León *et al.*, 1998). En este trabajo se seguirá la nomenclatura usada en Lessa *et al.*, (2010) que designa respectivamente esas provincias como los ambientes: Monte argentino, Estepa Patagónica (y dentro de ella los pastizales patagónicos que caracterizan un área ubicada al sur de la provincia de Santa Cruz y en Isla Grande de tierra del Fuego) y Bosque subpolar magallánico. Al oeste de la cordillera de los Andes, y en el norte de la zona considerada para este estudio, el ambiente es de bosque valdiviano (Figura 1).

Estos ambientes pertenecen a una de las dos principales unidades fisiográficas, la llamada Patagonia extra andina; pero la Patagonia también está formada por los Andes Patagónicos que se extienden del norte al sur, excepto en Tierra del Fuego donde lo hace desde el oeste al este (Rabassa 2008).

Además, en la Patagonia hay largos cuerpos de hielo, los más importantes del hemisferio sur después de los de la Antártida, que son los remanentes de la capa de hielo que cubría los Andes del sur durante el Último Máximo Glacial del Pleistoceno (Rabassa, 2008). La capa de hielo se extendió según se muestra en la figura 1 de acuerdo al trabajo de Rabassa (2008) y Singer y colaboradores (2004).

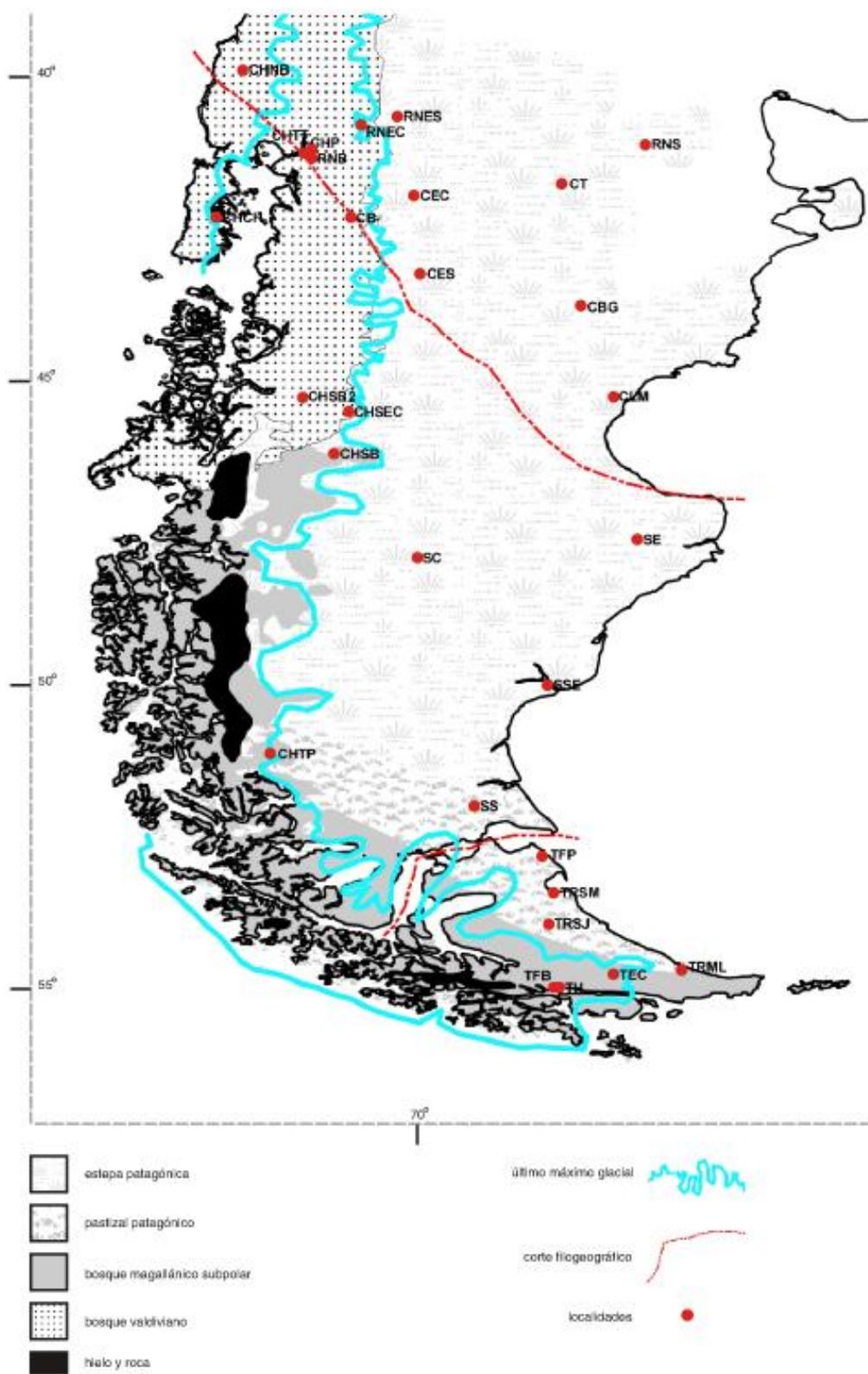


Figura 1- Mapa de la zona de estudio (sur de Chile y patagonia argentina). Los distintos ambientes se indican con distintas texturas. La línea celeste marca la extensión de la capa de hielo del último máximo glacial. Los puntos indican las 29 localidades consideradas en el análisis poblacional. Por detalles de las localidades ver Anexo I y II. Las líneas rojas punteadas marcan cortes filogeográficos propuestos por Lessa y colaboradores (2010).

## MUESTRAS Y SECUENCIAS UTILIZADAS

Las muestras analizadas incluyen las colectadas a lo largo de tres transectas ubicadas a distintas latitudes de Patagonia (norte: 41 a 43°S; centro: 47 a 49°S; sur: 52 a 54°S), desde la costa atlántica hasta la cordillera de los Andes, e incluyendo los ambientes descritos anteriormente. El muestreo fue hecho en el marco del proyecto *Postglacial Patagonia: evolutionary responses of small mammals to climate change* por varios investigadores que conformaron el equipo de trabajo. Se utilizaron muestras donadas por varios investigadores pertenecientes a diversas instituciones, y secuencias disponibles en Genbank. Estas muestras provienen de Argentina y Chile, tanto de la región patagónica como regiones aledañas.

Se utilizaron un total de 311 secuencias: 307 de *A. olivaceus* (incluyendo 3 de *A. o. markhami* y 2 de *A. herskovitzi*), y 4 de *A. andinus* utilizadas como grupo externo. Las muestras provienen de 25 localidades de Chile y 53 de Argentina, un total de 78 localidades de Patagonia. El total de las muestras y secuencias utilizadas, así como sus datos asociados, se muestra en el Anexo I.

Según los lugares de procedencia, las muestras a utilizar comprender representación de todas las subespecies, y para los análisis poblacionales sólo se utiliza representación de las subespecies *A. o. xanthorhinus*, *A. o. brachiotis* (según Rodríguez-Serrano *et al.*, 2006; 2008).

El marcador utilizado es el gen mitocondrial que codifica para el citocromo b, gen para el cual Smith y colaboradores (2001) han reportado niveles de variación suficientes para los fines del presente estudio. Esta elección permite incorporar los datos de dicho trabajo en el análisis y comparar resultados con trabajos de interés (en otras áreas, e.g. Lessa *et al.*, 2003; que incluyen la especie en cuestión: Smith *et al.*, 2001, Smith & Patton 1999; que tratan de otras especies patagónicas Kim *et al.*, 1998). Por otra parte, este marcador es el más usado en filogenias moleculares de mamíferos (D'Elía 2003), lo cual permitirá eventualmente plantear trabajos con otros enfoques, que requieran la comparación con datos de otros taxa.

## **ANÁLISIS DE LABORATORIO**

Se procesaron 223 muestras de músculo o hígado, preservadas en etanol 95°, en el Laboratorio de Evolución de Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

La extracción del ADN se realizó utilizando los protocolos de digestión por proteinasa K, extracción de proteínas con cloruro de sodio y precipitación con alcohol (modificado de Miller *et al.*, 1989). Un fragmento de aproximadamente 850 pares de bases (pb), que incluye 801 pb del citocromo b, se amplificó por la técnica de Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) (Saiki *et al.*, 1988) utilizando los oligonucleótidos MVZ05 y MVZ16 (Smith & Patton 1991, 1993). Se utilizó un volumen total de reacción para PCR de 50 µl conteniendo 25µl de dilución de ADN (2 µg/ml) y 10 µl de reactivos en las siguientes concentraciones: Buffer 1X, dNTPs 0,2 mM, oligonucleótidos 0,2 µM, MgCl<sub>2</sub> 3 mM, Taq polimerasa 0,04 U/µl. Se realizaron 30 ciclos de PCR bajo las siguientes condiciones: desnaturalización a 94°C, asociación a 42°C y extensión a 72°C por 30 segundos cada paso, previa fase de desnaturalización a 95°C durante 3 minutos y seguidos de una etapa de extensión a 72°C por 2 minutos. Los productos fueron examinados mediante corridas electroforéticas en geles de agarosa 0,8% en TBE1X y tinción con Bromuro de etidio 5 mg/ml.

La purificación y secuenciación de los productos de PCR se hizo utilizando el servicio de secuenciación de MacroGen Inc. Los espectroferogramas se visualizaron y se alinearon manualmente con el programa Proseq v3.0 (Filatov 2002) y luego automáticamente usando el programa CLUSTAL W implementado en MEGA v4 (Tamura *et al.*, 2007).

## **ANÁLISIS DE DATOS**

### **Reconstrucción filogenética y descripción general de la variación**

Con un total de 311 secuencias se probó el ajuste a algunos modelos de sustitución implementando el programa MODEL GENERATOR (Keane *et al.*, 2006).

Se visualizaron los sitios variables utilizando el programa MEGA v4 (Tamura *et al.*, 2007) y a partir de ellos se identificaron las distintas variantes de las secuencias, o haplotipos, usando el programa DNAsp5 (Librado & Rozas, 2009).

Se realizó una reconstrucción filogenética utilizando un representante de cada haplotipo definido, incluyendo los sitios conservados. Como grupo externo se usaron cuatro representantes de la especie *Abrothrix andinus* por tratarse de la especie hermana de *A. olivaceus* (D'Elía 2003; Feijoo *et al.*, 2010; Smith & Patton 1999). El método de reconstrucción utilizado fue un análisis bayesiano, implementado en el programa BEAST (Drummond & Rambaut 2007), usando los recursos de la Unidad de Servicio Computacional de Biología de la Universidad de Cornell (financiado parcialmente por la corporación Microsoft, <http://cbsuapps.tc.cornell.edu>). El largo de cadena utilizado fue de 100 millones de generaciones, generando 10.000 árboles y descartando los primeros 2500 ("burnin"). El resto de las opciones se mantuvieron por defecto: el límite de probabilidad posterior fue de 0,5; el tipo de árbol es el de máxima credibilidad de clados, y para las edades de los nodos se utilizó la mediana.

Para datar los nodos del árbol se usó la tasa de mutación calculada en el trabajo de Lessa y colaboradores (2010) a partir de calibraciones con ejemplares fósiles. El valor de dicha tasa es  $\mu=0,03$  (Lessa *com.pers.*) expresada en mutaciones por sitio por linaje por millones de años.

Los porcentajes de divergencia dentro y entre los clados obtenidos fueron calculados usando el programa MEGA v4 (Tamura *et al.*, 2007) computando la distancia p. Esta distancia es la proporción de sitios nucleotídicos en los cuales hay diferencias cuando se consideran comparaciones pareadas. Se obtiene dividiendo el número de diferencias por el total de sitios comparados y no incorpora correcciones de sustituciones múltiples en el mismo sitio, ni sesgos de tasa de sustitución, ni diferencias en tasas evolutivas entre sitios (Nei & Kumar, 2000).

Para el total de secuencias disponibles de *Abrothrix olivaceus* (n=302) se obtuvieron índices generales de diversidad y la relación entre los haplotipos utilizando el programa Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005), incorporando la representación geográfica de los mismos en una red realizada por parsimonia, opción "median-joining", del programa Network 4.5.1.0 ([www.fluxus-engineering.com/network\\_terms.htm](http://www.fluxus-engineering.com/network_terms.htm)).

## **Análisis poblacionales**

Para realizar los análisis poblacionales se reagruparon las secuencias de manera de formar conjuntos que se acercaran a una representación de 10 individuos. Para ello, todos los puntos geográficos de las localidades de muestreo se ingresaron en un mapa y, siempre que fuera posible, se agruparon aquellas de bajo número de representantes ( $n < 10$ ), que fueran cercanas (considerando una distancia máxima de 100km) y pertenecientes al mismo ambiente (estepa patagónica, pastizal patagónico, bosque, bosque magallánico subpolar). En total, los análisis poblacionales se realizaron sobre 29 localidades y un total de 281 secuencias. Las localidades agrupadas pertenecían a un mismo clado, las variantes eran cercanas sin presentar muchos cambios entre ellas. El nuevo punto geográfico se definió como el centroide del polígono formado por las diferentes localidades que componen el grupo, calculado como el promedio de las latitudes y el promedio de las longitudes. En suma, 20 localidades de las 29 consideradas en los análisis poblacionales son agregados de varios puntos de colecta relativamente cercanos.

## **Grupos de localidades**

Para identificar grupos de interés a analizar como posibles unidades poblacionales o subpoblaciones se realizaron análisis de escalamiento multidimensional con el total de localidades disponibles (29), así como con subconjuntos resultantes de la reconstrucción filogenética (grupos filogeográficos). El escalamiento se realizó a partir de la matriz de valores de  $F_{ST}$  (obtenida utilizando el programa Arlequin 3.0; Excoffier *et al.*, 2005) empleando dos dimensiones, implementado en el programa XLSTAT (versión de prueba <http://www.xlstat.com/>).

Con la misma finalidad, se utilizó el análisis espacial de varianza molecular (SAMOVA por sus siglas en inglés) (Dupanloup *et al.*, 2002). El análisis requiere que se fije de antemano un número de grupos ( $k$ ) a obtener, y busca la composición de los grupos que maximiza la proporción de la varianza debida a esa configuración (índice de fijación  $F_{CT}$ ) usando un algoritmo llamado “recocido simulado” (simulated annealing). Se usaron 100 procesos de dicho algoritmo como condiciones iniciales y se probaron valores de  $k$  desde 2 a 8. El criterio para elegir con cuántos grupos continuar los análisis fue

una combinación entre mantener el valor de  $F_{CT}$  más alto posible siempre que los grupos reunieran más de una localidad.

### Grupos definidos por ambientes

Teniendo en cuenta las posiciones geográficas de las localidades, la asignación de macroambientes y el corte filogeográfico propuesto en el trabajo de Lessa y colaboradores (2010), las localidades fueron clasificadas según su posición respecto a la capa de hielo presente en el Último Máximo Glacial (según se describe en Singer et al., 2004 y Rabassa 2008) en 4 categorías: afuera del área de la capa de hielo, dentro de ella, o periglacial (distinguiendo si era dentro o fuera).

La clasificación se aplicó primero a cada localidad, y luego a los grupos según la categoría que presentara la mayoría de las localidades.

A partir del conjunto de las 281 secuencias, se formaron seis grupos combinando la asignación a tres franjas latitudinales: N- Norte de Patagonia continental, S- Sur de Patagonia continental, T- Tierra del Fuego; y dentro de cada una de ellas, a un ambiente y su ubicación respecto a la capa de hielo presente en el Último Máximo Glacial (Tabla1).

Tabla 1- Información de cada grupo usado en el análisis. Se muestra el código utilizado en cada caso (columna código), la latitud y longitud promedio, el número de secuencias disponibles (n), y el ambiente al cual se asocia la localidad (ambiente), la posición respecto a la capa de hielo presente en el último máximo glacial (UMG).

código	latitud promedio	longitud promedio	n	ambiente	UMG
N1	-41.72	-72.40	68	Bosque	D
N2	-42.47	-69.20	56	Estepa patagónica	A
S3	-47.20	-72.17	35	Bosque	D
S4	-48.67	-68.67	52	Estepa patagónica	A
T5	-54.75	-68.07	36	Bosque subpolar magallánico	D
T6	-53.59	-67.97	34	Pastizal patagónico	A

A-afuera D- dentro del área cubierta por la capa de hielo durante el ultimo máximo glacial

### **Indices de diversidad y fijación**

Utilizando los programas DnaSP v5 (Librado & Rozas, 2009) y Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005), se computaron estimaciones de diversidad genética (media de diferencias pareadas,  $\pi$ , y estimación del parámetro poblacional  $\theta$  a partir de sitios segregantes,  $\theta_s$ ) para cada unidad a estudiar.

Se computaron estimaciones pareadas poblacionales de  $F_{ST}$  y  $\Phi_{ST}$  con el programa Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005), usando el máximo número de permutaciones que admite el programa (99999) para obtener un valor de significancia.

### **Historia demográfica**

Para evaluar cambios demográficos históricos se usaron las pruebas de Tajima (D), que se basa en comparar las estimaciones de  $\theta$  a partir de sitios segregantes ( $\theta_s$ ) y de diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) (Tajima, 1989), y la de Fu ( $F_s$ ), que se basa en el número de alelos observado y el esperado bajo condiciones de estabilidad demográfica (Fu, 1997). Los estadísticos de ambas pruebas toman valores negativos y significativos cuando hay ciertos apartamientos de la neutralidad (tales como la presencia de alelos levemente deletéreos, o luego de una barrida selectiva) o cambios demográficos recientes (en particular, expansión demográfica).

La distribución de diferencias pareadas (*Mismatch distribution analysis*) fue analizada usando el programa Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005). El análisis consiste en calcular la frecuencia de las distintas categorías de números de diferencias pareadas y compararla con la distribución esperada bajo un escenario de expansión demográfica. Para ello se graficaron los valores observados y los esperados bajo un modelo de expansión brusca, junto a su intervalo de confianza al nivel de significancia del 5%. Considerando un modelo de expansión demográfica implementado en el programa Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005) se obtuvo el valor  $\tau$  (tau) que fue convertido a tiempo absoluto usando la tasa de mutación calculada en el trabajo de Lessa y colaboradores (2010) a partir de calibraciones con ejemplares fósiles. El valor de dicha tasa es  $\mu=0,03$  (Lessa com.pers.) expresada en mutaciones por sitio por linaje por millones de años. El tiempo absoluto en miles de años se obtuvo empleando la fórmula  $t = \tau \times 1000 / 0,03 \times 801 \times 2$ .

Como una aproximación alternativa para evaluar un posible cambio demográfico, se estimó el parámetro  $g$  de un modelo de crecimiento exponencial por el método de máxima verosimilitud (Khuner *et al.*, 1998) utilizando el programa Lamarc (Khuner 2006). Se integraron los resultados de tres corridas independientes, cada una de 20 cadenas iniciales y cinco finales de las cuales se muestrearon 2000 y 1000 árboles respectivamente, usando incrementos de 20 generaciones, bajo el modelo mutacional Felsenstein 84 (parámetros elegidos según Lessa *et al.*, 2010).

La dinámica poblacional en el pasado fue estudiada utilizando la aproximación del Perfil demográfico bayesiano o *Bayesian skyline plot*, método que estima la distribución del tamaño poblacional efectivo a través del tiempo a partir de un conjunto de secuencias (Drummond *et al.*, 2005). El análisis se realizó utilizando el programa BEAST (Drummond & Rambaut 2007). Una vez más, la tasa de mutación asumida es  $\mu=0,03$  expresada en mutaciones por sitio por linaje por millones de años (Lessa com. pers.).

Los dos últimos análisis se hicieron utilizando la Unidad de Servicio Computacional de Biología de la Universidad de Cornell (financiado parcialmente por la corporación Microsoft, <http://cbsuapps.tc.cornell.edu>).

## RESULTADOS

### DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA VARIACIÓN GENERAL

Los datos aportados por el conjunto de 311 secuencias de la región de 801 pb del ADNmt codificante para el citocromo b se ajustaron al modelo de evolución Hasegawa-Kishino-Yano (Hasegawa et al. 1985) con sitios invariantes y distribución gamma (HKY+I+G), según los tres criterios que prueba el programa utilizado (criterio de información de Akaike 1 y 2 y criterio bayesiano). El modelo considera que los sitios tienen tasas de evolución heterogéneas, habiendo una proporción de sitios que no varían y otra cuyas tasas varían de acuerdo a la distribución gamma. Siempre que fue posible, este modelo se consideró para ajustar parámetros de los análisis que se realizaron.

Considerando todos los datos disponibles, se pueden contar 148 sitios variables y 110 haplotipos de los cuales 4 corresponden al grupo externo, *A. andinus*, 3 haplotipos a la subespecie *A.o.markhami*, uno a *A.hershkovitzii* y 102 haplotipos generados a partir de las 302 secuencias de *A. olivaceus* (Anexo III).

La reconstrucción filogenética realizada definió tres grupos monofiléticos apoyados por valores de probabilidad posterior mayores a 0,900 y un cuarto grupo formado por una única muestra. Los grupos se corresponden con la procedencia de las muestras y fueron nombrados de manera acorde:

- 1) Norte de Chile
- 2) Patagonia continental
- 3) Tierra el Fuego
- 4) Mendoza

El grupo de Tierra del Fuego se presenta como grupo hermano de la muestra de Mendoza con un valor de probabilidad posterior de 1. La relación entre los cuatro clados presenta un valor de probabilidad posterior de 0,384 (Figura 3).

Dentro del clado Patagonia continental, se distingue un subclado compuesto por los tres haplotipos de la subespecie *A.o.markhami*. Aparte de ese subclado, no hay ningún otro agrupamiento preferencial, excepto para algunos pares de haplotipos. En el clado Tierra del Fuego se pueden distinguir dos subclados. El haplotipo representante de la especie previamente definida como *Abrothrix herskovitzi* se ubica en uno de estos clados.

El clado de Tierra del Fuego es el más reciente (174.000 años), seguido por similares fechas tanto para la diferenciación del clado de Patagonia continental (318.000 años) y el clado que reúne Tierra del Fuego y Mendoza (339.000 años). Un poco más antiguo es el clado Norte de Chile (470.000 años). La edad del clado que agrupa toda la especie se encuentra entre 687.000 y 870.000 años.

Los valores de distancia p dentro de cada clado fue menor al 2%, siendo un orden de magnitud menor en Tierra del Fuego. La distancia neta entre Tierra del Fuego y cualquiera de los otros dos clados es de 3,2%, más del doble que la distancia entre los clados de Patagonia continental y el Norte de Chile (Tabla 2).

Tabla 2– Distancia p dentro y entre clados. Los valores a la izquierda de la barra corresponden a distancias medias y aquellos a la derecha a distancias netas entre clados. En la diagonal se muestra la distancia dentro de cada clado.

	Norte de Chile	Patagonia continental	Tierra del Fuego
Norte de Chile	0,018		
Patagonia continental	0,027 / 0,014	0,007	
Tierra del Fuego	0,044 / 0,032	0,038 / 0,032	0,005

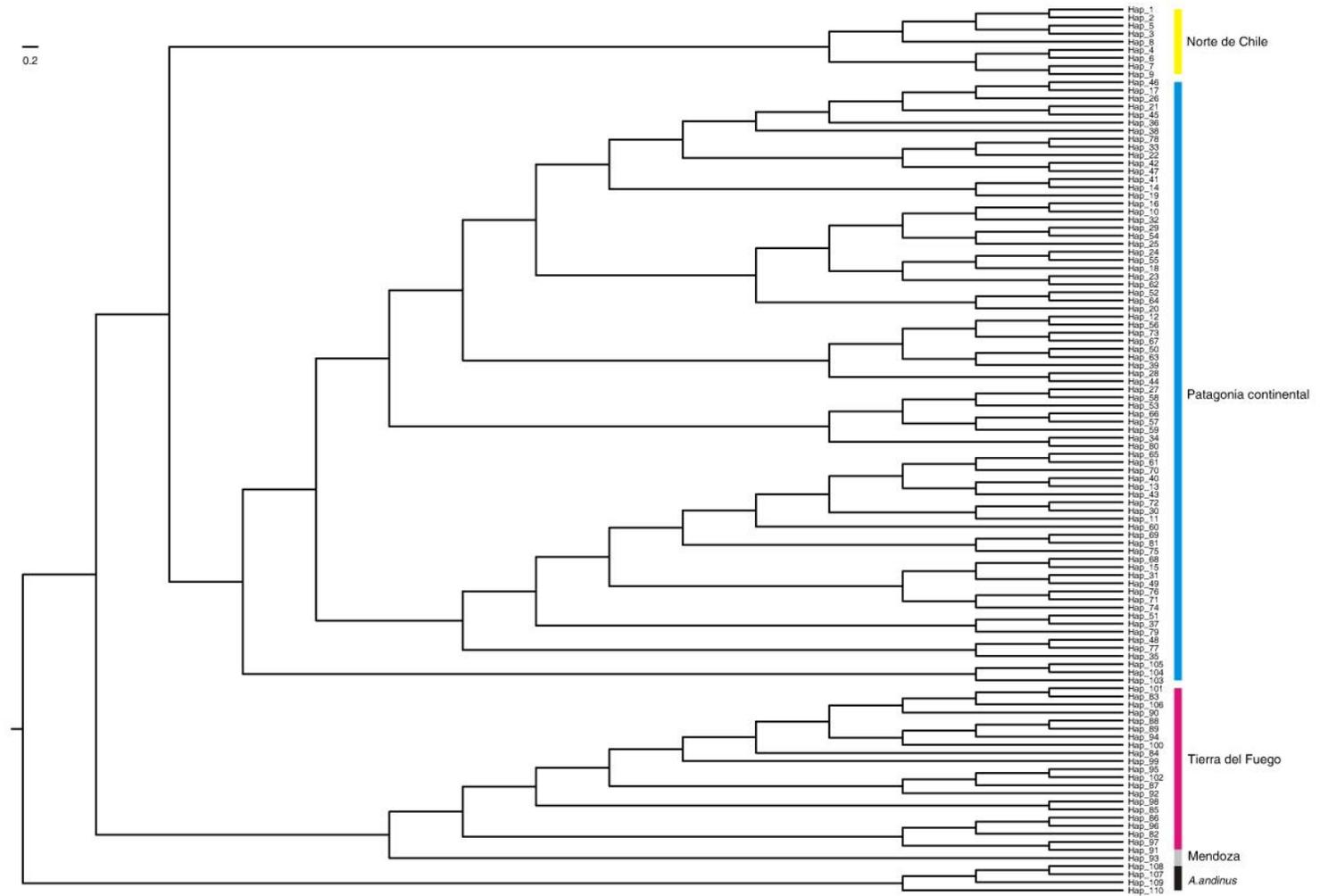


Figura 2- Cladograma de la reconstrucción filogenética bayesiana para 110 haplotipos del género *Abrothrix*. *A. andinus* es el grupo externo (negro) y *A. olivaceus* el grupo interno, que presenta tres cladogramas: Tierra del Fuego (magenta), Norte de Chile (amarillo) y Patagonia continental (cian). Se destaca el haplotipo correspondiente a la localidad de Mendoza. Detalles de la reconstrucción y los datos analizados son provistos en el texto y en los anexos.

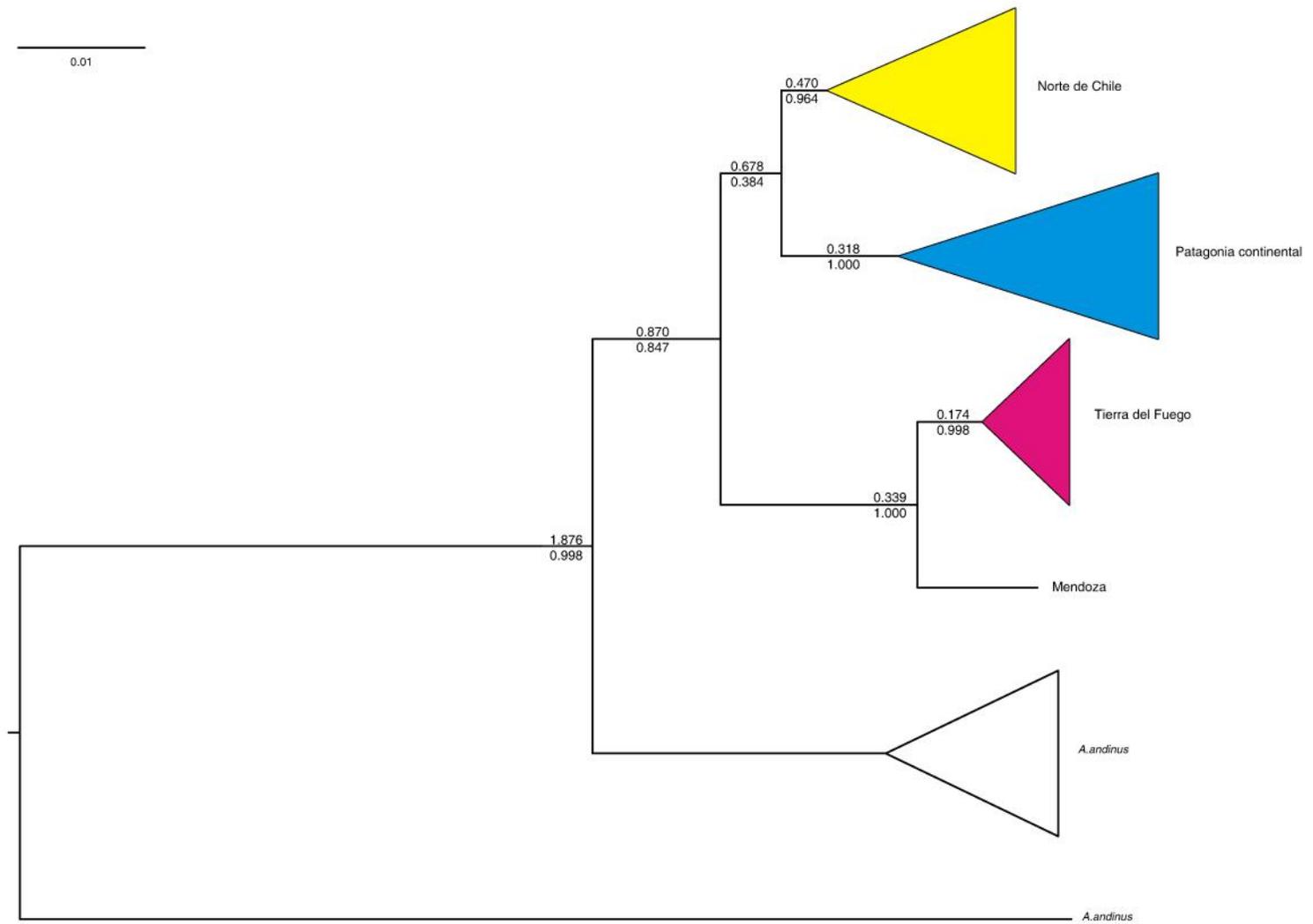


Figura 3- Reconstrucción filogenética bayesiana para 110 haplotipos del género *Abrothrix*. *A. andinus* es el grupo externo (negro) y *A. olivaceus* el grupo interno, que presenta tres clados: Tierra del Fuego (magenta), Norte de Chile (amarillo) y Patagonia continental (cian). Se destaca el haplotipo correspondiente a la localidad de Mendoza. En los nodos se muestran los valores de probabilidad posterior (número inferior) y la datación en millones de años (número superior). Detalles de la reconstrucción y los datos analizados son provistos en el texto y en los anexos.

Las 222 secuencias obtenidas aportaron 69 nuevos sitios variables y definieron 60 nuevos haplotipos: 1 para el clado del Norte de Chile, 44 para el clado de Patagonia continental, 14 para el clado de Tierra del Fuego y 1 para la localidad de Mendoza. Dentro de los 102 haplotipos correspondientes a *Abrothrix olivaceus*, la representación de los haplotipos varió desde 1 a 43 individuos. Entre las zonas analizadas no hay haplotipos compartidos. Tanto en Patagonia continental como en Tierra del Fuego el patrón se caracteriza por pocos haplotipos comunes y muchos únicos o de baja frecuencia.

Las muestras provenientes del Norte de Chile definieron 9 haplotipos, 8 de ellos con un único representante. Las muestras provenientes de la Patagonia continental definieron 72 haplotipos; 52 de ellos representados por un único individuo y 5 haplotipos por más de 10. Las secuencias provenientes de muestras colectadas en Tierra del Fuego definieron 21 haplotipos, 12 de ellos representados por un individuo y 2 haplotipos con más de 10 representantes (Figura 4, Anexo I y III).

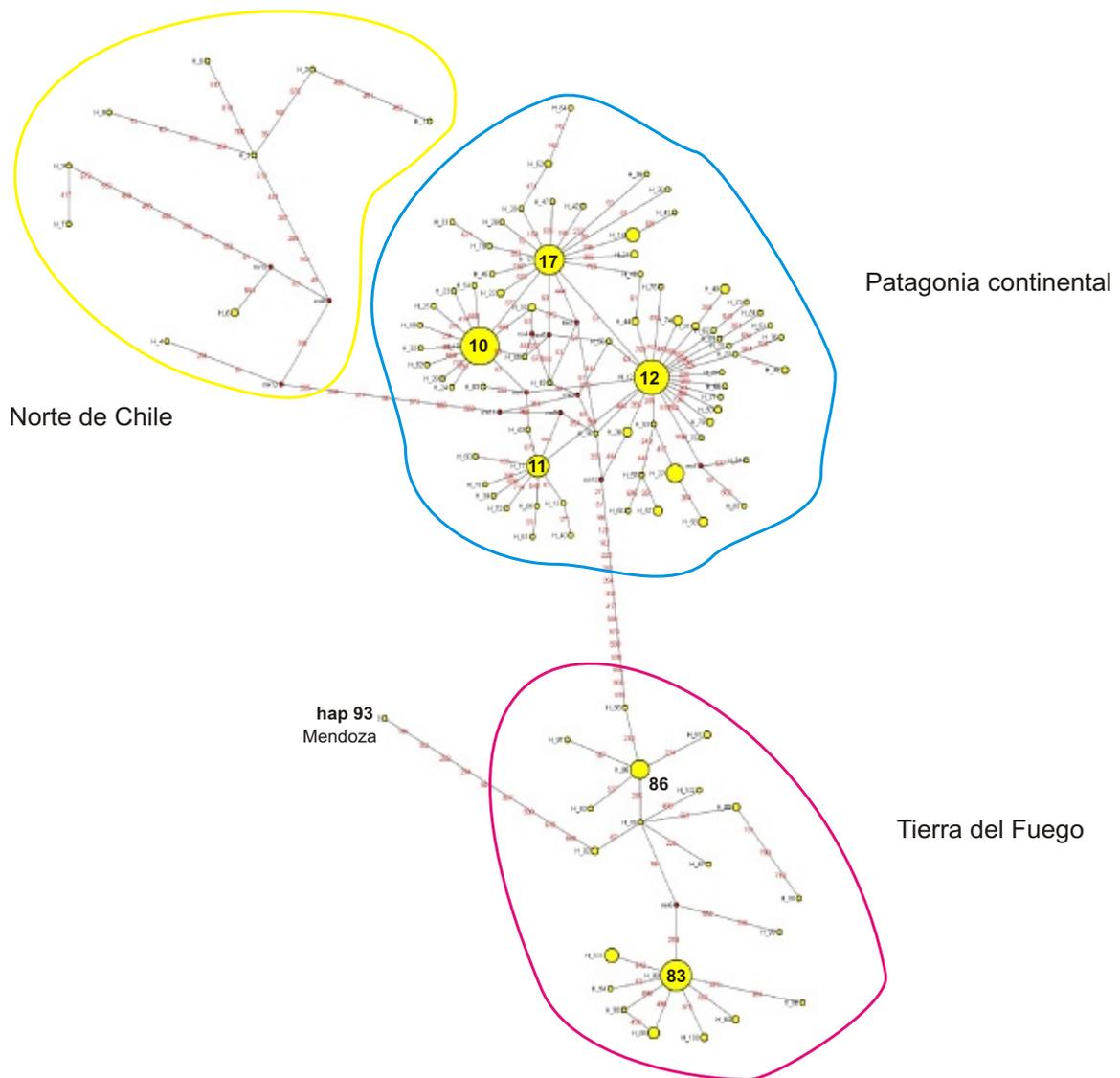


FIGURA 4- Red de expansión mínima de los haplotipos de 302 secuencias de *Abrothrix olivaceus*. Cada círculo representa un haplotipo y su tamaño es proporcional a la frecuencia. Los números rojos indican una mutación. Se identifican tres grupos que se difieren en varias mutaciones: Norte de Chile, Patagonia Continental y Tierra del Fuego, y se señala la secuencia proveniente una muestra colectada en Mendoza. Por detalles de la procedencia de las muestras o secuencias utilizadas referirse a los anexos I y III.

## ANÁLISIS POBLACIONALES

Para los análisis poblacionales se excluyeron las secuencias reportadas como *A. herskovitzi*, *A. o. markhami*, y las que componen el clado Norte de Chile (procedentes de Río Loa, Tarapacá, Camarones, Valparaíso, Concepción/Yumbel, La Serena, y Coquimbo; previamente reportadas por Palma *et al.*, 2005; Pearson & Smith 1999; Smith *et al.*, 2001 y una secuencia adicional generada en este estudio). Vale recordar que las localidades se agruparon ( $n$  cercano a 10); las secuencias que no pudieron ser agrupadas en grupos de tamaño suficiente fueron eliminadas de los análisis poblacionales. En total se consideraron 281 secuencias repartidas en 29 localidades, de las cuales 15 están representadas por 10 individuos como mínimo, y 14 localidades por menos de 10 individuos (Tabla 3).

### Diversidad

Los valores de diversidad para el conjunto de las 281 secuencias fueron de  $\pi=9,930$  y  $\theta_S= 13,510$  (Tabla 3). Los valores de diversidad medida por  $\pi$  fueron similares tanto para Patagonia continental como para Tierra del Fuego ( $\pi=2.427$  y  $\pi=2.254$ , respectivamente), siendo mayor la medida de  $\theta_S$  para el continente ( $\theta_S= 10.124$ , comparado con  $\theta_S= 4.566$  en Tierra del Fuego).

Los valores medidos por localidad, varían de  $\pi=0$  en la zona este de la provincia de Santa Cruz, Argentina (localidad Estancia Cerro del Paso) hasta  $\pi=3,45$  en la estepa de Chubut (localidades de Sierra Tepuel, Estancia Quichaura y Aleusco).

Al examinar la diversidad por latitud o ambiente no hay un patrón claro; no se registran menores valores de diversidad a menores latitudes o asociados a ciertos ambientes. En la zona sureste de la provincia de Chubut (Estancia Los Manantiales), el este de la provincia de Santa Cruz (Estancia CerroPaso y LaPaloma), el sur de dicha provincia (Estancia Don Braulio y Estancia Pali Aike), y en Torres del Paine la diversidad es menor a 1 según ambas medidas analizadas. Sin embargo, no se trata de una zona

definida ya que hay localidades de ubicación intermedia a las mencionadas que presentan valores de diversidad similares a las restantes localidades analizadas. Tampoco se puede asignar un único tipo de ambiente a los bajos valores de diversidad.

En total, considerando los valores de diversidad por franjas latitudinales, Santa Cruz presenta valores promedios más bajos, seguido por Tierra del Fuego y por último las provincias de Chubut, Río Negro y la zona de Chile a latitudes similares, i.e. aproximadamente 42° S .

Tabla 3- Localidades definidas para los análisis poblacionales y sus características. Se muestra el código usado en los análisis (código), el número muestral (n), valores de diversidad nucleotídica ( $\pi$  y  $\theta_s$ ), el ambiente asociado a la localidad (ambiente) y sus coordenadas (latitud y longitud).

localidad	código	n	$\pi$	$\theta_s$	ambiente	lat	long
Chile Norte Bosque	CHNB	5	1,200	1,440	bosque	-40,37	-73,28
Chile Tagua Tagua	CHTT	15	2,305	3,075	bosque	-41,60	-72,19
Chile Puelo_Xregion	CHP	9	1,556	1,472	bosque	-41,68	-72,33
Chile Chiloé	CHCH	9	3,278	3,311	bosque	-42,69	-73,70
<b>promedio</b>			<b>2,085</b>	<b>2,320</b>		<b>-41,59</b>	<b>-72,88</b>
Rio Negro Estepa	RNES	11	1,745	1,707	estepa patagónica	-41,10	-70,87
Rio Negro Ecotono	RNEC	8	2,429	2,314	ecotono	-41,23	-71,45
Rio Negro Somuncura	RNS	5	1,200	1,440	estepa patagónica	-41,54	-66,98
Rio Negro Bosque	RNB	4	2,500	2,727	bosque	-41,76	-72,22
Chubut EaTalagapa	CT	10	1,356	1,767	estepa patagónica	-42,16	-68,27
Chubut Ecotono	CEC	13	1,667	1,289	estepa patagónica inf monte	-42,35	-70,60
Chubut Bosque	CB	18	2,046	4,361	bosque	-42,70	-71,60
Chubut Estepa	CES	12	3,455	3,643	estepa patagónica	-43,58	-70,50
Chubut EaBajadaGuanaco	CBG	5	1,600	1,920	estepa patagónica	-44,10	-67,99
<b>promedio</b>			<b>2,000</b>	<b>2,352</b>		<b>-42,28</b>	<b>-70,05</b>
Santa Cruz Este	SCE	12	0,000	0,000	estepa patagónica inf monte	-47,76	-67,11
Santa Cruz Sur	SCS	7	0,286	0,408	pastizal patagónico	-51,96	-69,66
Chubut EaLosManantiales	CLM	10	0,400	0,707	estepa patagónica inf monte	-45,51	-67,49
Chile TorresPaine	CHTP	13	0,462	0,967	ecotono bosque-estepa	-51,13	-72,83
Santa Cruz Centro	SC	12	1,212	1,656	estepa patagónica	-48,05	-70,56
Chile Sur Bosque	CHSB	4	1,500	1,636	bosque	-46,41	-71,85
Santa Cruz Sureste	SCSE	11	1,818	2,390	estepa patagónica	-50,05	-68,51
Chile Sur Bosque 2	CHSB2	5	2,000	1,920	bosque	-45,52	-72,36
Chile Sur Ecotono	CHSEC	13	2,026	2,578	ecotono estepa-bosque	-45,75	-71,64
<b>promedio</b>			<b>1,078</b>	<b>1,362</b>		<b>-48,02</b>	<b>-70,22</b>
Tierra del Fuego Pastizal	TP	7	1,429	2,041	pastizal patagónico	-52,72	-68,57
Tierra del Fuego							
RioGrandeEaSanMartin	TRSM	11	2,655	3,073	pastizal patagónico	-53,32	-68,41
Tierra del Fuego RGSanJulio	TRSJ	7	2,952	2,857	pastizal patagónico	-53,81	-68,50
Tierra del Fuego							
RioGrandeEaMariaLuisa	TRML	9	1,167	1,472	pastizal patagónico	-54,49	-66,41
Tierra del Fuego Ecotono	TEC	5	1,200	0,960	ecotono bosque - estepa	-54,61	-67,48
Tierra del Fuego EaHarberton	TH	11	0,545	1,024	bosque subpolar magallánico	-54,82	-68,33
Tierra del Fuego Bosque	TB	20	1,721	2,537	bosque subpolar magallánico	-54,82	-68,40
<b>promedio</b>			<b>1,667</b>	<b>1,995</b>		<b>-54,08</b>	<b>-68,01</b>
<b>total</b>		<b>281</b>	<b>9,930</b>	<b>13,510</b>			



El valor de  $F_{ST}$  entre las zonas de Patagonia continental y Tierra del Fuego es alto ( $F_{ST} = 0,894$ ;  $p=0,000$ ). Dada la diferenciación observada en este índice y también en todos los análisis anteriores (reconstrucción filogenética, los valores de distancia p y los valores de comparaciones pareadas de  $F_{ST}$  entre localidades) estas dos zonas se consideraron como dos unidades y los restantes análisis poblacionales se realizaron dentro de cada una de ellas por separado.

Tabla 4- Valores de  $F_{ST}$  pareados para las 29 localidades definidas. En gris se muestran los valores significativos ( $p < 0,05$ ). Los códigos de las localidades y sus características se detallan en el anexo I (como referencia: C= Chubut, CH= Chile, RN=Rio Negro, S=Santa Cruz, T=Tierra del Fuego).

	CB	CBG	CEC	CES	CHCH	CHNB	CHP	CHSB	CHSB2	CHSEC	CHTP	CHTT	CLM	CT	RNB	RNEC	RNES	RNS	SC	SCE	SCS	SCSE	TB	TEC	TH	TP	TRML	TRSJ	TRSM	
CB	-																													
CBG	0.20	-																												
CEC	0.10	0.06	-																											
CES	0.17	0.06	0.03	-																										
CHCH	0.27	0.33	0.33	0.29	-																									
CHNB	0.00	0.30	0.12	0.14	0.24	-																								
CHP	0.14	0.37	0.26	0.26	0.24	0.18	-																							
CHSB	0.41	0.47	0.29	0.08	0.42	0.53	0.54	-																						
CHSB2	0.14	0.30	0.14	0.07	0.27	0.20	0.31	0.21	-																					
CHSEC	0.18	0.25	0.10	0.06	0.34	0.21	0.32	0.13	0.00	-																				
CHTP	0.39	0.63	0.37	0.19	0.52	0.62	0.60	0.47	0.26	0.10	-																			
CHTT	0.12	0.27	0.19	0.22	0.23	0.10	-0.05	0.41	0.22	0.25	0.45	-																		
CLM	0.56	0.71	0.47	0.26	0.61	0.76	0.71	0.12	0.59	0.38	0.70	0.56	-																	
CT	0.09	0.02	0.09	0.16	0.32	0.14	0.28	0.55	0.30	0.28	0.59	0.21	0.72	-																
RNB	0.02	0.24	0.15	0.14	0.16	0.02	0.00	0.43	0.16	0.21	0.58	0.00	0.70	0.16	-															
RNEC	0.11	0.29	0.22	0.22	0.24	0.09	0.05	0.44	0.23	0.27	0.53	0.08	0.64	0.21	0.00	-														
RNES	0.08	0.01	0.00	0.03	0.31	0.10	0.25	0.31	0.14	0.11	0.39	0.18	0.50	0.04	0.13	0.20	-													
RNS	0.00	0.17	0.05	0.10	0.24	0.00	0.18	0.53	0.20	0.20	0.62	0.10	0.76	0.00	0.02	0.11	0.03	-												
SC	0.49	0.55	0.37	0.21	0.54	0.59	0.60	0.00	0.41	0.27	0.47	0.49	0.06	0.60	0.55	0.55	0.39	0.59	-											
SCE	0.60	0.82	0.54	0.31	0.67	0.87	0.78	0.29	0.71	0.44	0.81	0.61	0.02	0.79	0.81	0.71	0.58	0.87	0.09	-										
SCS	0.35	0.59	0.29	0.09	0.45	0.61	0.56	0.34	0.21	0.02	0.00	0.39	0.67	0.56	0.53	0.47	0.32	0.61	0.34	0.88	-									
SCSE	0.30	0.37	0.20	0.08	0.40	0.35	0.42	0.08	0.11	0.04	0.09	0.33	0.32	0.41	0.33	0.37	0.21	0.35	0.20	0.39	0.00	-								
TB	0.91	0.92	0.92	0.90	0.91	0.93	0.92	0.93	0.92	0.92	0.95	0.91	0.95	0.93	0.92	0.91	0.92	0.93	0.93	0.95	0.94	0.92	-							
TEC	0.92	0.94	0.93	0.88	0.89	0.95	0.94	0.94	0.93	0.92	0.97	0.91	0.97	0.94	0.92	0.91	0.93	0.95	0.95	0.99	0.97	0.93	0.22	-						
TH	0.93	0.96	0.95	0.91	0.92	0.97	0.95	0.97	0.96	0.94	0.98	0.93	0.98	0.96	0.95	0.94	0.95	0.97	0.96	0.99	0.98	0.95	0.00	0.37	-					
TP	0.91	0.93	0.93	0.88	0.89	0.94	0.93	0.94	0.92	0.92	0.96	0.90	0.96	0.93	0.92	0.91	0.92	0.94	0.94	0.98	0.96	0.93	0.51	0.68	0.69	-				
TRML	0.92	0.94	0.93	0.89	0.90	0.95	0.94	0.95	0.93	0.92	0.97	0.91	0.97	0.94	0.93	0.92	0.93	0.95	0.95	0.98	0.96	0.93	0.03	0.07	0.03	0.60	-			
TRSJ	0.90	0.89	0.91	0.86	0.87	0.90	0.90	0.90	0.89	0.90	0.94	0.89	0.94	0.91	0.87	0.88	0.90	0.90	0.92	0.96	0.93	0.90	0.26	0.39	0.37	0.15	0.30	-		
TRSM	0.90	0.90	0.91	0.87	0.88	0.90	0.90	0.90	0.89	0.90	0.94	0.89	0.93	0.91	0.88	0.88	0.90	0.90	0.92	0.95	0.92	0.90	0.25	0.39	0.34	0.14	0.29	0.00	-	

## Estructura poblacional en Patagonia continental

A través del escalamiento multidimensional se puede ver cierta diferenciación de un grupo conformado por la localidad más al sur de la provincia de Chubut (Estancia Los Manantiales), un conjunto de localidades del centro y el este de la provincia de Santa Cruz, y algunas localidades cercanas de Chile (stress de Kruskal = 0,202) (Figura 6). Estas localidades se ubican en latitudes desde 45.54°S a 48.99°S y longitudes desde 66.44°W a 71,97°W, ubicándose desde la costa a la zona andina, y perteneciendo a macroambientes de estepa, bosque y estepa con influencia de bosque (Tabla 5).

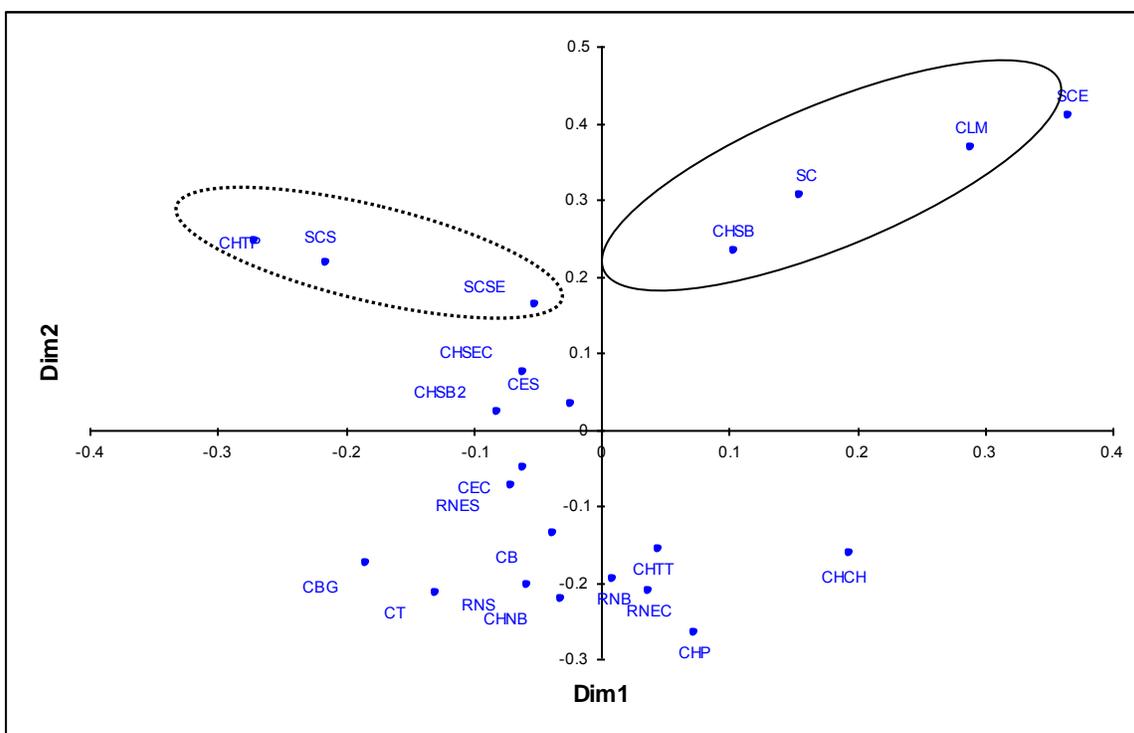


Figura 6- Representación del escalamiento multidimensional para 22 localidades (211 secuencias) de Patagonia continental. Las elipses señalan agrupamientos de interés. La elipse continua señala un grupo de localidades que aparece diferenciado en este análisis (Chubut Los Manantiales, CLM; Chile Sur Bosque, CHSB; Santa Cruz Centro, SC; Santa Cruz Centro Este, SCE). Los códigos de las localidades son los explicitados en el anexo I.

El mismo grupo diferenciado en el escalamiento multidimensional es el primer grupo que se diferencia de las restantes localidades del continente al realizar un análisis espacial molecular de la varianza (SAMOVA) forzando la estructuración en dos grupos según dicho análisis. El 32,42 % de variación en los datos se explica por la partición realizada ( $F_{CT} = 0,324$ ), mientras que el 15,39% de la variación se explica por el arreglo de las localidades dentro de los grupos, y el 52,19% por la divergencia dentro de las localidades.

Tabla 5 - Datos de las localidades diferenciadas por el escalamiento multidimensional realizado para Patagonia continental. Se indica con negritas las localidades que agrupan puntos de muestreo.

latitud	longitud	localidad	n	ambiente
<b>-45,51</b>	<b>-67,49</b>	<b>CLM: Chubut Estancia Los Manantiales</b>	<b>10</b>	<b>estepa patagónica influencia de monte</b>
<b>-46,41</b>	<b>-71,85</b>	<b>CHSB: Chile Sur Bosque</b>	<b>4</b>	<b>bosque</b>
-46,55	-71,73	CHCC : Chile, Chile Chico	2	
-46,27	-71,97	CHPI: Chile, Puerto Ibañez	2	
<b>-47,76</b>	<b>-67,11</b>	<b>SCE: Santa Cruz Este</b>	<b>12</b>	<b>estepa patagónica influencia de monte</b>
-47,86	-66,44	SCP: Santa Cruz Estancia Cerro del Paso	11	
-47,66	-67,78	SP: Santa Cruz La Paloma	1	
<b>-48,05</b>	<b>-70,56</b>	<b>SC: Santa Cruz Centro</b>	<b>12</b>	<b>estepa patagónica</b>
-48,99	-70,25	SCV: Santa Cruz EaCerroVentana	9	
-47,13	-70,86	SER: Santa Cruz RioEcker	3	

Cuando se consideran 3 grupos, se diferencia un grupo formado por la localidad de Chile Torres del Paine, junto con localidades del sur y el sureste de la provincia argentina de Santa Cruz (Punta Quilla, Don Braulio-Pali Aike). El 31,02% de la varianza es explicado por esta división en tres grupos ( $F_{CT} = 0,310$ ), el 11,79% de la variación se explica por el arreglo de las localidades dentro de los grupos, y el 57,18% por la divergencia dentro de las localidades.

Algunas de las localidades que el análisis diferencia son localidades de baja diversidad, pero la correspondencia no es exacta y ningún grupo reúne a todas ellas.

Por último, si se estructura la presente muestra según el corte filogeográfico presentado para otras especies en el trabajo de Lessa y colaboradores (2010) la distancia  $p$  entre grupos es de 0,0003 (0,03%). Los cambios de asignación de localidades ubicadas en las cercanías del corte, ya sea del grupo sur al norte o viceversa, no generan cambios en la distancia que hagan aumentar el orden de magnitud de la misma. Considerando este resultado y la carencia de otras evidencias que sugirieran poner a prueba este corte, no se realizaron más análisis al respecto.

### **Estructura poblacional en Tierra del Fuego**

El escalamiento multidimensional muestra la separación de las localidades en dos grupos (stress de Kruskal =0,166) (Figura 7). El primero de ellos está conformado por Puesto Beta, Estancia San Julio y Estancia San Martín (TPB, TRSJ, TRSM), todas localidades asociadas al ambiente Pastizal patagónico. El otro grupo está conformado por las localidades de CADIC, Estancia Harberton, Estancia Maria Luisa y Rio Milna (TC, TH, TRML, TRM), y el ambiente asociado a ellas es el Bosque subpolar magallánico.

El resultado del análisis espacial molecular de la varianza (SAMOVA) forzando la estructuración en dos grupos implica la misma separación. El 34,64% de variación en los datos se explica por la partición realizada ( $F_{CT} = 0.346$ ), el 5,71% de la variación se explica por el arreglo de las localidades dentro de los grupos, y el 59,66% por la divergencia dentro de las localidades.

Cuando se estudia la partición de la varianza utilizando 3 grupos, se distingue la localidad de Río Milna, la única caracterizada como ecotono entre los ambientes de Pastizal patagónico y Bosque subpolar magallánico. Ese arreglo explica el 33,25% de la variación observada ( $F_{CT}=0.332$ ).

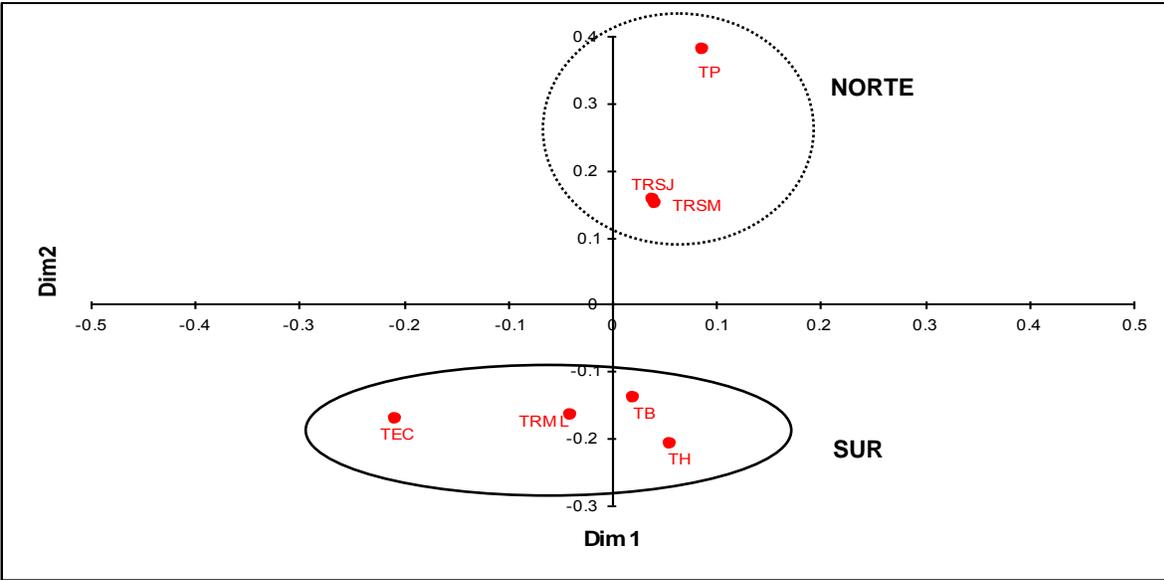


Figura 7- Representación del escalamiento multidimensional para 7 localidades (70 secuencias) de Tierra del Fuego. La elipse de línea punteada señala un grupo de localidades formado por Puesto Beta, Estancia San Julio y Estancia San Martín (TPB, TRSJ, TRSM). La elipse continua agrupa las localidades de CADIC, Estancia Harberton, Estancia Maria Luisa y Rio Milna (TC, TH, TRML, TRM). Detalles de las localidades son explicitados en el anexo I.

**Señales de expansión poblacional**

Para el conjunto de las 281 secuencias pertenecientes a 29 localidades la señal de expansión poblacional es leve, sólo apoyada por la prueba de Fu ( $FS=-24,070$   $p=0,002$ ). El estadístico D de Tajima tiene valor negativo pero no significativo ( $D=-0,794$   $p=0,209$ ) (Tabla 6) y la distribución observada de diferencias pareadas es bimodal, apartándose de los valores esperados bajo el modelo de expansión demográfica (Figura 8).

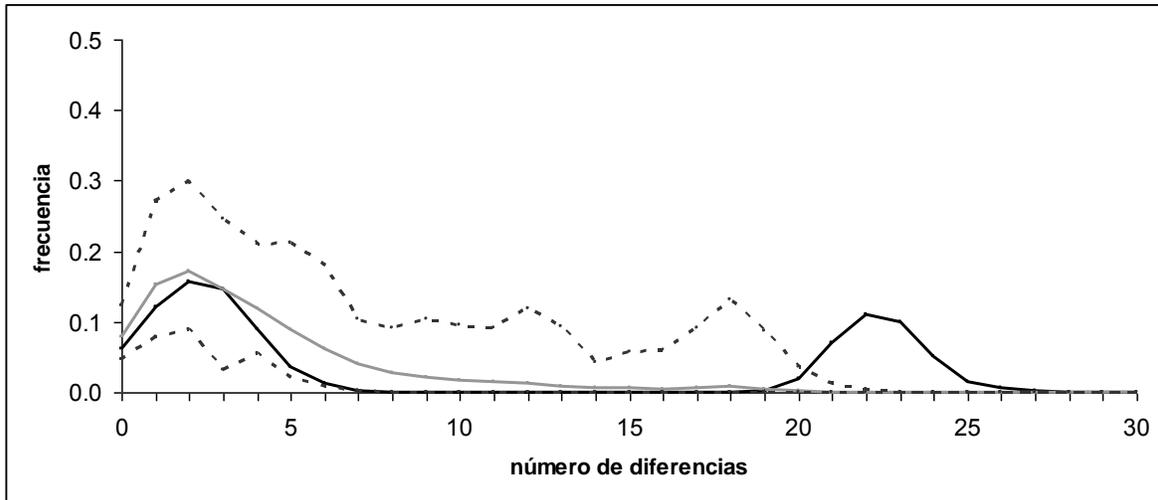


Figura 8- Distribución de diferencias pareadas para el conjunto total de secuencias provenientes de Patagonia continental y Tierra del Fuego. La línea negra muestra la distribución observada, la gris indica la distribución simulada, y las líneas punteadas el intervalo de confianza al nivel  $\alpha=0,01$ .

Para la región de Patagonia continental, todos los resultados indican expansión poblacional. El estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-2,280$   $p=0,000$ ), así como el estadístico F de Fu ( $FS=-26,704$   $p=0,000$ ). El parámetro g de crecimiento exponencial tiene un valor alto y positivo ( $g=916$ ) (Tabla 6), dentro del rango de valores positivos determinado por un intervalo de confianza del 99%. La distribución de diferencias pareadas es unimodal (Figura 9) indicando que pocas diferencias pareadas son muy frecuentes y que la distribución se encuentra en el rango de valores esperado para un escenario de expansión poblacional.

El tiempo estimado para esta expansión es de 52.260 años antes del presente ( $\tau=2,51$ ) según la estimación de parámetros bajo un modelo de expansión demográfica (Tabla 7). El resultado del análisis bayesiano indica un aumento en el tamaño poblacional de un orden de magnitud y que ocurre en los últimos 100.000 años (Figura 10).

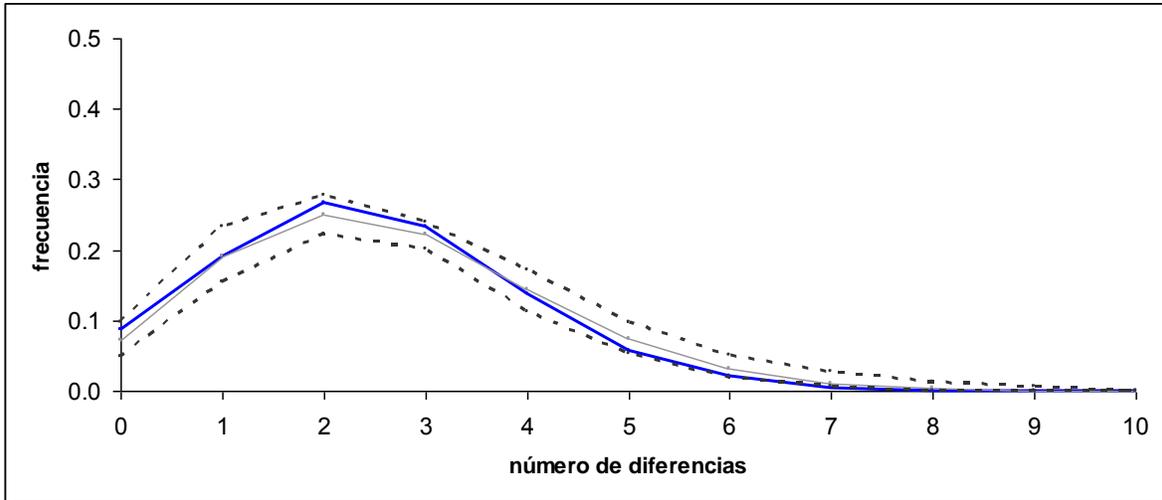


Figura 9 - Distribución de diferencias pareadas entre secuencias provenientes de Patagonia continental. La línea azul muestra la distribución observada, la línea fina gris indica la distribución simulada, y las líneas punteadas el intervalo de confianza al nivel  $\alpha=0,01$ .

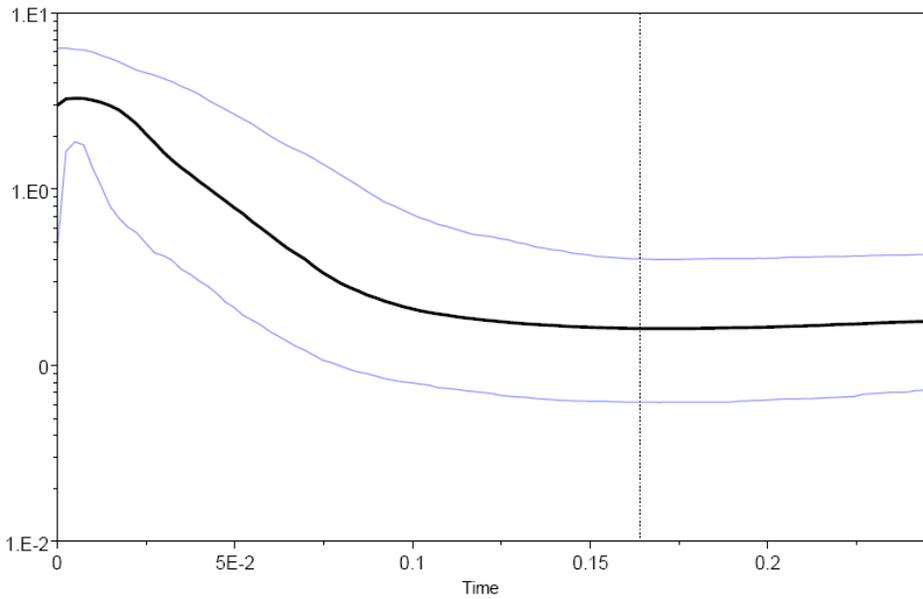


Figura 10 – Perfil demográfico bayesiano para muestras de Patagonia continental. La línea negra continua es el valor de la mediana y las azules el intervalo de confianza al 95%. El eje y muestra tamaño poblacional ( $N_e\tau$ ) y el eje x tiempo (en millones de años).

Las pruebas de expansión fueron realizadas para cada grupo dentro de Patagonia continental, según los resultados de los análisis de estructura poblacional.

Al considerar dos grupos, aquel que está conformado por la localidad más sur de la provincia de Chubut (Estancia Los Manantiales), un conjunto de localidades del centro y el este de la provincia de Santa Cruz, y algunas localidades cercanas de Chile (ver Figura 8) el estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-1,900$   $p=0,009$ ), así como el estadístico F de Fu ( $FS=-10.358$   $p=0.000$ ) (Tabla 6). La distribución de diferencias pareadas es unimodal (continente 1, Figura 11 a). El tiempo estimado para este evento de expansión es 43.700 años antes del presente (que puede variar en un rango de 0 a 46.610 en un IC 95%).

Para un segundo grupo (denominado continente 2), conformado por las restantes localidades (Figura 6) el estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-2,264$   $p=0,000$ ), así como el estadístico F de Fu ( $FS=-26,812$   $p=0,000$ ) (Tabla 6). La distribución de diferencias pareadas es unimodal (Figura 11 b). El tiempo estimado para este evento de expansión es 52.020 años antes del presente (que puede variar en un rango de 42.390 a 58.970 en un IC 95%).

Cuando se consideran tres grupos, el primer grupo descrito se mantiene igual, y del segundo se escinde un nuevo grupo (denominado continente 3) conformado por localidad de Chile Torres del Paine, junto con localidades del sur y el sureste de la provincia de Argentina de Santa Cruz (Punta Quilla, Don Braulio-Pali Aike) para el cual el estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-1,9729$   $p=0,006$ ), así como el estadístico F de Fu ( $FS=-5,634$   $p=0,000$ ) (Tabla 6). La distribución de diferencias pareadas es unimodal (Figura 11 e). El tiempo de expansión es estimado en 52.020 años antes del presente (variando de 42.390 a 58.970 años en un IC 95%).

Los resultados para los dos grupos restantes se mantienen esencialmente iguales. El grupo que reúne la localidad más sur de la provincia de Chubut (Estancia Los Manantiales), un conjunto de localidades del centro y el este de la provincia de Santa Cruz, y algunas localidades cercanas de Chile (Figura 6) presenta señales compatibles con expansión poblacional en todas las pruebas realizadas: prueba de Tajima ( $D=-1,900$   $p=0,010$ ), prueba de Fu ( $FS=-10,358$   $p=0,000$ ) (Tabla 6) y

distribución unimodal de diferencias pareadas. Para el grupo conformado por las restantes localidades el estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-2,211$   $p=0,000$ ), así como el estadístico F de Fu ( $FS=-26,798$   $p=0,000$ ) (Tabla 6). La distribución de diferencias pareadas es unimodal (Figura 11 d y c).

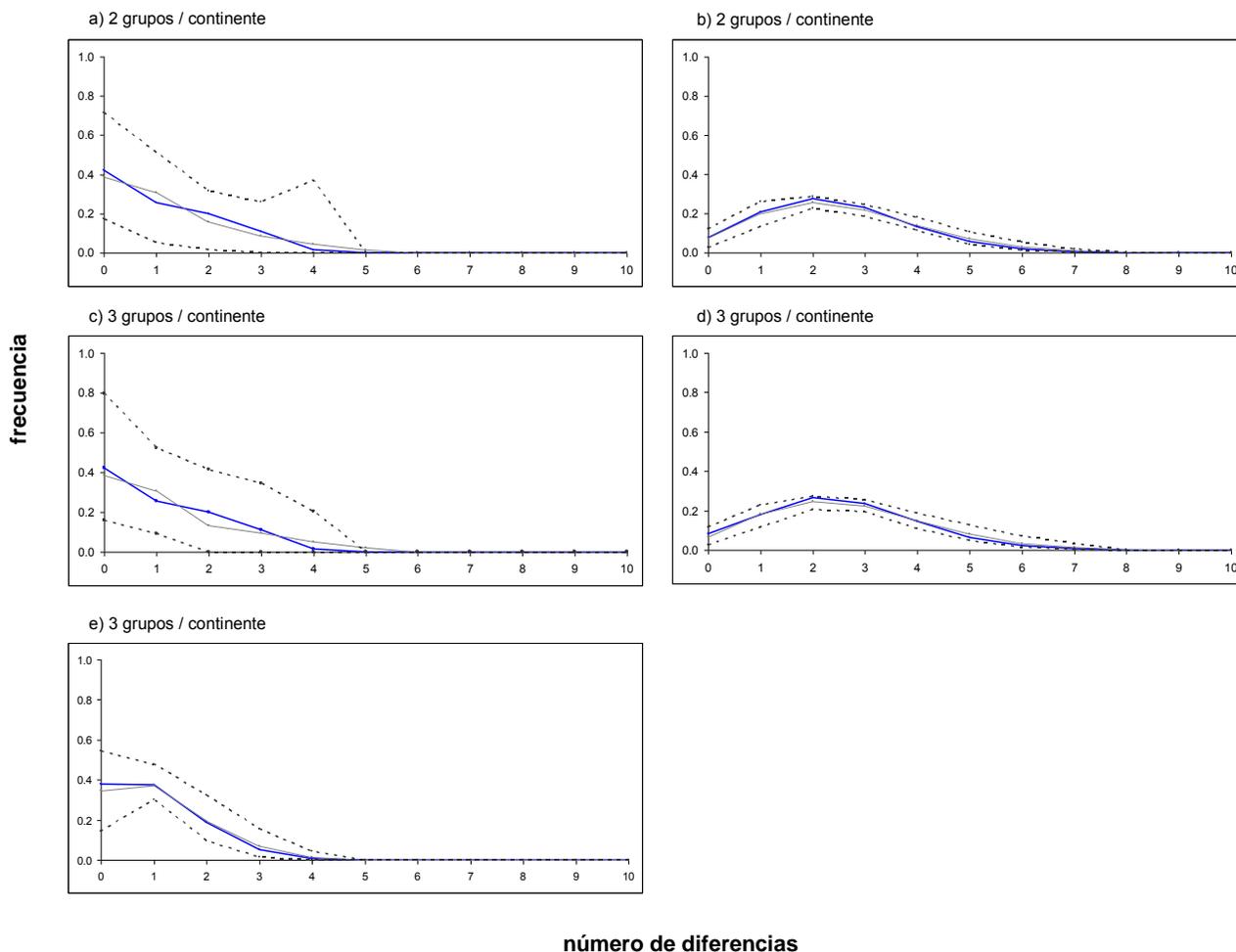


Figura 11- Distribución de diferencias pareadas entre secuencias de Patagonia continental. Se muestra la distribución observada (línea azul), la simulada (línea fina gris), y el intervalo de confianza al nivel  $\alpha=0,01$  (líneas punteadas). a y b) resultados del análisis de 2 grupos; c, d y e) resultados del análisis de 3 grupos. Detalles de los grupos pueden encontrarse en el texto.

Para la región de Tierra del Fuego, el estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-1,555$   $p=0,039$ ), así como el estadístico F de Fu ( $FS=-10,916$   $p=0,000$ ). El parámetro g de crecimiento exponencial tiene un valor alto y positivo ( $g=2259$ ) (Tabla 6), dentro del rango de

valores positivos determinado por un intervalo de confianza del 99%. La distribución de diferencias pareadas es bimodal dentro del intervalo de confianza al 0,05 para los valores simulados bajo un modelo de expansión demográfica (Figura 12). El tiempo estimado para este evento de expansión es 70.710 años antes del presente (que puede variar en un rango de 24.424 a 106.719 en un IC 95%) (Tabla 7). El resultado del análisis bayesiano indica un aumento en el tamaño poblacional de un orden de magnitud y que ocurre en los últimos 50.000 años (Figura 13).

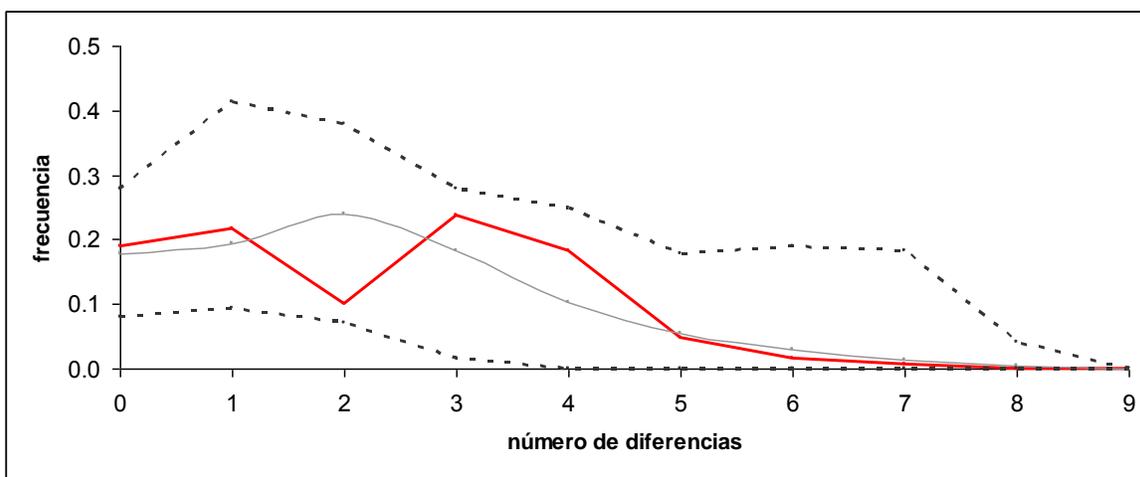


Figura 12- Distribución de diferencias pareadas entre secuencias provenientes de Tierra del Fuego. La línea verde muestra la distribución observada, la naranja indica la distribución simulada, y las líneas punteadas el intervalo de confianza al nivel  $\alpha=0,05$ .

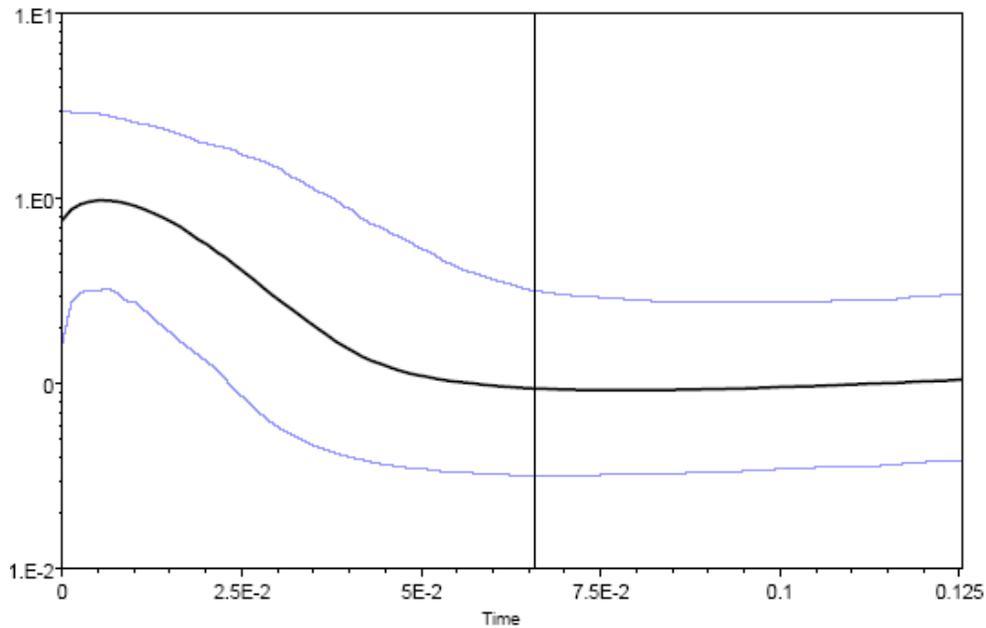


Figura 13- Perfil demográfico bayesiano para muestras de Tierra del Fuego, usando la tasa de mutación de 0,03 mutaciones por sitio por millón de años. El eje y muestra tamaño poblacional ( $N_e\tau$ ) y el eje x tiempo (en millones de años). La línea negra continua es el valor de la mediana y las azules el intervalo de confianza al 95%.

Dentro de Tierra del Fuego, las muestras fueron separadas en dos grupos consistentes con los resultados del árbol filogenético, del SAMOVA, con el macroambiente al cual pertenecen y su ubicación respecto a la capa de hielo presente durante el Último Máximo Glacial.

El grupo Norte contiene 24 individuos y comprende todas muestras de la localidad Puesto Beta y el haplotipo común número 86 (11 individuos). En este grupo el estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-1,735$ ;  $p=0,024$ ), así como el estadístico F de Fu ( $FS=-6,783$ ;  $p=0,000$ ). El parámetro g de crecimiento exponencial tiene un valor alto y positivo ( $g=2466$ ) (Tabla 6), dentro del rango de valores positivos determinado por un intervalo de confianza del 99%. La distribución de diferencias pareadas es unimodal dentro del intervalo de confianza al 0,05 para los valores simulados bajo un modelo de expansión demográfica (Figura 14 a). El tiempo estimado para este evento de expansión es 53.500 años antes del presente (que puede variar en un rango de 25.684 a 77.906 en un IC 95%) (Tabla 7).

El grupo Sur contiene 48 individuos y comprende las muestras de Harberton y CADIC, exceptuando una en cada caso, el haplotipo común es el número 83 (23 individuos). En este grupo el estadístico D de Tajima tiene valor negativo y significativo ( $D=-1,892$ ;  $p=0,009$ ), así como el estadístico F de Fu ( $F= - 6,783$ ;  $p=0,001$ ). El parámetro g de crecimiento exponencial tiene un valor alto y positivo ( $g=2237$ ) (Tabla 6), dentro del rango de valores positivos determinado por un intervalo de confianza del 99%. La distribución de diferencias pareadas es unimodal dentro del intervalo de confianza al 0.05 para los valores simulados bajo un modelo de expansión demográfica (Figura 14 b). El tiempo estimado para este evento de expansión es 41.400 años antes del presente (que puede variar en un rango de 9.997 a 77.865 en un IC 95%) (Tabla 7).

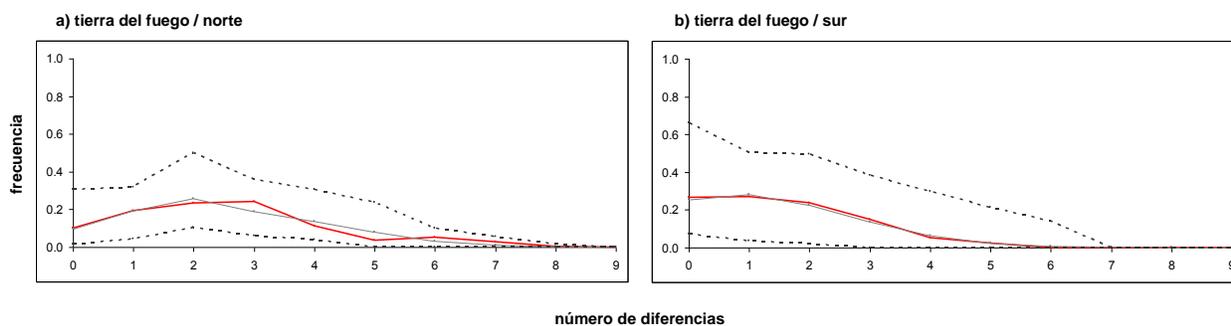


Figura 14- Distribución de diferencias pareadas entre secuencias provenientes del grupo Norte (a) y Sur (b) de Tierra del Fuego. La línea roja muestra la distribución observada, la línea fina gris indica la distribución simulada, y las líneas punteadas el intervalo de confianza al nivel  $\alpha=0,05$ .

Tabla 6– Estadísticos de las pruebas de neutralidad de Tajima (D; Tajima 1989) y Fu (F; Fu 1997) y sus respectivos valores de significancia (p valor) y parámetro g de crecimiento exponencial (Khuner 1998). Los valores se muestran para a) el conjunto total de muestras, b) para la región continental de Patagonia y c) Tierra del Fuego y sus respectivos subgrupos sugeridos por los resultados de los análisis de estructuración. Detalles de los grupos se encuentran en el texto.

	D	p valor D	F	p valor F	g
a)Total	-0,794	0,209	-24,070	0,002	-
b)Patagonia continental	-2,280	0,000	-26,704	0,000	916
Continente 1	-1,900	0,009	-10,358	0,000	
Continente 2	-2,264	0,000	-26,812	0,000	
Continente 1	-1,972	0,006	-5,634	0,000	
Continente 2	-1,900	0,010	-10,358	0,000	
Continente 3	-2,211	0,000	-26,798	0,000	
c)Tierra del Fuego	-1,555	0,039	-10,916	0,000	2259
Tierra del Fuego 1	-1,735	0,024	-6,783	0,000	2466
Tierra del Fuego 2	-1,892	0,009	-6,783	0,001	2237

Tabla 7– Tiempos estimados de expansión demográfica con los respectivos intervalos de confianza al nivel  $\alpha=0,05$ . La conversión de tiempos relativos a absolutos fue realizada de manera que  $t = \tau \times 1000 / 0,03 \times 801 \times 2$ .

	Patagonia continental		Tierra del Fuego	
	tiempo relativo	tiempo (miles de años)	tiempo relativo	tiempo (miles de años)
percentil 5%	2.211	46.004	1.174	24.424
$\tau$	2.512	<b>52.262</b>	3.398	<b>70.712</b>
percentil 95%	2.590	53.888	5.129	106.719

	Tierra del Fuego - norte		Tierra del Fuego - sur	
	tiempo relativo	tiempo (miles de años)	tiempo relativo	tiempo (miles de años)
percentil 5%	1.234	25.684	0.480	9.997
$\tau$	2.572	<b>53.522</b>	1.990	<b>41.411</b>
percentil 95%	3.744	77.906	3.742	77.865

## Estructura y expansión poblacional por ambientes

Los resultados indican mayor diversidad en el norte (provincias de Río Negro y Chubut en Argentina y Chile a similares latitudes) y posible expansión en la zona correspondiente al ambiente Bosque y cuyas localidades se ubican en zonas que estuvieron cubiertas por hielo durante el último máximo glacial. El tiempo estimado de la expansión es previo a dicho evento, incluso considerando el intervalo de confianza al 95% (Tabla 7).

La diversidad es menor hacia el sur (más marcado en  $\theta_s$  que en  $\pi$ ), y en ambientes de estepa (o pastizal en Tierra del Fuego).

Otras posibles expansiones se ven en: el bosque de Santa Cruz (aunque sólo marginalmente significativa), la estepa de Santa Cruz y el pastizal de Tierra del Fuego (sólo según el test de Fu).

Los tiempos de estas últimas coinciden y son anteriores al UMG.

Tabla 8- Resumen de resultados para el análisis de estructura y expansión según macroambientes y el último máximo glacial. Los 6 grupos analizados: N1- Norte de Patagonia continental, bosque; N2- Norte de Patagonia continental, estepa; S3- Sur de Patagonia continental bosque, S4- Sur de Patagonia continental, estepa y pastizal patagónico T5- Tierra del Fuego, bosque subpolar magallánico T6- Tierra del Fuego, pastizal patagónico. Las estimaciones de diversidad  $\pi$ ,  $\theta_s$ , los estadísticos D de Tajima y F de Fu, así como sus respectivos p-valores, el tiempo  $\tau$  y sus percentiles fueron calculados en Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005).

	N1	N2	S3	S4	T5	T6
n	68	56	35	52	36	34
$\pi$	6.978	6.742	3.886	2.293	2.083	3.221
$\theta_s$	12.319	7.837	6.556	5.754	3.135	4.647
D Tajima	<b>-1.453</b>	-0.464	<b>-1.420</b>	<b>-1.963</b>	-1.069	-1.038
p valor D	0.049	0.377	0.060	0.008	0.144	0.149
F Fu	<b>-7.976</b>	-0.570	<b>-4.022</b>	<b>-3.768</b>	-2.491	<b>-4.309</b>
p valor F	0.019	0.469	0.054	0.054	0.110	0.034
$\tau$	3.700	9.300	5.500	4.300	4.400	4.300
tiempo en años	<b>76.987</b>	193.508	114.440	<b>89.471</b>	91.552	<b>89.471</b>
percentil 5%	23.124	105.540	45.150	9.266	7.803	37.754
percentil 95%	325.561	262.408	179.788	147.724	157.152	135.004

Los  $F_{ST}$  entre los grupos indican que la diferenciación es poca entre grupos dentro de una misma franja latitudinal, siendo casi extremos en comparaciones que involucran Tierra del Fuego (Tabla 8). Dentro de cada franja latitudinal, los grupos formados explican menos del 5% de la variación observada. Cerca del 20% de la variación se explica por el agrupamiento de localidades, y el 75% por las diferencias entre las franjas latitudinales. El índice de fijación entre grupos dentro de franjas latitudinales es alto, sugiriendo estructuración ( $F_{ST}=0,800$   $p=0.000$ ).

Tabla 9-  $F_{ST}$  pareados considerando distancia molecular y frecuencia haplotípica (todos valores significativos,  $p$  valor $<0,05$ ).

	N1	N2	S3	S4	T5	T6
N1	-					
N2	<b>0.188</b>	-				
S3	0.278	0.229	-			
S4	0.446	0.363	<b>0.176</b>	-		
T5	0.845	0.856	0.908	0.940	-	
T6	0.832	0.840	0.889	0.925	<b>0.192</b>	-

## **DISCUSIÓN**

En este trabajo se describe el patrón de diversidad genética de *A. olivaceus*, así como las inferencias de los procesos y eventos demográficos pasados responsables del mismo. En comparación con datos de otras especies permite poner a prueba hipótesis que intentan explicar cómo se generó o mantuvo la biodiversidad actual. Así, en un sentido más amplio, este estudio contribuye a dilucidar la historia evolutiva de la biota en Sudamérica, particularmente en respuesta a cambios climáticos del pasado.

En primer lugar se discuten los resultados vinculados a la biogeografía de la especie, los eventos de fragmentación y su antigüedad. Éstos muestran que para *A. olivaceus* hay un claro quiebre filogeográfico entre la porción continental de Patagonia y Tierra del Fuego. En comparación con otras especies, es un patrón que resulta único.

En segunda instancia se discuten los patrones de estructura y características de la historia demográfica en relación a otros taxa que se distribuyen en Patagonia. De acuerdo a la estructuración observada, es plausible considerar tres áreas que podrían haber actuado como refugios, desde donde se originó la diversidad en la zona de estudio, que se ubican tanto en el norte como en el sur de Patagonia. Todos los eventos de expansión detectados son recientes, sin exceder los 150.000 años antes del presente.

Finalmente se realizan consideraciones taxonómicas para la especie y se plantean perspectivas del estudio.

### **PATRÓN GENERAL DE ESTRUCTURACIÓN**

En este trabajo se utilizaron secuencias de citocromo b provenientes de 302 individuos de *Abrothrix olivaceus* distribuidos en toda Patagonia argentina y a latitudes similares en territorio chileno. La reconstrucción filogenética realizada permite diferenciar 4 clados alopátridos: Norte de

Chile, Patagonia continental, Mendoza y Tierra del Fuego. La diferenciación entre los clados es clara, con una divergencia del 2% entre ellos y sin haplotipos compartidos.

La variante incluida proveniente de Mendoza muestra una diferenciación marcada e histórica respecto a su grupo hermano, Tierra del Fuego. El haplotipo representante de Mendoza es divergente respecto al clado fueguino, y el tiempo de separación respecto al mismo es de 339.000 años antes del presente.

Entre los restantes clados, Norte de Chile, Patagonia continental, y Tierra del Fuego, no hay agrupamientos preferenciales, reforzando la idea de diferenciación entre ellos. Los clados de Tierra del Fuego y de Patagonia Continental son monofiléticos recíprocos pero no hermanos, y el vínculo entre ellos, así como respecto al clado del Norte de Chile, no queda claramente establecido. Por lo tanto, tampoco se puede estimar un solo valor para datar la estructuración observada, pudiendo ubicarse entre los 870 y 678 mil años antes del presente.

La divergencia media entre los clados de Tierra del Fuego y Patagonia continental es 3,8%, y entre Tierra del Fuego y el Norte de Chile es de 4,4%. Ambos valores son altos si se considera que Smith y Patton (2001) encontraron 4% de variación entre muestras que corresponderían al grupo de Patagonia continental de este estudio y el grupo Norte de Chile. Aún más, los valores siguen resultando altos incluso cuando se corrige por la variación dentro de cada uno de los clados; la divergencia neta entre los clados es de 3,2%. Así, solamente con los datos aportados por este marcador, la divergencia permite pensar en la posibilidad de que el clado de Tierra del Fuego represente una especie distinta. Y, en cualquier caso, la especie está fuertemente estructurada.

## Patagonia continental versus Tierra del fuego

En Patagonia, hay un claro quiebre filogeográfico entre la porción continental y Tierra del Fuego, evidenciado por todos los análisis realizados. Además del porcentaje de divergencia mencionado, no hay haplotipos compartidos entre Patagonia continental y Tierra del Fuego, y la mínima cantidad de cambios que se precisan para poder conectar un haplotipo de cada zona son 18 mutaciones. Esta estructuración también se refleja claramente en los índices de fijación  $F_{ST}$ , ya sea al tomar cada zona como una unidad ( $F_{ST} = 0,894$ ) o haciendo comparaciones pareadas de las localidades ( $0,862 < F_{ST} < 0,989$ ), con valores altos que indican que el flujo génico no es suficiente como para homogeneizar las zonas. Asimismo, el escalamiento multidimensional a partir de los valores de  $F_{ST}$  muestra la asociación de los datos de Tierra del Fuego y una clara separación de las restantes localidades.

Hasta el momento, el patrón observado en *A. olivaceus* no ha sido observado en otras especies por lo que representa un patrón único. Otras especies de roedores cuyas distribuciones se extienden hasta latitudes sur tan altas no presentan la divergencia observada entre Tierra del Fuego y el área continental de Patagonia. Una de esas especies es *Oligoryzomys longicaudatus* que no presenta cortes filogeográficos en toda el área estudiada, desde Centro sur de Chile hasta Tierra del Fuego inclusive (Palma *et al.*, 2005, Belmar-Lucero *et al.*, 2009, Lessa *et al.*, 2010). *Reithrodon auritus* es un caso similar, menos estudiado, para el que no se observa cortes en toda Patagonia incluyendo Tierra del Fuego (Lessa *et al.*, 2010). Una tercera especie, *Euneomys chinchilloides*, presenta un corte que supera el 3% de divergencia pero que se ubica en la parte del continente de Patagonia, sin separar Tierra del Fuego exclusivamente (Lessa *et al.*, 2010). *Ctenomys magellanicus* es otra especie actualmente bajo estudio, para la cual resta definir este patrón. Por otra parte, en base a un muestreo mucho más amplio, se verifica que *A. olivaceus* no presenta un quiebre dentro de Norpatagonia, como fue reportado por Lessa y colaboradores (2010).

## Variación geográfica dentro de Patagonia continental

Sin tomar en cuenta la separación del clado Norte de Chile, el único corte filogeográfico dentro del continente separa la localidad de Mendoza del resto de las localidades. El caso es llamativo además porque el único representante proveniente de Mendoza conformó el grupo hermano del clado Tierra del Fuego. Vale aclarar que el resultado fue debidamente confirmado y, a pesar de que el análisis incluye una única secuencia proveniente de Mendoza, la cobertura del estudio es suficiente como para descartar que pueda deberse a la falta de representación de localidades intermedias.

La diferenciación genética de variantes provenientes de Mendoza se observa también en *Abrothrix longipilis* (Lessa *et al.*, 2010). Un patrón similar se observa en *Chelemys macronyx* presentando una divergencia del 2,3% entre los Altos Andes Argentinos (Mendoza y Neuquén) y el resto de las localidades del continente (Alarcón *et al.*, en prensa, Lessa *et al.*, 2010). Cierta diferenciación, menor al 2%, fue observada en *Loxodontomys micropus* (Cañón *et al.*, 2010, Lessa *et al.*, 2010) para una región que comprende el norte Argentino (Mendoza, Neuquén y parte de Chubut) y Chile (regiones Araucanía, Bio Bio y Aysén).

Para las tres especies mencionadas, Mendoza conforma un grupo con otras localidades cercanas, también muestreadas en este estudio como son la provincia de Neuquén en Argentina y las regiones VII y VIII de Chile. Ninguna de las tres especies para las cuales se constató diferenciación en Mendoza está presente en Tierra del Fuego, lo cual hace imposible verificar el patrón hallado en *A. olivaceus*.

Los patrones de muchas otras especies estudiadas no evidencian diferenciación alguna en la zona de Mendoza (*Oligoryzomys longicaudatus*, *Reithrodon auritus*, *Eligmodontia morgani*, *Loxodontomys micropus*, *Phyllotis xanthophygyus*, *Akodon iniscatus*, *Calomys musculinus*, *Eligmodontia typus*, *Graomys griseoflavus*, *Euneomys chinchilloides*) (Lessa *et al.*, 2010). No hay una clara explicación para el patrón observado en *Chelemys* (Alarcón *et al.*, en prensa) y tampoco

en *Loxodontomys*; para este último género, además, se descarta el levantamiento de los Andes como posible explicación para la diferenciación observada (Cañón *et al.*, 2010). En el caso de *A. olivaceus* una posible explicación implicaría conexiones históricas mayores a las actuales entre Tierra del Fuego y Mendoza. De todas maneras, no es posible hacer más inferencias sobre el vínculo con las restantes localidades sin analizar más representantes que permitan un estudio a nivel poblacional, así como la información que aporten otros marcadores moleculares.

## **ESTRUCTURA POBLACIONAL E HISTORIA DEMOGRÁFICA EN PATAGONIA**

En Patagonia se diferencian dos unidades; una que reúne variantes de la parte continental de Patagonia y otra de la parte peninsular, o sea, de Tierra del Fuego. El alto porcentaje de divergencia (mayor al 3%) es un orden mayor al porcentaje de divergencia dentro de cada una. Además los tiempos estimados para la diferenciación dentro de estas unidades son aproximadamente la mitad de aquellos que da cuenta de la separación de dichas unidades. Así, la historia evolutiva a nivel demográfico de estas unidades puede ser considerada independiente una de la otra.

El Norte de Chile no resulta plausible de ser considerado como refugio para el clado patagónico, tomando en cuenta la alta diferenciación observada y los tiempos estimados de dicha diferenciación. Según los patrones de diversidad y estructuración, así como los cambios demográficos y los tiempos estimados, parece razonable pensar en la existencia de más de un lugar desde donde se originó la diversidad actual de Patagonia; uno de ellos correspondiente a Patagonia continental y otro a Tierra del Fuego.

Para la zona continental de Patagonia, el modelo de diversificación propuesto por Smith y colaboradores (2001) implica un refugio en la costa de Chile, aproximadamente a los 40°S de latitud, desde el cual la especie se habría expandido al sur y luego al este. Dado que este trabajo incluye representación de estepa patagónica estamos en condiciones de proponer un nuevo escenario. Si se considera que la mayor diversidad en *A. olivaceus* fue observada en la franja latitudinal correspondiente a los 40°S de latitud y que la zona de estepa no presenta señales de

apartamiento del equilibrio, sería plausible ubicar el refugio del lado este de la cordillera. Bajo este nuevo escenario la especie se habría expandido desde el este al oeste, y en cualquier caso desde el norte al sur. De manera similar, para los géneros de roedores *Chelemys* y *Loxodontomys* la evidencia sugiere que las expansiones habrían ocurrido principalmente desde refugios ubicados al este en zonas de estepa, hacia el oeste, sin descartar posibles expansiones con dirección sur (Alarcón *et al.*, en prensa; Cañón *et al.*, 2010).

En Patagonia, no hay una única dirección para la expansión desde los posibles refugios, aún cuando la ubicación de ellos es similar. Por ejemplo, para otra especie de roedor, *Oligoryzomys longicaudatus* se ha propuesto una expansión desde el sur (Palma *et al.*, 2005). Diversos grupos taxonómicos parecen haberse expandido hacia el sur (marsupial, Himes *et al.*, 2008; planta herbácea, Cosacov *et al.*, 2010; árbol conífero, Arana *et al.*, 2010), desde el sur (árbol conífero Premoli *et al.*, 2000), o incluso en ambas direcciones en taxones asociados a cuerpos de agua (cangrejo dulceacuícola, Xu *et al.*, 2009; peces, Zemlak *et al.*, 2010).

A grandes rasgos, la zona sur de Patagonia continental presenta menor variabilidad, lo cual también compatibiliza con el nuevo escenario propuesto para esta especie. Si esta zona fue colonizada recientemente desde un sitio que se ha mantenido estable por largo tiempo durante el cual se ha acumulado variabilidad, es de esperar que la zona colonizada tenga valores de diversidad menores. La provincia de Santa Cruz y localidades cercanas, más precisamente entre latitudes desde 45,54°S a 48,99°S y longitudes desde 66,44°W a 71,97°W es el área que más se diferencia en la parte continental de Patagonia. Sin embargo, no se puede reconocer un patrón claro con referencia a otras características ya que se trata de sitios ubicados desde la costa Atlántica hasta la zona andina, y en una variedad de ambientes. Esa zona sur de Patagonia comprende cuatro poblaciones de baja diversidad, tres en la estepa y una en bosque (Torres del Paine). La zona está caracterizada por dos haplotipos muy comunes (Hap10 y 17), y en todas esas localidades predominan uno u otro. Sin embargo, la diferenciación no se vincula directamente a la baja diversidad de las localidades ya que en sitios intermedios hay alta diversidad, en los que también predominan esos haplotipos comunes y que tampoco se pueden asignar a un ambiente. Uno de ellos es pastizal patagónico sobre la costa este (Punta Quilla-

Piedrabuena), que presenta ambos haplotipos de alta frecuencia (Hap10 y 17) y algunos haplotipos únicos. La otra localidad pertenece a la estepa, ubicada en el centro de la provincia (Cerro Ventana) y tiene buena representación de un haplotipo común (Hap10). A similares latitudes, dentro del área que cubría la capa de hielo, están las localidades de bosque y ecotono de Chile, también de alta diversidad, la mayoría con haplotipos únicos y muy pocos representantes de haplotipos comunes.

En resumen, y a grandes rasgos, para Patagonia continental el patrón observado es de menor diversidad en la zona sur y señal de expansión demográfica en toda el área, más acentuada en la zona norte. La zona sur podría considerarse como una zona de condiciones más adversas donde la variación es menor, y la zona norte como una zona un tanto más favorable y estable. El sitio que da cuenta de la variación y permite explicar los patrones observados no puede ser inequívocamente identificado, pero resulta más plausible pensar que se trata del área norte de Patagonia continental, principalmente el ambiente de estepa.

En Tierra del Fuego la diversidad observada se habría generado *in situ* y es razonable pensar en la existencia de otro refugio en esa zona. Tomada como una única población, Tierra del Fuego presenta valores de diversidad comparables a los de Chile Norte y Patagonia Continental, y señales de expansión demográfica, o compatibles con un escenario de expansión, en todas las pruebas realizadas.

Dentro de Tierra del Fuego hay una clara diferenciación en dos grupos que, a grandes rasgos, coinciden con la asignación a uno de los dos ambientes presentes en Tierra del Fuego (pastizal patagónico y bosque subpolar magallánico) y con la presencia o ausencia pasada de la capa de hielo. Al forzar el agrupamiento en dos subpoblaciones usando el ambiente de procedencia como criterio, el único indicio de una posible expansión demográfica se observa en el grupo norte (prueba de Fu). Los valores de diversidad son similares, siendo menor para el grupo sur que abarca el área que cubría la capa de hielo del último máximo glacial, ya que incluye la localidad de diversidad más baja (Estancia Harberton) para la cual todos sus individuos pertenecen a los dos haplotipos más comunes de Tierra del Fuego (83 y 86). Un caso similar de diferenciación de

Tierra del Fuego fue encontrado para la cebada (*Hordeum*) implicando que la diversidad observada en la península habría sido generada allí mismo y no por recolonización desde otras áreas (Jakob *et al.*, 2009).

Para *A. olivaceus*, en particular en Patagonia y las zonas de similares latitudes en Chile, todos los tiempos estimados para los cambios demográficos coinciden con el último período interglacial y glacial del Pleistoceno. En Patagonia continental los tiempos estimados bajo un modelo de expansión demográfica son mayores en cualquier grupo evaluado que al considerar una única población. Los tiempos de los eventos de expansión de Tierra del Fuego y dentro de ella en cada una de las posibles subpoblaciones son más recientes sin poderse descartar que sean posteriores al Último Máximo Glacial. Cuando la subdivisión se hace de acuerdo al ambiente los tiempos estimados para las expansiones son mayores y sus intervalos de confianza son más amplios. Si una población que presenta cierta estructura es analizada como una población panmíctica, los tiempos de coalescencia estimados serán mayores (Jesús *et al.*, 2006). En el caso de *A. olivaceus*, el análisis de los agrupamientos realizados estrictamente de acuerdo al ambiente no reflejarían una estructuración natural de la población. En cambio, en el caso de Tierra del Fuego, los tiempos estimados para las subpoblaciones identificadas son menores que cuando se considera la población como una unidad panmíctica, lo cual sugiere que la estructura es real. De las especies de roedores estudiadas en Patagonia, *A. olivaceus* es la que muestra tiempos de expansión más recientes. Para todas las especies estudiadas los tiempos estimados de eventos de expansión se centran en 100.000 años o entre 100 y 200.000 años atrás (Lessa *et al.*, 2010). Estimaciones más recientes y basadas en mayores tamaños muestrales para *Eligmodontia* y *Phyllotis* en Patagonia continental son más similares a las obtenidas para *A. olivaceus* (Da Silva *com.pers.* y Riverón *com.pers.*). En la región, se han estimado tiempos similares para otras especies (16-158 ka para una especie de conífera, Cosacov *et al.*, 2010; 30-140ka para cangrejos dulceacuícolas; Xu *et al.*, 2009), y también más antiguos (0,5 Ma en peces; Zemlak *et al.*, 2010) o más recientes (12 ka para una especie de conífera; Arana *et al.*, 2010). De todas maneras, todos estos eventos se ubican en el Pleistoceno tardío y el hecho de constatarlos en varias taxa de la región es evidencia a favor de una historia demográfica asociada a los cambios climáticos de la época.

## CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS

Según los resultados obtenidos en el presente trabajo *A. hershkovitzi* sería una especie sinónima de *A. olivaceus*. Las dos secuencias de *A. hershkovitzi* analizadas representaron un único haplotipo (Hap106), que se ubicó en el clado de Tierra del Fuego. Más aún, perteneció al subclado en que predominan haplotipos vinculados al ambiente de bosque magallánico subpolar, zona que se encontraba debajo de la capa de hielo presente en el último máximo glacial. El vínculo con el ambiente de bosque no es sorprendente por el lugar de procedencia de las muestras. Actualmente, *A. hershkovitzi* es una especie que se considera válida (definida en Patterson *et al.*, 1984) aunque sus relaciones filogenéticas deben ser reevaluadas. Debe tenerse en cuenta que, el epíteto *xanthorhinus* tiene prioridad por antigüedad sobre *hershkovitzi*, tanto si se identifica Tierra del Fuego como subespecie o especie (Waterhouse 1837 en Lozada *et al.*, 1996). La localidad tipo para *A. xanthorhinus* es Península Hardy, Tierra del Fuego (ca. 55 30 S, 68 W), Provincia Magallanes, Región XII de Chile (Waterhouse 1837 en Lozada *et al.*, 1996).

Los tres representantes de *A. o. markhami* formaron un clado hermano al del continente. Esta forma es reconocida como subespecie de *A. olivaceus* (Rodríguez Serrano *et al.*, 2007). La inclusión de muestras identificadas como *A. o. markhami* revestía interés no sólo por la diferenciación reportada sino por el sitio de procedencia, que a pesar de tratarse de la parte continental de Patagonia (tres localidades de la región chilena Magallanes, aproximadamente - 49,1° S -74,35° W), el ambiente es el mismo que el que se puede encontrar en Tierra del Fuego. Los haplotipos de *A. o. markhami* muestran cierta diferenciación respecto a las restantes variantes de Patagonia continental, pero no son tan divergentes, sólo difieren en pocos cambios.

Aumentar la representación de muestras identificadas como *A. hershkovitzi* y *A. o. markhami* de manera de incluirlos en los análisis poblacionales permitiría detallar los vínculos con los restantes grupos de la especie.

## CONCLUSIONES

Hay un claro quiebre filogeográfico entre la porción continental de Patagonia y Tierra del Fuego. En comparación con otras especies, es un patrón que resulta único. La alta divergencia entre estas unidades permite pensar en la posibilidad de que los individuos provenientes de Tierra del Fuego representen una especie distinta.

Dentro de Patagonia argentina y su equivalente en territorio chileno, se propone un nuevo escenario para la historia evolutiva de la especie. El sitio que da cuenta de la variación y permite explicar los patrones observados no puede ser inequívocamente identificado, pero resulta más plausible pensar en la existencia de un refugio en el área norte de Patagonia continental, principalmente en el ambiente de estepa.

En Tierra del fuego, es razonable pensar en la existencia de otro refugio que habría originado la diversidad observada en esa zona. La población de esa zona presenta una clara estructuración que, a grandes rasgos, coincide con la asignación de ambientes presentes o pasados en Tierra del Fuego.

Los tiempos estimados para los cambios demográficos coinciden con el último período interglacial y glacial del Pleistoceno. De las especies de roedores estudiadas en Patagonia, *A. olivaceus* es la que muestra tiempos de expansión más recientes. Junto con datos de otras taxa de la región, los resultados son evidencia a favor de una historia demográfica asociada a los cambios climáticos de la época.

## PERSPECTIVAS

En primer lugar, aunque el uso del gen elegido está debidamente justificado y es considerado apropiado para este tipo de estudios, combinar esta información con datos provenientes de otros marcadores moleculares es fundamental para descartar la acción de selección natural como

responsable de los patrones observados. Son necesarios estudios de genes independientes para reforzar o reformular lo observado e inferido en este trabajo. Las nuevas herramientas de secuenciación masiva disponibles ofrecen grandes oportunidades en este sentido.

Desde lo metodológico, un siguiente paso incluye usar modelos más complejos que permitan manejar distintos escenarios poblacionales, así como incorporar información de nicho ecológico y su evolución histórica que permitan examinar en más detalle cómo contribuyen las distribuciones pasadas a la divergencia actual. Más allá de las comparaciones conceptuales sobre la estructuración e historia demográfica en otras especies, un análisis espacial en conjunto con información proveniente de varias especies codistribuidas ayudaría a detectar eventos demográficos.

A la vista del patrón de estructuración obtenido, y de ciertas relaciones taxonómicas, aumentar tamaños muestrales de determinadas localidades (Mendoza, localidades de colecta de *A. hershkovitzi* y *A. o. markhami*) permitirían incluirlas en los análisis poblacionales y así poder hacer inferencias de los procesos implicados.

Otra perspectiva del estudio se relaciona con incorporar fuentes adicionales de información. Analizar la diversidad por localidad de muestreo buscando patrones a escalas más chicas, utilizando información de microhábitats que no fue tomada en cuenta en estos análisis, como la presencia de cursos de agua o la altura de las localidades. Tomados en conjunto, datos a niveles menores permitirían explorar agrupamientos no estudiados en este trabajo. Asimismo, puede resultar de utilidad explorar atributos biológicos y rasgos ecológicos que puedan relacionarse a las respuestas de la especie y el patrón de estructuración. En este sentido, la especie ofrece buenas oportunidades por ocupar sitios con distintas características climáticas y que por lo tanto imponen distintas demandas sobre la especie (por ejemplo: pluviosidad y temperatura, y sus consecuencias en la fisiología de los individuos).

## BIBLIOGRAFÍA

- Alarcón O, G D'Elía, EP Lessa & UFJ Pardiñas. En prensa. Phylogeographic structure of the fossorial long-clawed mouse *Chelemys macronyx* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoological Studies*.
- Arana MV, LA Gallo, GG Vendramin, MJ Pastorino, F Sebastiani & P Marchelli 2010. High genetic variation in marginal fragmented populations at extreme climatic conditions of the Patagonian Cypress *Austrocedrus chilensis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54, 941–949.
- Beheregaray LB. 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, 17, 3754–3774.
- Belmar-Lucero S, P Godoy, M Ferrés, P Vial & RE Palma. 2009. Range expansion of *Olygoryzomys longicaudatus* (Rodentia, Sigmodontinae) in Patagonian Chile, and first record of Hantavirus in the region. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82, 265–275.
- Cañón C, G D'Elía, UFJ Pardiñas & EP Lessa. 2010. Phylogeography of *Loxodontomys micropus* with comments on the alpha taxonomy of *Loxodontomys* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 91,6, 1449-1458.
- Cosacov A, AN Sersic, V Sosa, LA Johnson & AC Cocucci. 2010. Multiple periglacial refugia in the Patagonian steppe and post-glacial colonization of the Andes: the phylogeography of *Calceolaria polyrhiza*. *Journal of Biogeography*, 37, 1463–1477.
- D'Elía G. 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics* 19:307-323.
- Drummond AJ, A Rambaut, B Shapiro & OG Pybus. 2005. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Molecular Biology and Evolution* 22, 1185-119
- Dupanloup I, S Schneider & L Excoffier. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11(12): 2571-81.
- Excoffier L & PE Smouse 1994. Using allele frequencies and geographic subdivision to reconstruct gene trees within a species: molecular variance parsimony. *Genetics* 136:343-359.

- Excoffier L, G Laval & S Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Excoffier L, P Smouse & J Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479-491.
- Fedorov VB & NC Stenseth. 2002. Multiple glacial refugia in the North American Arctic: inference from phylogeography of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269, 2071–2077.
- Feijoo M, D'Elía G, Pardiñas UFJ & EP Lessa. 2010. Systematics of the southern Patagonian-Fuegian endemic *Abrothrix lanosus* (Rodentia: Sigmodontinae): Phylogenetic position, karyotypic and morphological data. *Mamm. biol.* 75, 122–137.
- Filatov DA. 2002. ProSeq: A software for preparation and evolutionary analysis of DNA sequence data Sets. *Molecular Ecology Notes* 2: 621-624
- Fu YX. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*. 147:915-925.
- Glasser NF, KN Jansson, SHarrison & J Kleman. 2008. The glacial geomorphology and Pleistocene history of South America between 38° S and 56° S. *Quaternary Science Reviews* 27, 365–390
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- Haffer J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. *Ornithological Monographs* 36:113-146.
- Hasegawa M, Kishino H & T Yano. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22, 160-174.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907-913.
- Hewitt GM. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 359, 183–195.
- Hudson RR, M Slatkin & WP Maddison. 1992. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics* 132:583-589.

- Hulton NRJ, RS Purves, RD McCulloch, DE Sugden & MJ Bentley. 2002. The Last Glacial Maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews* 21:233-241.
- Jakob SS, E Martinez-Meyer, & FR Blattner. 2009. Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution*, 26, 907–923.
- Jesus FF, JF Wilkins, VN Solferini & J Wakeley. 2006. Expected coalescence times and segregating sites in a model of glacial cycles. *Genetics Molecular Research*, 5, 466–474.
- Keane TM, CJ Creevey, MM Pentony, TJ Naughton & JO McInerney. 2006. Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on empirical data shows that ad hoc assumptions for choice of matrix are not justified, *BMC Evolutionary Biology*, 6:29
- Kim I, CJ Phillips, JA Monjeau, EC Birney, K Noack, DE Pumo, RS Sikes & JA Dole. 1998. Habitat islands, genetic diversity, and gene flow in a Patagonian rodent. *Molecular Ecology* 7:667-78.
- Knowles LL, BC Carstens & ML Keat. 2007. Coupling genetic and ecological-niche models to examine how past population distributions contribute to divergence. *Current Biology*, 17, 990-946.
- Kotlik P, Deffontaine V, Mascheretti S, Zima J, Michaux JR & JB Searle. 2006. A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 14860–14864.
- Kuhner MK 2006. LAMARC 2.0: maximum likelihood and Bayesian estimation of population parameters. *Bioinformatics* 22(6): 768-770.
- Kuhner MK, J Yamato & J Felsenstein. 1998. Maximum likelihood estimation of population growth rates based on the coalescent. *Genetics*, 149, 429–434.
- Leon RJC, D Bran, M Collantes, JM Paruelo & A Soriano Beltrán. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecologia Austral*, 8:125-144
- Lessa EP, JA Cook & JL Patton. 2003. Genetic footprints of demographic expansion in North America, but not Amazonia, during the Late Quaternary. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100:10331–10334.

- Lessa EP, G D'Elía & UFJ Pardiñas. 2010. Genetic footprints of late Quaternary climate change in the diversity of Patagonian–Fuegian rodents. *Molecular Ecology*, 19, 3031–3037.
- Librado P & J Rozas. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism
- Lozada M, A Monjeau, K Heinemann, N Guthmann & EC Birney. 1996. *Abrothrix xanthorhinus*. *Mammalian Species*, American Society of Mammalogists, 540,1-6
- Lynch M & TJ Crease. 1990. The analysis of population survey data on DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution* 7: 377-394.
- Mann G. 1978. Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana, Zoología* 40:1-342.
- McCulloch RD, MJ Bentley, RS Purves, NRJ Hulton, DE Sugden & CM Clapperton. 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science* 15:409-417.
- Miller SA, DD Dykes & HF Polesky. 1989. A simple “salting out” procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research* 16:215.
- Musser GG & MD Carleton 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 894–1531 in Wilson, D.E. and Reeder, D.M. (eds.). *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2 vols., 2142 pp. ISBN 978-0-8018-8221-0
- Nei M & S Kumar. 2000. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York.
- Núñez JJ, KW Nicole, FE Rabanal, FM Fontanella & JW Sites Jr. 2011. Amphibian phylogeography in the Antipodes: Refugia and postglacial colonization explain mitochondrial haplotype distribution in the Patagonian frog *Eupsophus calcaratus* (Cycloramphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58, 343–352
- Osgood, WH. 1943. The mammals of Chile. *Field Museum of Natural History* 30:1-268.
- Palma RE, E Rivera & J Salazar. 2005. Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. *Journal of Mammalogy*, 86, 191–200.
- Paruelo JM, A Beltrán, EG Jobbágy, OE Sala & RA Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecologia Austral*, 8:85-101.

- Patterson BD. 2010. Climate change and faunal dynamics in the uttermost part of the earth. *Molecular Ecology*, 19, 3019–3021.
- Patterson B & G D'Elía. 2008. *Abrothrix hershkovitzi*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 30 March 2011.
- Pearson OP & MF Smith. 1999. Genetic similarity between *Akodon olivaceus* and *Akodon xanthorhinus* (Rodentia: Muridae) in Argentina. *Journal of Zoology (London)* 247:43–52.
- Rabassa J. 2008. Late Cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. Pp 151-204 en: Rabassa J (ed) “Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego”, Elsevier, Developments in Quaternary Science, vol.11.
- Rodríguez-Serrano E, RA Cancino & RA Palma. 2006. Molecular phylogeography of *Abrothrix olivaceus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Chile. *Journal of Mammalogy* 87, 5, 971-980.
- Rodríguez-Serrano E, CE Hernández & RE Palma. 2008. A new record and an evaluation of the phylogenetic relationships of *Abrothrix olivaceus markhami* (Rodentia: Sigmodontinae). *Mammalian Biology*, 73: 309-317.
- Rozas J & R Rozas. 1999. DNASP version 3; an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. *Bioinformatics* 15:174-175.
- Runck AM & JA Cook. 2005. Postglacial expansion of the southern red-backed vole (*Clethrionomys apperi*) in North America. *Molecular Ecology*, 14, 1445–1456.
- Ruzzante DE, Walde SJ, Gosse JC, Cussac VE, Habit E, Zemplak TS & EDM Adams. 2008. Climate control on ancestral population dynamics: insight from patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology* 17,2234-2244.
- Saiki RK, DH Gelfand, S Stoffel, SJ Scharf, R Higuchi, GT Horn, KB Mullis & HA Erlich 1988. Primer directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* 239: 487-491.
- Simpson BB & Haffer J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:497-518.
- Singer B, RP Ackert & H Guillou. 2004. <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar and K/Ar chronology of Pleistocene glaciations in Patagonia. *Geological Society America Bulletin* 116, 434–450.

- Smith MF & JL Patton. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:149-177.
- Smith MF & JL Patton. 1991. Variation in mitochondrial cytochrome b sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Molecular Biology and Evolution*. 8:85-103.
- Smith MF & JL Patton. 1999. Phylogenetic Relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution*, Vol. 6, No. 2, 1999
- Smith MJ, DA Kelt & JL Patton. 2001. Testing models of diversification in mice in the *Abrothrix olivaceus/xanthorhinus* complex in Chile and Argentina. *Molecular Ecology* 10:397-405.
- Sugden DE, NRJ Hulton & RS Purves. 2002. Modelling the inception of the Patagonian icesheet. *Quaternary International* 95–96, 55–64.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphisms. *Genetics* 123:585-595.
- Tamura K, J Dudley, M Nei & S Kumar. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1596-1599.
- Thompson JD, TJ Gibson, F Plewniak, F Jeanmougin & DG Higgins. 1997. The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*. 24:4876-4882.
- Xu JW, M Pérez-Losada, CGH Jara & KA Crandall. 2009. Pleistocene glaciation leaves deep signature on the freshwater crab *Aegla alacalufi* in Chilean Patagonia. *Molecular Ecology*, 18, 904–918.
- Zemlak TS, EM Habit, SJ Walde, C Carrera & DE Ruzzante. 2010. Surviving historical Patagonian landscapes and climate: molecular insights from *Galaxias maculatus*. *BMC Evol Biol* 2010, 10:67.

ANEXO I – Muestras y secuencias utilizadas. Se muestran los datos asociados: el código de voucher (en negritas) o acceso a Genbank según corresponda (código), haplotipo al que corresponde (haplotipos), definidos para este estudio; código de la localidad de procedencia (localidad) utilizado en los análisis, coordenadas S y W (latitud y longitud, respectivamente), y altitud en metros del punto de colecta (alt); detalles de la localidad de procedencia (localidad detallada).

<b>código</b>	<b>haplotipo</b>	<b>localidad</b>	<b>latitud</b>	<b>longitud</b>	<b>alt</b>	<b>localidad detallada</b>
AF027305	H_6	CHLS	-29,90	-71,27		Elqui, La Serena, 10 km E, Quebrada de Monardez
AF027306	H_9	CHVP	-33,37	-71,67	50	San Antonio, Algarrobo
AF027307	H_12	CHBM	-40,57	-73,73	100	Maicolpue, 65 km W Osorno, 2 km S Bahía Mansa, Chile
AF027308	H_12	CHBM	-40,57	-73,73	100	Maicolpue, 65 km W Osorno, 2 km S Bahía Mansa, Chile
AF027309	H_12	CHV	-39,63	-73,19		Fundo San Martín, Valdivia, Chile
AF027310	H_12	CHV	-39,63	-73,19		Fundo San Martín, Valdivia, Chile
AF027311	H_35	CHPO	-40,92	-72,92		44 km ESE Osorno, 5 km NNE Puerto Octay, Chile
AF027312	H_39	RBCO	-42,08	-72,34		Río Castano Overo, 44 km W Bariloche, Argentina
AF027313	H_37	RBCO	-42,08	-72,34		Río Castano Overo, 44 km W Bariloche, Argentina
AF027314	H_31	RBRM	-41,43	-72,10	800	38 km WSW Bariloche, Río Manso, Argentina
AF027315	H_27	RBRM	-41,43	-72,10	800	38 km WSW Bariloche, Río Manso, Argentina
AF027316	H_12	RBV	-41,45	-71,48		La Veranada, 38 km SSW Bariloche, Argentina
AF027317	H_48	RBV	-41,45	-71,48		La Veranada, 38 km SSW Bariloche, Argentina
AF027318	H_49	RBH	-41,10	-71,44		Hipódromo, 12 km W Bariloche, Argentina
AF027319	H_49	RBH	-41,10	-71,44		Hipódromo, 12 km W Bariloche, Argentina
AF027320	H_27	RBCA	-41,13	-71,43		Centro Atómico, 12 km W Bariloche, Argentina
AF027321	H_12	RBCA	-41,13	-71,43		Centro Atómico, 12 km W Bariloche, Argentina
AF027322	H_49	RBCA	-41,13	-71,43		Centro Atómico, 12 km W Bariloche, Argentina
AF027323	H_11	RBVI	-41,13	-71,25		Las Victorias, 4,2 km E Bariloche, Argentina
AF027324	H_11	RCL	-40,48	-71,07		2 km N Cerro Leones, Argentina
AF027325	H_11	RCL	-40,48	-71,07		2 km N Cerro Leones, Argentina
AF027326	H_12	RBC	-41,24	-71,15		Ea. El Cóndor, 18 km SE Bariloche, Argentina
AF027327	H_10	RBC	-41,24	-71,15		Ea. El Cóndor, 18 km SE Bariloche, Argentina
AF027328	H_12	RBC	-41,24	-71,15		Ea. El Cóndor, 18 km SE Bariloche, Argentina
AF027329	H_12	RC	-41,10	-70,22	890	10 km S Comallo, Argentina
AF027330	H_40	RC	-41,10	-70,22	890	10 km S Comallo, Argentina
AF297878	H_6	CHLS	-29,90	-71,27		Elqui, La Serena, 10 km E, Quebrada de Monardez, Chile
AF297879	H_7	CHVP	-33,37	-71,67	50	San Antonio, Algarrobo
AF297880	H_17	CHYC	-37,08	-72,56	150	Concepción, Yumbel, Chile
AF297881	H_36	CHYC	-37,08	-72,56	150	Concepción, Yumbel, Chile
AF297882	H_14	CHPA	-45,48	-72,66		15 km E Puerto Chacabuco and 15 km S Aisén, Chile
AF297883	H_41	CHPA	-45,48	-72,66		15 km E Puerto Chacabuco and 15 km S Aisén, Chile
AF297884	H_12	CHCO	-45,52	-72,05		3 km N Coyhaique, Reserva Nacional Coyhaique, Chile
AF297885	H_45	CHCO	-45,52	-72,05		3 km N Coyhaique, Reserva Nacional Coyhaique, Chile
AF297886	H_46	CHCA	-45,48	-71,63	735	39 km E Coyhaique by road to Coyhaique Alto, Chile
AF297887	H_44	CHCA	-45,48	-71,63	735	39 km E Coyhaique by road to Coyhaique Alto, Chile
AF297888	H_42	CHCA	-45,48	-71,59		1 km E Coyhaique Alto, Chile
AF297889	H_43	CHCL	-45,48	-71,54		4,5 km E Coyhaique Alto, Fundo El Largo, Chile
AF297890	H_44	CHCL	-45,48	-71,54		4,5 km E Coyhaique Alto, Fundo El Largo, Chile
AF297891	H_17	CHBE	-45,92	-71,80		8 km W Balmaceda, Fundo Esmeralda, Chile

AF297892	H_17	CHBE	-45,92	-71,80	-8 km W Balmaceda, Fundo Esmeralda, Chile
AF297893	H_17	CHBE	-45,92	-71,80	-8 km W Balmaceda, Fundo Esmeralda, Chile
AF297894	H_10	CHPI	-46,27	-71,97	-2 km NW Puerto Ibañez, Chile
AF297895	H_14	CHPI	-46,27	-71,97	-2 km NW Puerto Ibañez, Chile
AF297896	H_12	CHCO	-45,55	-72,05	-Coyhaique, Chile
AF297897	H_26	CHB	-45,92	-71,69	-Balmaceda, Chile
AF297898	H_12	CHBE	-45,92	-71,80	-8 km W Balmaceda, Fundo Esmeralda, Chile
AF297899	H_14	CHBE	-45,92	-71,80	-8 km W Balmaceda, Fundo Esmeralda, Chile
AF297900	H_14	CHBE	-45,92	-71,80	-8 km W Balmaceda, Fundo Esmeralda, Chile
AF297901	H_25	CHCC	-46,55	-71,73	3302 km S Chile Chico and 1 km W Chile Chico Aerodromo, Chile
AF297902	H_10	CHCC	-46,53	-71,75	-Chile Chico, Chile
AY275111	H_38	NT	-37,08	-70,10	2160 Tromen, Argentina
AY341034	H_1	CHCM	-19,50	-70,50	Camarones, Chile
AY341035	H_2	CHTR	-20,00	-69,50	Tarapacá, Chile
AY341036	H_8	CHRL	-21,50	-70,00	Río Loa, Chile
AY750846	H_3	CHCM	-19,50	-70,50	Camarones, Chile
AY750847	H_5	CHTR	-20,00	-69,50	Tarapacá, Chile
EU683435	H_86	TPB	-52,73	-68,56	11 Puesto Beta, Argentina
GD1145	H_12	CHK	-41,52	-72,75	Pichiquillaípe, Parque Katalapi (2), Chile
GD1148	H_57	CHT	-43,11	-73,94	Parque Tantauco, sector Lago Chaiguata (3), Chiloé, Chile
GD1149	H_57	CHT	-43,11	-73,94	Parque Tantauco, sector Lago Chaiguata (3), Chiloé, Chile
GD1153	H_57	CHT	-43,11	-73,94	Parque Tantauco, sector Lago Chaiguata (3), Chiloé, Chile
GD1156	H_56	CHT	-43,08	-73,91	Parque Tantauco, sector Lago Chaiguata (5), Chiloé, Chile
GD1172	H_58	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1173	H_12	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1174	H_58	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1175	H_17	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1176	H_58	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1177	H_27	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1178	H_27	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1180	H_28	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1182	H_12	CHTT	-41,64	-72,21	Camino Puelo a Lago Tagua Tagua, a 3 KM (por camino) de rampa los Canelos (9), Chile
GD1183	H_63	CHTT	-41,64	-72,21	Camino Puelo a Lago Tagua Tagua, a 3 KM (por camino) de rampa los Canelos (9), Chile
GD1184	H_27	CHTT	-41,64	-72,21	Camino Puelo a Lago Tagua Tagua, a 3 KM (por camino) de rampa los Canelos (9), Chile
GD1185	H_51	CHTT	-41,64	-72,21	Camino Puelo a Lago Tagua Tagua, a 3 KM (por camino) de rampa los Canelos (9), Chile
GD1186	H_12	CHTT	-41,64	-72,21	Camino Puelo a Lago Tagua Tagua, a 3 KM (por camino) de rampa los Canelos (9), Chile
GD1187	H_50	CHTT	-41,64	-72,21	Camino Puelo a Lago Tagua Tagua, a 3 KM (por camino) de rampa los Canelos (9), Chile
GD1191	H_12	CHTT	-41,56	-72,17	Lago Tagua Tagua, Rampa los Canelos (8), Chile
GD1192	H_12	CHP	-41,68	-72,33	Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1193	H_27	CHP	-41,68	-72,33	Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1196	H_27	CHP	-41,68	-72,33	Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1199	H_50	CHP	-41,68	-72,33	Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1200	H_31	CHP	-41,68	-72,33	Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1201	H_12	CHP	-41,68	-72,33	Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile

GD1202	H_27	CHP	-41,68	-72,33		Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1203	H_12	CHP	-41,68	-72,33		Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1205	H_27	CHP	-41,68	-72,33		Puelo, Establecimiento "Quechen" (4 Km SO de Puelo por camino Puelche-Puelo) (10), Chile
GD1357	H_59	CHCH	-43,48	-73,78		cercanías de la ciudad de Castro, Chile
HM167792	H_98	TRSM	-53,32	-68,41	82	Río Grande, Ea. San Martín, Argentina
HM167793	H_83	TRML	-54,49	-66,41	37	Río Grande, Ea. María Luisa, Argentina
HM167794	H_100	TRM	-54,61	-67,54	22	Puesto río Milna, Argentina
HM167795	H_101	TLK	-54,62	-67,43	28	Laguna Kosovo, Argentina
HM167796	H_89	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Argentina
HM167797	H_83	TGM	-54,80	-68,38	397	Glaciar Le Martial, Argentina
HM167798	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
HM167799	H_70	RSQ	-41,49	-66,87	1243	Puesto Quiñelaf, Altiplanicie del Somuncura, Argentina
HM167800	H_12	RSCC	-41,45	-66,91	1354	Cerro Corona, Argentina
HM167801	H_12	RS	-41,67	-67,15	1050	Subida del Naciente, Argentina
HM167802	H_11	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
HM167804	H_11	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
HM167805	H_11	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
HM167806	H_11	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
HM167807	H_10	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
HM167808	H_12	CLP	-42,09	-71,62	200	Lago Puelo, Argentina
HM167809	H_30	CBG	-44,10	-67,99	583	Establecimiento Bajada del Guanaco, Argentina
HM167810	H_16	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Argentina
HM167811	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Argentina
HM167812	H_34	NA	-39,37	-71,22		Lago Quillén, Argentina
HM167813	H_47	CHTP	-51,13	-72,83		Torres del Paine, Chile
LTL17	H_55	SBT	-49,21	-72,97		Bahía Túnel (Lago Viedma), provincia de Santa Cruz, Argentina
LTL18	H_10	SBT	-49,21	-72,97		Bahía Túnel (Lago Viedma), provincia de Santa Cruz, Argentina
LTL25	H_17	SC	-50,47	-72,62		Estancia Alta Vista (El Calafate, prov. de Santa Cruz), Argentina
LTL6	H_10	SPP	-49,99	-68,55		Punta Piedrabuena (Puerto Santa Cruz), provincia de Santa Cruz, Argentina
LTU132	H_62	CLB	-45,95	-71,53	533	RP 260 km 89, Ea. Valle Huemules, Lago Blanco, Argentina
LTU185	H_10	SER	-47,13	-70,86	720	río Ecker, 500 m aguas abajo casco Ea. Casa de Piedra, Argentina
LTU186	H_10	SER	-47,13	-70,86	720	río Ecker, 500 m aguas abajo casco Ea. Casa de Piedra, Argentina
LTU198	H_10	SER	-47,13	-70,86	720	río Ecker, 500 m aguas abajo casco Ea. Casa de Piedra, Argentina
LTU206	H_10	SP	-47,66	-67,78	133	RP 37, 1 km E Est. La Paloma, Argentina
LTU449	H_91	TRSJ	-53,81	-68,50	112	20 km S casco Ea. San Julio, Argentina
LTU451	H_92	TRSJ	-53,81	-68,50	112	20 km S casco Ea. San Julio, Argentina
LTU452	H_91	TRSJ	-53,81	-68,50	112	20 km S casco Ea. San Julio, Argentina
LTU453	H_92	TRSJ	-53,81	-68,50	112	20 km S casco Ea. San Julio, Argentina
LTU454	H_95	TRSJ	-53,81	-68,50	112	20 km S casco Ea. San Julio, Argentina
LTU455	H_94	TRSJ	-53,81	-68,50	112	20 km S casco Ea. San Julio, Argentina
LTU456	H_84	TRSJ	-53,81	-68,50	112	20 km S casco Ea. San Julio, Argentina
LTU460	H_96	TE	-54,85	-68,48	20.3	km E embarcadero, Bahía Zaratiegui (= Bahía Ensenada), Argentina
LTU461	H_83	TE	-54,85	-68,48	20.3	km E embarcadero, Bahía Zaratiegui (= Bahía Ensenada), Argentina
LTU638	H_22	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU639	H_29	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina

LTU640	H_10	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU641	H_28	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU642	H_21	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU643	H_17	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU644	H_17	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU645	H_20	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU646	H_21	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU647	H_22	SPQ	-50,10	-68,47	84	km W Punta Quilla s/RP 288, Argentina
LTU671	H_17	SDB	-51,94	-69,57	109	Ea. Don Braulio, C° Tres Hermanos, Argentina
LTU672	H_17	SDB	-51,94	-69,57	109	Ea. Don Braulio, C° Tres Hermanos, Argentina
LTU673	H_10	SDB	-51,94	-69,57	109	Ea. Don Braulio, C° Tres Hermanos, Argentina
LTU676	H_17	SDB	-51,94	-69,57	109	Ea. Don Braulio, C° Tres Hermanos, Argentina
LTU677	H_17	SDB	-51,94	-69,57	109	Ea. Don Braulio, C° Tres Hermanos, Argentina
LTU678	H_17	SPA	-51,98	-69,75	73	Ea. Pali Aike, casco, Argentina
LTU679	H_17	SPA	-51,98	-69,75	73	Ea. Pali Aike, casco, Argentina
MSB151190	H_4	CHC	-32,16	-71,49		Cerro Santa Inés, Argentina
PNG0163	H_69	RSCC	-41,45	-66,91	1354	Cerro Corona, Argentina
PNG0207	H_12	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
PNG0212	H_13	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
PNG0220	H_12	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
PNG0226	H_15	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Argentina
PNG0235	H_10	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0237	H_10	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0238	H_11	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0239	H_10	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0240	H_11	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0241	H_11	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0244	H_12	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0247	H_12	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0248	H_11	CPP	-42,67	-70,09	430	Piedra Parada, Argentina
PNG0259	H_53	CLP	-42,09	-71,62	200	Lago Puelo, Argentina
PNG0262	H_28	CLP	-42,09	-71,62	200	Lago Puelo, Argentina
PNG0266	H_76	CLP	-42,09	-71,62	200	Lago Puelo, Argentina
PNG0267	H_71	CLP	-42,09	-71,62	200	Lago Puelo, Argentina
PNG0268	H_77	CLP	-42,09	-71,62	200	Lago Puelo, Argentina
PNG0269	H_12	CLP	-42,09	-71,62	200	Lago Puelo, Argentina
PNG0278	H_74	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0282	H_74	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0284	H_72	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0287	H_73	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0288	H_75	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0289	H_74	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0304	H_48	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0306	H_12	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0314	H_12	CLL	-42,89	-71,57	832	Laguna Larga, Chubut, Argentina
PNG0333	H_11	CQ	-43,71	-70,35	835	Estancia Quichaura, Chubut, Argentina

PNG0343	H_11	CBG	-44,10	-67,99	583	Establecimiento Bajada del Guanaco, Argentina
PNG0351	H_10	CBG	-44,10	-67,99	583	Establecimiento Bajada del Guanaco, Argentina
PNG0352	H_11	CBG	-44,10	-67,99	583	Establecimiento Bajada del Guanaco, Argentina
PNG0353	H_11	CBG	-44,10	-67,99	583	Establecimiento Bajada del Guanaco, Argentina
PNG0363	H_83	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0375	H_86	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0377	H_86	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0382	H_86	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0383	H_85	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0386	H_83	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0388	H_102	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0390	H_87	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0392	H_85	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0395	H_83	TRSM	-53,32	-68,41	82	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0401	H_101	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0402	H_83	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0403	H_83	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0404	H_101	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0405	H_101	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0406	H_83	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0407	H_83	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0408	H_86	TRML	-54,49	-66,41	37	Rio Grande, Ea. San Martín, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0412	H_101	TRM	-54,61	-67,54	22	Puesto río Milna, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0413	H_101	TRM	-54,61	-67,54	22	Puesto río Milna, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0414	H_100	TRM	-54,61	-67,54	22	Puesto río Milna, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0416	H_82	TGM	-54,80	-68,38	397	Glaciar Le Martial, Argentina
PNG0422	H_83	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0423	H_83	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0425	H_89	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0428	H_83	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0436	H_89	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0438	H_84	TGM	-54,80	-68,38	397	Glaciar Le Martial, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0439	H_83	TGM	-54,80	-68,38	397	Glaciar Le Martial, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0440	H_88	TGM	-54,80	-68,38	397	Glaciar Le Martial, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0442	H_90	TGM	-54,80	-68,38	397	Glaciar Le Martial, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0467	H_89	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0472	H_83	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0486	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0522	H_83	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0525	H_83	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0526	H_83	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0527	H_86	TC	-54,82	-68,33	26	Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0535	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0536	H_86	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0539	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0542	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina

PNG0550	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0554	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0557	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0558	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0579	H_83	TH	-54,87	-67,37	26	Estancia Harberton, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0584	H_86	TPB	-52,73	-68,56	11	Puesto Beta, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0585	H_86	TPB	-52,73	-68,56	11	Puesto Beta, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0586	H_97	TPB	-52,73	-68,56	11	Puesto Beta, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0587	H_86	TPB	-52,73	-68,56	11	Puesto Beta, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0588	H_99	TCA	-52,71	-68,59	27	Cañadón Alfa, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0589	H_86	TCA	-52,71	-68,59	27	Cañadón Alfa, Tierra del Fuego, Argentina
PNG0805	H_16	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0806	H_10	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0807	H_10	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0810	H_17	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0813	H_10	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0840	H_19	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0844	H_32	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0920	H_18	SCV	-48,99	-70,25	220	Estancia Cerro Ventana, Santa Cruz, Argentina
PNG0980	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG0998	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1376	H_79	CFH	-42,33	-70,55	455	Paraje Fofocahuel, Campo de Netchovitch
PNG1389	H_79	CM	-42,06	-71,16	682	El Maitén, Chubut, Argentina
PNG1390	H_12	CM	-42,06	-71,16	682	El Maitén, Chubut, Argentina
PNG1515	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1532	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1555	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1574	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1582	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1604	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1605	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1606	H_10	SCP	-47,86	-66,44	0	Estancia Cerro del Paso, Santa Cruz, Argentina
PNG1620	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1626	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1630	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1631	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1633	H_24	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1639	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1640	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1641	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1649	H_23	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PNG1650	H_10	CLM	-45,51	-67,49	475	Estancia Los Manantiales, Chubut, Argentina
PPA109	H_10	CLA	-43,17	-70,44	591	Margen sur, Laguna La Dulce o Aleusco
PPA26	H_12	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA34	H_52	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA4	H_10	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina

PPA41	H_54	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA43	H_10	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA44	H_60	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA62	H_64	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA63	H_65	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA8	H_52	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PPA88	H_61	CST	-43,87	-70,73	1025	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel, Chubut, Argentina
PT02	H_81	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Chubut, Argentina
PT03	H_12	CT	-42,16	-68,27	1411	Estancia Talagapa, Chubut, Argentina
RAO111	H_93	VH	-35,10	-70,10	2460	Valle Hermoso, Mendoza, Argentina
RDS17775	H_78	NA	-39,37	-71,22		-Aluminé, Lago Quillén, Neuquén, Argentina
RDS17800	H_80	NA	-39,37	-71,22		-Aluminé, Lago Quillén, Neuquén, Argentina
RDS17868	H_67	CFF	-42,92	-71,58	547	Trap line #1, 5.5 km S, 2.8 km E Villa Futalaufquen, Chubut, Argentina
RDS17899	H_14	CFF	-42,90	-71,60	590	Trap line #2, 1.5 km S, 0.5 km E Villa Futalaufquen, , Chubut, Argentina
RDS17931	H_10	RN	-41,55	-70,67	1000	9 km SSW Las Bayas, Río Negro, Argentina
RDS17937	H_10	CM	-42,06	-71,16		.along E side of Ruta 40, 13.0 km N El Maitén (Chubut Prov.)
RDS17942	H_12	RN	-41,33	-70,40	1000	9 km SSW Las Bayas, Río Negro, Argentina
TK110031	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110032	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110035	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110053	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110057	H_33	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110058	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110060	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110061	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110074	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110090	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110091	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
TK110098	H_17	CHTP	-51,13	-72,83		-Torres del Paine, Chile
U03532	H_27	RBPQ	-41,13	-71,43		-12 km W Bariloche, Pampa Quemada, Argentina
UP845	H_12	RS	-41,67	-67,15	1050	Subida del Naciente, Río Negro, Argentina
UWBM79693	H_68	CHSD	-41,53	-73,41	40m	Región de los Lagos, Senda Darwin Biological Reserve, 15km E of Ancud, Chiloé, Chile
UWBM79698	H_14	CHSD	-41,53	-73,41	40m	Región de los Lagos, Senda Darwin Biological Reserve, 15km E of Ancud, Chiloé, Chile
UWBM79699	H_12	CHSD	-41,53	-73,41	40m	Región de los Lagos, Senda Darwin Biological Reserve, 15km E of Ancud, Chiloé, Chile
UWBM79701	H_66	CHSD	-41,53	-73,41	40m	Región de los Lagos, Senda Darwin Biological Reserve, 15km E of Ancud, Chiloé, Chile

código	haplotipo	subespecie	latitud	longitud	localidad detallada
EF118754	H_103	<i>A. o. markhami</i>	-49,09	-74,27	Magallanes; Isla Wellington; Puerto Edén, Chile
EF118755	H_104	<i>A. o. markhami</i>	-49,05	-74,37	Magallanes; Campos de Hielo Sur; Caleta Level, Chile
EF118756	H_105	<i>A. o. markhami</i>	-49,15	-74,45	Magallanes; Isla Wellington; Caleta Malaca, Chile

código	haplotipo	especie	voucher	fuentes
EU840992	H_106	<i>A. herskovitzi</i>	NK160088	Rodríguez-Serrano E, CE Hernandez & RE Palma. Unpublished. Phylogenetic relationships of <i>Abrothrix herskovitzi</i> (Rodentia: Sigmodontinae), the southernmost sigmodontine.
EU840993	H_106	<i>A. herskovitzi</i>	NK160084	
M35713	H_107	<i>A. andinus</i>	MVZ 174062	Smith MF & JL Patton. 1991. Variation in mitochondrial cytochrome b sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). <i>Mol. Biol. Evol.</i> 8 (1), 85-103.
AF108671	H_108	<i>A. andinus</i>	MVZ 174066	Smith MF & JL Patton. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. <i>J. Mammal. Evol.</i> 6, 89-128.
AY341038	H_109	<i>A. andinus</i>	NK 96007	Genbank
a asignar	H_110	<i>A. andinus</i>	#2	este estudio

ANEXO II- Localidades, distintos niveles de agrupamientos, y datos asociados a cada punto. Las localidades de muestreo fueron agrupadas en localidades para los análisis poblacionales (negritas) y en grupos mayores (rojo). Se muestra el código utilizado en cada caso (columna código), el nombre de la localidad (localidad), el punto geográfico (latitud y longitud), posición respecto a la capa de hielo presente en el último máximo glacial (UMG; a-afuera, ac-afuera, cerca del límite, d-dentro, dc- dentro pero cerca del límite), el número de secuencias disponibles (n), y el ambiente al cual se asocia la localidad (ambiente).

<b>código</b>	<b>localidad</b>	<b>latitud</b>	<b>longitud</b>	<b>UMG</b>	<b>n</b>	<b>ambiente</b>
CHV	Fundo San Martin, Valdivia, Chile	-39.63	-73.19	ac	2	bosque
CHBM	Maicolpue, Bahia Mansa, Chile	-40.57	-73.73	a	2	bosque
CHPO	Osorno, Puerto Octay, Chile	-40.92	-72.92	ac	1	bosque
<b>CHNB</b>	<b>Chile Norte Bosque</b>	<b>-40.37</b>	<b>-73.28</b>	<b>ac</b>	<b>5</b>	<b>bosque</b>
RBV	La Veranada, Bariloche, Argentina	-41.45	-71.48	ac	2	ecotono
RBH	Hipódromo, Bariloche, Argentina	-41.1	-71.44	ac	5	ecotono
RBPQ	Bariloche, Pampa Quemada, Argentina	-41.13	-71.43	ac	1	ecotono
<b>RNEC</b>	<b>Rio Negro Ecotono</b>	<b>-41.23</b>	<b>-71.45</b>	<b>ac</b>	<b>8</b>	<b>ecotono</b>
RBRM	Bariloche, Rio Manso, Argentina	-41.43	-72.1	d	2	bosque
RBCO	Rio Castano Overo, Bariloche, Argentina	-42.08	-72.34	d	2	bosque
<b>RNB</b>	<b>Rio Negro Bosque</b>	<b>-41.76</b>	<b>-72.22</b>	<b>d</b>	<b>4</b>	<b>bosque</b>
CHCH	Isla de Chiloe, Chile	-43.48	-73.78	dc	1	bosque
CHT	Tantauco_Xregion, Chile	-43.08	-73.91	ac	4	bosque
CHSD	Senda Darwin, Chile	-41.53	-73.41	d	4	bosque
<b>CHCH</b>	<b>Chile Chiloe</b>	<b>-42.69</b>	<b>-73.7</b>	<b>dc</b>	<b>9</b>	<b>bosque</b>
CLL	LagunaLarga	-42.89	-71.57	d	9	bosque
CFF1	Futalaeufu	-42.92	-71.58	d	1	bosque
CFF2	Futalaeufu	-42.9	-71.6	d	1	bosque
CLP	PNLagoPuelo	-42.09	-71.62	d	7	bosque
<b>CB</b>	<b>Chubut Bosque</b>	<b>-42.7</b>	<b>-71.6</b>	<b>d</b>	<b>18</b>	<b>bosque</b>
CHTT	Tagua-Tagua_Xregion, Chile	-41.56	-72.17	d	9	bosque
CHTT	Tagua-Tagua_Xregion, Chile	-41.64	-72.21	d	6	bosque
<b>CHTT</b>	<b>Chile Tagua Tagua</b>	<b>-41.6</b>	<b>-72.19</b>	<b>d</b>	<b>15</b>	<b>bosque</b>
<b>CHP</b>	<b>Puelo_Xregion, Chile</b>	<b>-41.68</b>	<b>-72.33</b>	<b>d</b>	<b>9</b>	<b>bosque</b>
<b>N1</b>		<b>-41.72</b>	<b>-72.4</b>	<b>d</b>	<b>68</b>	<b>bosque</b>
<b>CBG</b>	<b>EaBajadaGuanaco, Chubut</b>	<b>-44.1</b>	<b>-67.99</b>	<b>a</b>	<b>5</b>	<b>estepa patagonica</b>
RC	Comallo, Argentina	-41.1	-70.22	a	2	estepa patagonica
RN	Norquinco Rio Negro	-41.55	-70.66	ac	3	estepa patagonica
RCL	Cerro Leones Rio Negro	-40.48	-71.07	ac	2	estepa patagonica
RBC	Ea. El Cóndor, Bariloche, Argentina	-41.24	-71.15	ac	3	estepa patagonica
RBVI	Las Victorias, Bariloche, Argentina	-41.13	-71.25	ac	1	estepa patagonica
<b>RNES</b>	<b>Rio Negro Estepa</b>	<b>-41.1</b>	<b>-70.87</b>	<b>ac</b>	<b>11</b>	<b>estepa patagonica</b>
RSQ	RSPtoQuinelaf	-41.49	-66.87	a	1	estepa patagonica
RSCC	RSCerroCorona	-41.45	-66.91	a	2	estepa patagonica
RS	MtaSomuncura	-41.67	-67.15	a	2	estepa patagonica
<b>RNS</b>	<b>Rio Negro Somuncura</b>	<b>-41.54</b>	<b>-66.98</b>	<b>a</b>	<b>5</b>	<b>estepa patagonica</b>
CPP	PiedraParada	-42.67	-70.09	a	10	estepa patagonica influencia de monte
CM	Maiten	-42.06	-71.16	ac	2	ecotono estepa-bosque
CFH	Fofocahuel, Chubut	-42.33	-70.55	ac	1	ecotono estepa-bosque
<b>CEC</b>	<b>Chubut Ecotono</b>	<b>-42.35</b>	<b>-70.6</b>	<b>ac</b>	<b>13</b>	<b>ecotono estepa-bosque</b>
CST	Cañadón de la Madera, Sierra de Tepuel	-43.87	-70.73	ac	10	estepa patagonica
CQ	EaQuichaura	-43.71	-70.35	a	1	estepa patagonica
CLA	Laguna de Aleusco	-43.17	-70.44	a	1	estepa patagonica
<b>CES</b>	<b>Chubut Estepa</b>	<b>-43.58</b>	<b>-70.5</b>	<b>a</b>	<b>12</b>	<b>estepa patagonica</b>
<b>CT</b>	<b>Chubut EaTalagapa</b>	<b>-42.16</b>	<b>-68.27</b>	<b>a</b>	<b>10</b>	<b>estepa patagonica</b>
<b>N2</b>		<b>-42.47</b>	<b>-69.2</b>	<b>a</b>	<b>56</b>	<b>estepa patagonica</b>
CHCC	Chile Chico, Chile	-46.55	-71.73	ac	2	bosque
CHPI	Puerto Ibañez, Chile	-46.27	-71.97	ac	2	bosque
<b>CHSB</b>	<b>Chile Sur Bosque</b>	<b>-46.41</b>	<b>-71.85</b>	<b>ac</b>	<b>4</b>	<b>bosque</b>
CHCO	Coyhaique, Chile	-45.55	-72.05	d	3	bosque
CHPA	Puerto Chacabuco y Aisén, Chile	-45.48	-72.66	d	2	bosque
<b>CHSB2</b>	<b>Chile Sur Bosque 2</b>	<b>-45.52</b>	<b>-72.36</b>	<b>d</b>	<b>5</b>	<b>bosque</b>
CHCA	Coyhaique Alto, Chile	-45.48	-71.63	dc	3	ecotono estepa-bosque
CHCL	Coyhaique Alto, Fundo El Largo, Chile	-45.48	-71.54	dc	2	ecotono estepa-bosque
CHB	Balmaceda, Chile	-45.92	-71.69	dc	1	ecotono estepa-bosque
CHBE	Balmaceda, Fundo Esmeralda, Chile	-45.92	-71.8	dc	6	ecotono bosque-estepa
CLB	LagoBlanco	-45.95	-71.53	dc	1	ecotono estepa-bosque

<b>CHSEC</b>	<b>Chile Sur Ecotono</b>	<b>-45.75</b>	<b>-71.64</b>	<b>dc</b>	<b>13</b>	<b>ecotono estepa-bosque</b>
<b>CHTP</b>	<b>TorresPaine, Chile</b>	<b>-51.13</b>	<b>-72.83</b>	<b>d</b>	<b>13</b>	<b>ecotono bosque-estepa</b>
<b>S3</b>		<b>-47.2</b>	<b>-72.17</b>	<b>d</b>	<b>35</b>	<b>bosque</b>
<b>CLM</b>	<b>Chubut EaLosManantiales</b>	<b>-45.51</b>	<b>-67.49</b>	<b>a</b>	<b>10</b>	<b>estepa patagonica influencia de monte</b>
SCP	EaCerroPaso	-47.86	-66.44	a	11	estepa patagonica inf monte
SP	LaPaloma	-47.66	-67.78	a	1	estepa patagonica inf monte
<b>SE</b>	<b>Santa Cruz Este</b>	<b>-47.76</b>	<b>-67.11</b>	<b>a</b>	<b>12</b>	<b>estepa patagonica influencia de monte</b>
SCV	EaCerroVentana	-48.99	-70.25	a	9	estepa patagonica
SER	RioEcker	-47.13	-70.86	a	3	estepa patagonica
<b>SC</b>	<b>Santa Cruz Centro</b>	<b>-48.05</b>	<b>-70.56</b>	<b>a</b>	<b>12</b>	<b>estepa patagonica</b>
SPQ	4 km W Punta Quilla s/RP 288	-50.1	-68.47	a	10	estepa patagonica
SPP	PtaPiedrabuena	-49.99	-68.55	a	1	estepa patagonica
<b>SSE</b>	<b>Santa Cruz Sureste</b>	<b>-50.05</b>	<b>-68.51</b>	<b>a</b>	<b>11</b>	<b>estepa patagonica</b>
SDB	Ea. Don Braulio, C° Tres Hermanos	-51.94	-69.57	a	5	patagonian grassland
SPA	Ea. Pali Aike: casco	-51.98	-69.75	a	2	patagonian grassland
<b>SS</b>	<b>Santa Cruz Sur</b>	<b>-51.96</b>	<b>-69.66</b>	<b>a</b>	<b>7</b>	<b>patagonian grassland</b>
<b>S4</b>		<b>-48.67</b>	<b>-68.67</b>	<b>a</b>	<b>52</b>	<b>estepa patagonica</b>
TC	CADIC	-54.82	-68.33	d	12	bosque polar magallánico
TGM	GlaciarLMartial	-54.8	-68.38	d	6	bosque polar magallánico
TE	BEnsenada	-54.85	-68.48	d	2	bosque polar magallánico
<b>TFB</b>	<b>TF Bosque</b>	<b>-54.82</b>	<b>-68.4</b>	<b>d</b>	<b>20</b>	<b>bosque polar magallánico</b>
<b>TH</b>	<b>Tierra del Fuego, EaHarberton</b>	<b>-54.82</b>	<b>-68.33</b>	<b>d</b>	<b>11</b>	<b>bosque polar magallánico</b>
TRM	Tierra del Fuego, PuestoRioMilna	-54.61	-67.54	d	4	ecotono bosque - estepa
TLK	Tierra del Fuego, LagunaKosovo	-54.62	-67.43	d	1	bosque polar magallánico
<b>TEC</b>	<b>TF Ecotono</b>	<b>-54.61</b>	<b>-67.48</b>	<b>d</b>	<b>5</b>	<b>ecotono bosque - estepa</b>
<b>T5</b>		<b>-54.75</b>	<b>-68.07</b>	<b>d</b>	<b>36</b>	<b>bosque polar magallánico</b>
<b>TRML</b>	<b>Tierra del Fuego, RioGrandeEaMariaLuisa</b>	<b>-54.49</b>	<b>-66.41</b>	<b>ac</b>	<b>9</b>	<b>pastizal patagónico</b>
<b>TRSM</b>	<b>Tierra del Fuego, RioGrandeEaSanMartin</b>	<b>-53.32</b>	<b>-68.41</b>	<b>a</b>	<b>11</b>	<b>pastizal patagónico</b>
<b>TRSJ</b>	<b>Tierra del Fuego, RGSanJulio</b>	<b>-53.81</b>	<b>-68.5</b>	<b>a</b>	<b>7</b>	<b>pastizal patagónico</b>
TCA	Tierra del Fuego, CañadonAlfa	-52.71	-68.59	a	2	pastizal patagónico
TPB	Tierra del Fuego, PuestoBeta	-52.73	-68.56	a	5	pastizal patagónico
<b>TFP</b>	<b>TF Pastizal</b>	<b>-52.72</b>	<b>-68.57</b>	<b>a</b>	<b>7</b>	<b>pastizal patagónico</b>
<b>T6</b>		<b>-53.59</b>	<b>-67.97</b>	<b>a</b>	<b>34</b>	<b>pastizal patagónico</b>









sp	proc	hap	secuencia de sitios variables (101 a 148)	n
<i>Abrothrix olivaceus</i>	chile norte	Hap 1	C T C T G T T T T C C A A A T A C T T C C C C A C T A G G T C C C T T T A T A C T A A C C C A C	1
		Hap 2	.	1
		Hap 3	. . . . . T . . . . .	1
		Hap 4	. . . . . T . . . . .	1
		Hap 5	. . . . . T . . . . . T A . . . . . C . . . . .	1
		Hap 6	. . . . . T . . . . . C . . . . .	2
		Hap 7	. . . . . C T . . . . .	1
		Hap 8	. . . . . T . . . . .	1
		Hap 9	. . . . . C T . . . . .	1
	Hap 10	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	43	
	Hap 11	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	15	
	Hap 12	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	36	
	Hap 13	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 14	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	6	
	Hap 15	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 16	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	2	
	Hap 17	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	26	
	Hap 18	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	1	
	Hap 19	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 20	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 21	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	2	
	Hap 22	. . . . . C T . C . . . . . T T . . . . .	2	
	Hap 23	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	1	
	Hap 24	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . . T . . . . .	1	
	Hap 25	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	1	
	Hap 26	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 27	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	10	
	Hap 28	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	3	
	Hap 29	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . . T . . . . .	1	
	Hap 30	. . . . . C T . . . . . T T . . . . . C . . . . .	1	
	Hap 31	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	2	
	Hap 32	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	1	
	Hap 33	. . . . . C T . . . . . T T T . . . . .	1	
	Hap 34	. . . . . C T . . . . . T . . . . . C . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 35	. C . C T . . . . . T T . . . . . C . . . . .	1	
	Hap 36	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 37	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 38	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 39	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 40	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 41	. . . . . C T . . . . . T T . . . . . C . . . . .	1	
	Hap 42	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 43	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	1	
	Hap 44	. . . . . C T . . . . . T T . . . . . G . . . . .	2	
	Hap 45	. . . . . C T . . . . . T T . . . . . C . . . . .	1	
	Hap 46	. . . . . C T . . . . . T T . . . . . G . . . . .	1	
	Hap 47	. . . . . C T . . . . . T T . . . . . C . . . . .	1	
	Hap 48	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	2	
	Hap 49	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	3	
	Hap 50	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	2	
	Hap 51	. . . . . C T . . . . . T T . . . . . A . . . . .	1	
	Hap 52	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	2	
	Hap 53	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 54	. . . . . C T . G . . . . . T T . T . . . . .	1	
	Hap 55	. . . . . C T . . . . . T T . T . . . . .	1	
	Hap 56	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 57	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	3	
	Hap 58	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	3	
	Hap 59	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	
	Hap 60	. . . . . C T . . . . . T T . . . . .	1	

