



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS

Tesis para optar al título de licenciada en Ciencias Biológicas, profundización en
Ecología

**DETERMINANTES DE LOS PATRONES GEOGRÁFICOS DE
DIVERSIDAD DE LOS MAMÍFEROS CONTINENTALES NATIVOS DE
URUGUAY**

DANIELA MARTÍNEZ SANTOS

Tutor: Dr. Alejandro Brazeiro. Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto
de Ecología y Ciencias Ambientales.

Montevideo, Uruguay, 2021

Tabla de contenido

Resumen	2
Introducción	3
Materiales y métodos	6
Resultados	12
Discusión	26
Conclusiones	33
Bibliografía	33
Anexos	38

Resumen

La vida sobre la Tierra se distribuye de manera heterogénea, por lo tanto, entender qué factores generan los patrones espaciales, es un objetivo primordial de la Biogeografía y Ecología. Se han planteado numerosas hipótesis, abordando factores climáticos, de energía y heterogeneidad de hábitat como los principales mecanismos. Una de las razones por la que es difícil encontrar una única teoría se debe a que se suele tomar a todas las especies como equivalentes. En este sentido, se ha planteado una aproximación metodológica que considera explícitamente la variación interespecífica, la deconstrucción, que se basa en evaluar la riqueza en subgrupos separados en función de atributos fisiológicos o ecológicos de interés, postulando que cada grupo responde en forma diferente a las variaciones ambientales según sus características propias. El objetivo de este trabajo se enfocó en describir la variabilidad geográfica y ecomorfológica de los mamíferos continentales de Uruguay y evaluar los principales determinantes de los patrones geográficos detectados. Se emplearon bases de datos georeferenciadas de variables ambientales y presencia/ausencia de especies de los mamíferos continentales de Uruguay. Se agruparon las especies según grupos ecomorfológicos, en base a su masa corporal, hábito trófico y uso de espacio tridimensional. Se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) para modelar la riqueza total y de los grupos en función de las variables ambientales y espaciales, y se utilizó el criterio de información de Akaike para seleccionar los modelos mejor ajustados. Se identificaron 24 grupos ecomorfológicos, los cuales fueron reagrupados en 12 por razones operativas. La riqueza total presentó un patrón creciente de oeste a este del territorio. Esta variabilidad fue explicada por las variables precipitación de marzo, índice verde normalizado y balance hídrico superficial de enero, demostrando la importancia de la disponibilidad de agua y la productividad para la riqueza de mamíferos. La deconstrucción por ecotipos permitió detectar diferentes patrones espaciales de riqueza y posibles determinantes. En varios grupos se observó una gran importancia de las variables espaciales, sugiriendo la existencia de vínculos regionales con los países limítrofes. De todas formas, en varios grupos surgieron como los mejores determinantes, factores asociados a la hipótesis de agua-energía.

Palabras claves; Diversidad biológica; deconstrucción; patrones espaciales; riqueza; mamíferos.

INTRODUCCIÓN

La vida en la Tierra se encuentra distribuida de manera heterogénea, siendo esta variabilidad una de las características más universales de los ambientes (Gaston 2000, Tognelli y Kelt 2004). Encontrándose tanto áreas con alta diversidad, como áreas con escasa presencia de vida (Gaston 2000). Describir y explicar los patrones espaciales y temporales de dicha variabilidad siempre ha sido uno de los objetivos centrales de estudio de ecólogos y biogeógrafos (Gaston 2000, Plissock y Fuentes-Castillo 2011), abordando esta temática desde distintas escalas y enfoques (Nogués Bravo 2003). La importancia de conocer los factores que rigen los patrones de distribución recae en la posibilidad de estimar la riqueza en áreas sin estudiar y generar predicciones impulsadas por el cambio climático (O'Brien 1998) o la invasión de especies (Mateo et al 2011).

La diversidad no se distribuye de forma azarosa sobre la Tierra (Terribile et al 2009), ya que diferentes patrones pueden ser identificados a distintas escalas espaciales (Gaston 2000), desde globales, a regionales y locales (Whittaker et al 2001), que se mantienen a través del tiempo a pesar de la existencia de eventos como extinción, especiación y dispersión (O'Brien 1998). Pese a que algunos patrones (e.g., gradiente latitudinal) se conocen desde el siglo XVIII, la discusión sobre los factores y mecanismos explicativos continúa hasta nuestros días (Whittaker et al 2001, Hawkins et al 2003, Terribile et al 2009).

Una clara evidencia de la vigencia del interés científico por describir y explicar la heterogeneidad geográfica de la diversidad biológica es que la revista Science, en un artículo de Pennisi (2005) designó a la pregunta “¿Qué determina la distribución de las especies?” como uno de los desafíos científicos más relevantes en la actualidad, por lo que fue incluida en el listado de preguntas a responder antes del 2030 (Fløjgaard et al 2011).

Para Guisan & Zimmermann (2000), debido a la complejidad propia de la naturaleza, difícilmente se pueda explicar con una única variable que aborde todas las escalas espaciales y temporales involucradas. Sin embargo, la teoría metabólica de la ecología (Brown et al. 2004) podría llegar a brindar una respuesta general a esta pregunta central.

Las principales hipótesis explicativas de los patrones globales y regionales contemplan factores climáticos, de energía y heterogeneidad de hábitat (Tognelli y Kelt 2004). Muchos estudios apuntan a las hipótesis climáticas como la principal explicación de la variabilidad global, como la hipótesis de estabilidad climática (Klopfer 1959) que plantea que climas más estables permiten la coexistencia de un mayor número de especies, mientras que climas más variables restringen la viabilidad de muchas especies, debido a la baja tolerancia. La hipótesis de la energía, planteada por Wright (1983), hace referencia a que la energía, vista como la

productividad total de un área, mantiene la riqueza de especies. Suele ser medido por variables de productividad (como NDVI) y por la variable evapotranspiración real (AET) (Ruggiero y Kitzberger 2004, Tognelli y Kelt 2004, Currie 1991). Por lo tanto, se la conoce como la hipótesis de la productividad. La hipótesis de energía posee una segunda versión, que hace referencia a la energía total del área y no solo a la que pasa a través de la cascada trófica (vía producción primaria) (Hawkins et al. 2003). Se mide con variables como temperatura y evapotranspiración potencial (PET) (Hawkins et al. 2003, Currie 1991, Tognelli y Kelt 2004, Ruggiero y Kitzberger 2004). Esta hipótesis parece ser relevante a varias escalas, desde global a regional (Currie 1991). De la hipótesis de la energía se desprende además la teoría de la dinámica agua-energía propuesta por O'Brien (1998), que propone que es la relación entre las variables de agua y de energía, quien rige la riqueza de especies, probando en su estudio además que dicho modelo es aplicable para cualquier parte del mundo.

La hipótesis de la heterogeneidad de hábitat (MacArthur y MacArthur 1961) plantea que hábitats que presentan condiciones más complejas permiten un mayor número de nichos, posibilitando que se albergue una mayor cantidad de especies. En general se evalúa a través de la variación topográfica o como el número de ecosistemas en un área (Tognelli y Kelt 2004, Currie 1991, Ruggiero y Kitzberger 2004). Esta hipótesis parece ser más relevante a menores escalas espaciales, desde regionales a locales (Whittaker et al 2001).

En el estudio de la distribución de la biodiversidad también se contemplan a menudo hipótesis relacionadas a los eventos históricos. Debido a que la Tierra ha sufrido cambios geológicos, geográficos y climáticos a lo largo del tiempo que determinan muchos de los patrones que vemos hoy en día (Zunino y Zullini 2003). Principalmente la Hipótesis del Refugio forestal del Pleistoceno, que postula que las áreas tropicales aisladas durante las glaciaciones del Pleistoceno promovieron la especiación y expansión de las especies (Mayr y O'Hara 1986). Considerando que las regiones tropicales son las más antiguas y las que han presentado una mayor estabilidad climática a lo largo del tiempo (Antón-Pardo 2018). También dentro de los procesos históricos se postulan los fenómenos de vicarianza y la dispersión como formas de especiación. Siendo la vicarianza la especiación causada por la aparición de una barrera que fragmenta la población original, mientras que en la dispersión la especiación se da por migración de los individuos (Llorante y Morrone, 2001).

Otras teorías que han tenido bastante relevancia en el estudio de la biodiversidad son las teorías neutrales. Como la Teoría de equilibrio dinámico de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967), que postula que la riqueza de las "islas" depende de la dinámica de extinción y colonización de especies, que varía en función del área y conectividad (distancia al continente) de las islas, sin intervención de las interacciones bióticas. Por otro lado, Hubbell (2001) propone la Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía. Esta teoría asume que todos los individuos de una comunidad son neutrales, es decir que todos tienen la misma

posibilidad de reproducirse y de morir independientemente de su especie. Por lo tanto, la diversidad estaría dada por el azar. Finalmente, entre las hipótesis neutrales se encuentra también la hipótesis del efecto de dominio medio, que postula que la distribución de las especies se encuentra sujeta a los límites geográficos, y no a los gradientes climáticos, físicos o biológicos. Por lo tanto, un mayor número de especies se daría en el medio de la distribución debido a las restricciones espaciales que limitan el área de distribución de las especies (Colwell y Lees 2000).

La razón por la cual no es posible elaborar una única teoría que explique todos los patrones de distribución, puede deberse a la naturaleza de la variable respuesta, la riqueza de especies, que es una variable sintética que asume que todas las especies son ecológicamente equivalentes, cuando no es así (Marquet et al 2004). Las especies pueden poseer diferentes patrones geográficos debido a que poseen diferentes modalidades de respuesta frente a las mismas variaciones ambientales (Terribile et al 2009). Por lo tanto, algunos autores han impulsado una aproximación para el estudio de los patrones de diversidad que contempla la variabilidad entre las especies del ensamble estudiado. Marquet et al (2004) promueven la “deconstrucción” de los patrones de riqueza, que consiste en disgregar el ensamble completo en función de atributos fisiológicos o ecológicos de las especies, formando grupos que son internamente homogéneos ya que comparten algún atributo particular. De esta forma propone que la riqueza puede ser descompuesta de diversas maneras, obteniéndose así diferentes respuestas según el criterio elegido. Un ejemplo de esto es el uso de tipos ecomorfológicos, definidos en base a la masa corporal, hábito trófico y uso del espacio tridimensional, para analizar los patrones de diversidad de mamíferos (Rodríguez et al 2006).

El orden de los mamíferos presenta una distribución cosmopolita, pese a no ser uno de los grupos de vertebrados con mayor riqueza de especies, posee una gran variabilidad eco-morfológica y cumplen una variedad de roles ecológicos importantes para el ecosistema, como polinizadores, dispersores de semillas, especies ingenieras, control de otras especies, entre otros (González et al 2013, Rumiz 2010). Han colonizado la mayoría de los ambientes, desde desiertos hasta tundras, incluyendo el medio acuático. Habiendo tanto herbívoros, insectívoros, carnívoros, como omnívoros (González et al 2013, Michael Boorer 1980). Además, abarcan una gran variedad de tamaños, desde uno de los animales más pequeños del mundo, el murciélago abejorro de 2 g (*Craseonycteris thonglongyai*), hasta el animal más grande existente, la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) de 154.000 kg. (Jones y Safi 2011).

Uruguay presenta una gran biodiversidad debido a que es un territorio transicional (Brazeiro et al 2015), ya que su fisionomía vegetal no es homogénea, contando con influencias de las provincias fitogeográficas Paranaense y Chaqueña (Grela 2004). Uruguay cuenta con tres tipos principales de ecosistemas continentales: pastizales, bosques y humedales, que brindan hábitat a los mamíferos del país. Los pastizales,

que representan más del 70% del territorio nacional, son habitados por solo el 20% de los mamíferos continentales de Uruguay, mientras que los bosques (5-6% del territorio) albergan el 54% de las especies de mamíferos (González et al 2013).

Actualmente en Uruguay se reconocen 117 especies de mamíferos nativos, incluyendo a las especies extintas (González y Martínez-Lanfranco 2012), de los cuales 79 son continentales. Se han definido 72 especies como prioritarias para la conservación en Uruguay, y 60 (51%) son consideradas especies amenazadas (Soutullo et al 2013). En estudios anteriores se ha observado una alta riqueza de mamíferos continentales de Uruguay coincidente con los bordes fronterizos, disminuyendo hacia el centro del país, además se han encontrado tres centros de riqueza, referentes al norte de la Cuchilla Grande (en los departamentos de Treinta y Tres, Cerro Largo y Tacuarembó), en Cuchilla de Santa Ana y de Haedo (departamentos Tacuarembó y Rivera) y por último en el Extremo norte del litoral oeste en Artigas (Brazeiro et al 2015). Dentro de este ensamble de mamíferos continentales, existen grupos muy disímiles desde el punto de vista ecomorfológico, ya que se encuentran desde roedores de menos de 1 kg, que se alimentan de granos o plantas, hasta carnívoros terrestres y arborícolas de mediano-gran porte.

En este sentido, en esta tesis se abordan dos grandes preguntas: ¿Cómo varían los patrones geográficos entre los distintos grupos ecomorfológicos?, ¿Qué factores explican los patrones geográficos a nivel general y para los distintos grupos? El objetivo de este trabajo se enfocó en describir la variabilidad geográfica y ecomorfológica de los mamíferos continentales nativos de Uruguay y evaluar los principales determinantes de los patrones geográficos detectados, a la luz de las hipótesis de heterogeneidad de hábitat, de la productividad, de la energía ambiental, de la dinámica agua-energía y de la variabilidad climática.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en el territorio continental de Uruguay, localizado entre las latitudes 30° y 35° S, y longitudes 53°30´-58°30´O. El clima de Uruguay es templado (o subtropical), correspondiente al tipo "Cfa" de la clasificación de Koppen. La temperatura media es de 17,5°C, que varía de 20°C en el extremo Norte a 16°C en la costa atlántica. Posee una precipitación anual media de 1300 mm, aunque la cantidad de lluvia se distribuye irregularmente a lo largo de las estaciones, pudiendo ocurrir períodos de sequía en cualquier momento del año. Existe un gradiente pluviométrico N-S, con promedios de 1400 mm en el extremo norte y unos 1100 mm en la franja costera sur (INUMET).

Uruguay se caracteriza por un relieve ondulado. Aunque sin grandes accidentes geográficos posee planicies, serranías, quebradas, entre otros (Figura 1a) (Grela 2004). En cuanto a los principales ecosistemas, la pradera ocupa el 70% del territorio uruguayo, y representa el ecosistema matriz del paisaje, con una vegetación herbácea dominada por gramíneas y leguminosas. Mientras que los bosques ocupan solo el 4-5% del territorio, clasificándose en ribereño (asociado a corrientes de agua), serrano (asociado a cerros y sierras, principalmente en el este), parque (fisonomía de sabana arbolada), psamófilo (asociado a arenas costeros), de quebrada (asociado a valles profundos cavados por ríos, principalmente en el norte). Por último, los humedales representan un 4,5% del territorio y se definen como sistemas de transición entre ecosistemas acuáticos y terrestres, que se encuentran inundados gran parte del año, por lo cual a estos se asocia una fauna adaptada a condiciones de exceso hídrico. Los principales humedales del país son los bañados del Este, bañados de Farrapos, los humedales de la desembocadura del río Santa Lucía, los bañados de Carrasco y los humedales vinculados a las lagunas costeras (Achkar et al 2016). Presenta además una amplia red hidrográfica, de tipo dendrítico, con un caudal casi permanente. (Grela 2004). Destacándose como las principales cuencas, las del Río de la Plata, Océano Atlántico, Río Santa Lucía, Río Uruguay y Laguna Merín (Achkar et al 2016).

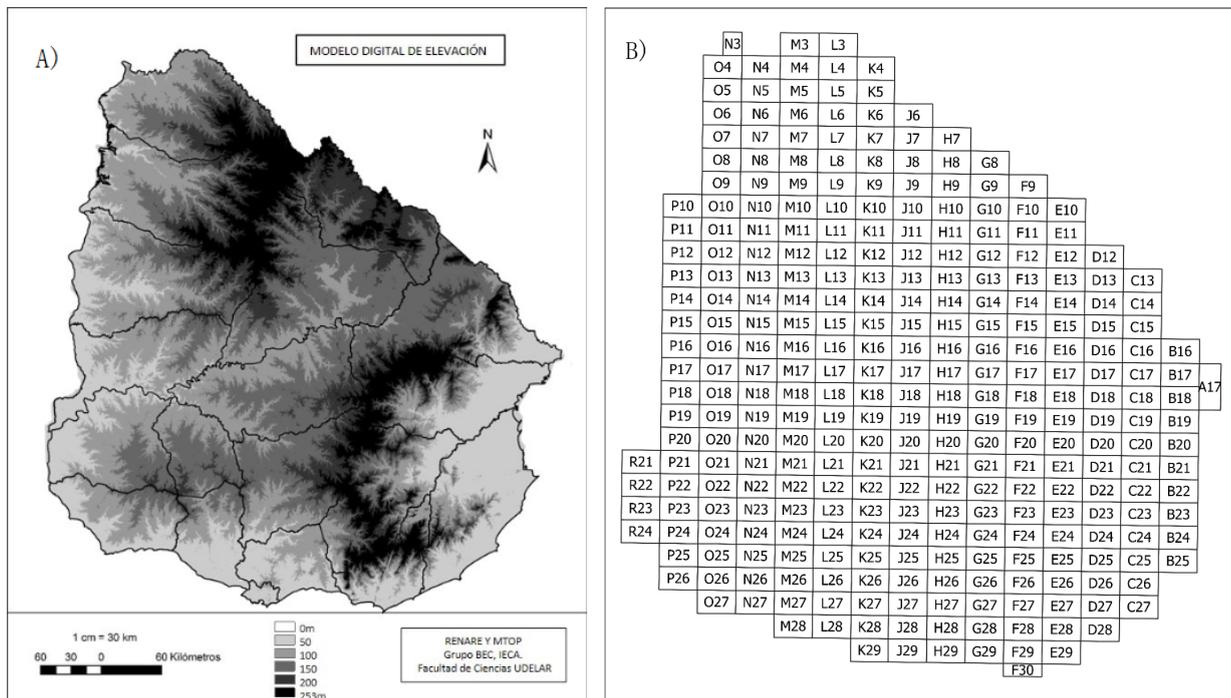


Figura 1. a) Mapa físico del territorio de Uruguay. Obtenido del grupo de Biodiversidad y ecología de la conservación (BEC), Fcien, UdelaR. b) Hoja escala 1:50000 del Servicio Geográfico Militar según el Plan Cartográfico Nacional, mostrando la grilla de 302 cuadrículas de 660 km² usada en este trabajo para el mapeo de la riqueza de especies.

Base de datos

Registro de las especies

Se utilizó la base de datos espaciales de mamíferos continentales de Uruguay (Brazeiro et al 2015). Esta base contiene información de presencias confirmadas (i.e., confirmadas por registros en colecciones) y presencias/ausencias potenciales (i.e., inferidas por especialistas a partir de la distribución conocida y los requerimientos de las especies) de 74 especies de mamíferos, en una grilla de 302 cuadrículas de 660 km² que abarca el territorio nacional, de acuerdo con el plan cartográfico nacional escala 1:50.000 (Figura 1b) (Brazeiro et al 2015).

Variables explicativas

Se utilizó una base de datos ambiental especializada en base a la grilla de 302 cuadrículas del plan cartográfico nacional, elaborada por el grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación. Esta base incluye variables climáticas, vinculadas a productividad, edáficas, topográficas y espaciales, las cuales fueron usadas para analizar las diferentes hipótesis generales de diversidad consideradas en este trabajo, según se presenta en la Tabla 1.

Tabla 1. Lista de variables ambientales a evaluar en el estudio. Se incluye información sobre tipo de variable y fuente de obtención de la información.

Categoría	Variable	Descripción	Tipo	Fuente de información
Hipótesis de variabilidad climática	CV_tmin	Coeficiente de variación de temperatura mínima	Continua	Worldclim (www.worldclim.org)
	CV_tmax	Coeficiente de variación de temperatura máxima	Continua	Worldclim
	CV_prec	Coeficiente de variación de precipitación media mensual	Continua	Worldclim
Hipótesis de la energía ambiental	Tmax1*	Temperatura máxima enero (mes más cálido)	Continua	Worldclim
	Tmax1_2*	Temperatura máxima enero al cuadrado	Continua	Worldclim
	Tmin7*	Temperatura mínima de julio (mes más frío)	Continua	Worldclim
	Tmin7_2*	Temperatura mínima de julio al cuadrado	Continua	Worldclim
	PET*	Evapotranspiración potencial	Continua	Ceroni (2013)
Hipótesis dinámica agua-energía	P3	Precipitación marzo (mes más lluvioso)	Continua	Worldclim
	P6	Precipitación junio (mes más seco)	Continua	Worldclim

	Pmin	Precipitación mínima mensual	Continua	Worldclim
	Pmed	Precipitación media mensual	Continua	Worldclim
	BHS1	Balance hídrico mensual enero	Continua	Ceroni (2013) con datos Inumet
	BHS4	Balance hídrico mensual abril	Continua	Ceroni (2013) con datos Inumet
	BHS10	Balance hídrico mensual octubre	Continua	Ceroni (2013) con datos Inumet
Hipótesis de la productividad	AET*	Evapotranspiración real	Continua	Ceroni (2013)
	NDVI*	Integral Anual del Índice Verde Normalizado	continua	Ceroni et al (2015)
Hipótesis heterogeneidad de hábitat	Alt_max	Altura máxima	Continua	IDE/MTOP
	Alt_min	Altura mínima	Continua	IDE/MTOP
	Alt_Med	Altura media	Continua	IDE/MTOP
	Alt_rango	Rango altitudinal	Continua	IDE/MTOP
	Alt_var	Varianza de la altura	Continua	IDE/MTOP
	Suelos_S	Riqueza de suelos	Conteo	Carta suelos
	Suelos_H	Diversidad de suelos (índice de Shannon&Winner)	Continua	Carta suelos
Variables espaciales	Latitud	Latitud	Continua	
	Longitud	Longitud	Continua	
	lat*long	Latitud por longitud	Continua	
	latitud ²	Latitud al cuadrado	Continua	
	longitud ²	longitud al cuadrado	Continua	
	lat ² *long ²	Latitud al cuadrado por longitud al cuadrado	Continua	

* Variables que fueron utilizadas también para la hipótesis de la dinámica de agua-energía.

Análisis de datos

Se agruparon las especies de mamíferos nativos continentales del Uruguay en categorías ecomorfológicas, en función de la masa corporal, el hábito trófico y el uso del espacio tridimensional, acorde al sistema desarrollado por Rodríguez (2004). Para cada grupo y para la riqueza total se calcularon los parámetros estadísticos como la media, la varianza, el desvío estándar, rango, mínima, máxima, el total y el coeficiente de variabilidad. También se graficó la variabilidad de los grupos ecomorfológicos obtenidos.

Se utilizó el programa QGIS (www.qgis.org) para elaborar los mapas de la distribución espacial de la riqueza para cada grupo y también para la riqueza total, según la base de datos de registros de mamíferos continentales.

Se analizó la correlación espacial entre la riqueza de especies de cada par de grupos para evaluar la posibilidad de unificar los grupos que estuvieran muy correlacionados espacialmente.

A los efectos de reducir el sobreajuste, se analizó previamente una correlación de Pearson entre las variables ambientales según tipo de variable (edáficas, de pluviosidad, de temperatura, altitud y de balance hídrico superficial). Para seleccionar aquellas que contaran con la mayor correlación con la riqueza total de especies entre las variables de su categoría. Las demás variables fueron descartadas de los posteriores análisis. Además, se realizaron correlaciones de Pearson entre pares de variables ambientales seleccionadas con las variables espaciales básicas (lat, long, lat*long), para detectar posibles correlaciones que deban ser consideradas en la interpretación de los resultados de la modelación.

A los efectos de considerar posibles relaciones no lineales de los factores ambientales, se consideraron los términos cuadráticos en el proceso de modelación.

La variabilidad geográfica de la riqueza total y de cada grupo ecomorfológico, se modeló en función de variables ambientales y espaciales mediante el ajuste de modelos lineales generalizados (GLM). Esta aproximación permite modelar otros tipos de distribuciones del error y la variable respuesta, que no sean necesariamente normales. En este caso, la variable respuesta (Riqueza de especies) es de conteo, y por lo tanto se utilizó una distribución de tipo Poisson y una función de ligadura de tipo logarítmica $g(\mu) = \log(\mu)$ (Quinn y Keough 2002).

Para elegir el modelo que mejor se ajusta a los datos, se compararon los modelos en base al criterio de información de Akaike (AIC), seleccionando aquellos con menor valor, para identificar el modelo mejor ajustado a los datos y de menor complejidad (Martínez et al 2009). También se tuvo en cuenta la devianza de los modelos a la hora de seleccionar los mismos, ya que proporciona una medida de la variabilidad explicada por el modelo (Quinn y Keough 2002). Los modelos se realizaron utilizando los programas Infostat y SPSS.

Se analizó también la sobredispersión de los modelos seleccionados como un indicador de bondad de ajuste a los modelos Poisson, ya que esta distribución asume que el valor de la varianza es igual a la media, y la sobredispersión puede aparecer debido a un mal diseño del muestreo, o a la falta de un predictor relevante (Palmer et al 2007). Para esto, se dividió la devianza sobre los grados de libertad. Los valores mayores a 2,5 indican sobredispersión (Di Rienzo et al 2017).

Finalmente, se analizó la autocorrelación espacial de los residuos de los modelos

ajustados y se calculó el Índice de Moran con el programa GeoDa (<https://geodacenter.github.io/>), utilizando una matriz de contigüidad con criterio de vecindad de Reina de primer orden (Siabato y Guzmán-Manrique 2019). Este análisis permite evaluar si persiste alguna estructura espacial en los residuos, que refleje la falta de independencia en los datos, tal como asumen los métodos estadísticos tradicionales (Legendre y Fortin 1989). En el caso de presencia de autocorrelación espacial, se incluirán factores espaciales en el modelo antes de considerar factores ambientales, con el fin de dar cuenta de la estructura espacial (autocorrelación). Esto se realizará mediante un análisis de tendencia espacial (Legendre 1993), que consiste en ajustar en primer lugar regresiones lineales múltiples con las siguientes variables espaciales: Latitud, Longitud, Latitud², Longitud², Lat*Long, Lat²*Long, Long²*Lat, Latitud³ y Longitud³. Luego, los valores predichos por estos modelos puramente espaciales se incluyen como una variable espacial, antes de evaluar la inclusión de factores ambientales.

RESULTADOS

Segregación del ensamble de mamíferos en grupos ecomorfológicos

El análisis de la variabilidad ecomorfológica del ensamble de mamíferos continentales de Uruguay permitió identificar 24 tipos ecomorfológicos, o ecotipos (Tabla 2). A los efectos de estudiar los patrones de riqueza de especies, y considerando el bajo número de especies en algunos tipos, se decidió reagrupar los ecotipos en 12 grupos ecomorfológicos mayores (Tabla 2).

El grupo I contiene tres ecotipos de carnívoros terrestres de diferente tamaño: grandes (CTG), representado por la especie de la familia Felidae de mayor tamaño del país; medianos (CTM) representado por un felino; y pequeños (CTP), con dos especies de la familia Felidae, un Mustelidae y una especie de Didelphidae. El yaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), integrante de este grupo, no fue incluido en el análisis geográfico de la riqueza del grupo I, debido a que su distribución en el país es poco conocida. El grupo II está conformado por dos ecotipos también de carnívoros escansoriales o arborícolas: escansoriales pequeños (CEP), representado por un felino; y arborícolas pequeños (CAP) representado también por una especie de felino. El grupo III está formado por dos ecotipos de carnívoros semiacuáticos: los medianos (CSAM) representados por una especie de la familia Mustelidae; y los pequeños (CSAP), formado por una especie de la familia Didelphidae. El grupo IV está conformado solo por los herbívoros terrestres grandes (HTG) conformado por cuatro especies de la familia Cervidae (dos de estas exóticas, las cuales serán excluidas del modelo), un roedor de la familia Cuniculidae y una especie exótica de la familia Bovidae la cual tampoco será utilizada en el análisis. El grupo V incluye al ecotipo de los herbívoros terrestres pequeños (HTP) formado por seis especies de roedores. El grupo VI posee tres ecotipos de herbívoros semiacuáticos: grandes (HSAG) representado por un roedor; medianos (HSAM) por una especie de roedor; y pequeños (HSAP) por dos especies de roedores. El grupo VII posee dos ecotipos de herbívoros arborícolas: medianos (HAM) representado por una especie de roedor; y pequeños (HAP) representado también por una especie de roedor. El grupo VIII está conformado únicamente por el ecotipo de insectívoros terrestres medianos (ITM) que posee cuatro especies del orden Cingulata. El grupo IX está formado por dos ecotipos de insectívoros escansoriales: pequeños (IEP) con cuatro especies de la familia Didelphidae; y medianos (IEM) con una especie del orden Piloso. El grupo X formado por dos ecotipos de omnívoros terrestres: grandes (OTG) representado por una especie de cánido y una especie exótica de la familia Suidae que no será incluida en el análisis; y medianos (OTM) representado por dos especies de cánidos y una especie de la familia Mephitidae. El grupo XI está formado por solo un ecotipo, el de los omnívoros terrestres pequeños (OTP) con once especies de roedores (dos de estos exóticos, los cuales serán excluidos del modelo) y una especie de didélfido. Por último, el grupo XII está conformado por tres ecotipos de omnívoros: escansoriales medianos

(OEM) representado por una especie de didélfido y dos especies de la familia Procyonidae; arborícolas pequeños (OAP) compuesto por un roedor; y arborícolas medianos (OAM) con una especie del orden primate (*Alouatta caraya*) recientemente registrada para el país por lo que no cuenta con datos suficientes para ser incluida en el análisis.

Tabla 2. Categorías ecomorfológicas de los mamíferos continentales de Uruguay con sus respectivas especies, código utilizado y grupos que serán utilizados en el estudio. Pesos de las especies obtenidos de González y Martínez-Lanfranco (2012).

Ecotipo			
Nombre	Cód	Especies	Grupo
1) Carnívoros terrestres grandes (peso > 30 kg, que se desplazan, consiguen alimento y refugio mayoritariamente en el medio terrestre)	CTG	<i>Puma concolor</i> (Puma): 36-103kg	Carnívoros terrestres (Grupo I)
2) Carnívoros terrestres medianos (Peso entre 6-15 kg)	CTM	<i>Leopardus pardalis</i> (Ocelote): 7-15kg	
3) Carnívoros terrestres pequeños (Peso < 5 kg)	CTP	* <i>Herpailurus yagouaroundi</i> (Yaguarundí): 5kg aprox. (Grattarola et al 2016). <i>Leopardus braccatus</i> (Gato del pajonal): 3-5kg <i>Galictis cuja</i> (Hurón): 2-3kg <i>Lutreolina crassicaudata</i> (Comadreja colorada grande): 300-800g	
4) Carnívoros escansoriales pequeños (Peso < 6 kg, que se desplazan, consiguen alimento y refugio tanto en el medio terrestre como arborícola)	CEP	<i>Leopardus geoffroyi</i> (Gato montés): 3-6kg	Carnívoros escansoriales y arborícolas (Grupo II)
5) Carnívoros arborícolas pequeños (Peso < 6 kg, que se desplazan, consiguen alimento y refugio mayoritariamente en el medio arborícola)	CAP	<i>Leopardus wiedii</i> (Margay): 3-5kg	
6) Carnívoros semiacuáticos medianos (Peso entre 5-15 kg)	CSAM	<i>Lontra longicaudis</i> (Lobito de río): 5-15kg	Carnívoros semiacuáticos (Grupo III)
7) Carnívoros semiacuáticos pequeños (Peso <5kg)	CSAP	<i>Chironectes minimus</i> (Yapoc): 500-800g	
8) Herbívoros terrestres grandes	HTG	<i>Mazama gouazoubira</i> (Guazubirá): 13-20kg	Herbívoros terrestres grandes

(Peso > 10 kg, que se alimentan de vegetación terrestre)		<i>Ozotoceros bezoarticus</i> (Venado de campo): 25-35kg <i>Cuniculus paca</i> (Paca): 6-13 kg * <i>Axis axis</i> (Ciervo axis): 50-95 kg (exót.) * <i>Dama dama</i> (Gamo): 60-90 kg (exót.) * <i>Capra hircus</i> (Cabra): 40-90 kg (exót.)	(Grupo IV)
9) Herbívoros terrestres medianos (Peso entre 1-10 kg)	HTM	* <i>Lepus europaeus</i> (Liebre): 2,5-10kg (exót.)	
10) Herbívoros terrestres pequeños (Peso < 1 kg, que se alimentan de plantas y semillas mayoritariamente en el medio terrestre)	HTP	<i>Reithrodon typicus</i> (Rata conejo): 60-105g <i>Cavia aperea</i> (Aperéa): 300-795g <i>Cavia magna</i> (Aperéa de dorso oscuro): 40-700g <i>Ctenomys torquatus</i> (Tucu-tucu): 170-303g <i>Ctenomys pearsoni</i> (Tucu-tucu de Pearson): 165-300g <i>Ctenomys rionegrensis</i> (Tucu-tucu de Río Negro): 120-180g	Herbívoros terrestres pequeños (Grupo V)
11) Herbívoros semiacuáticos grandes (Peso > 10 kg)	HSAG	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> (Carpincho): 30-75kg	Herbívoros semiacuáticos (Grupo VI)
12) Herbívoros semiacuáticos medianos (Peso entre 1-10 kg)	HSAM	<i>Myocastor coypus</i> (Nutria): 4-8kg	
13) Herbívoros semiacuáticos pequeños (Peso <1 kg)	HSAP	<i>Holochilus vulpinus</i> (Rata chica de agua): 250-455g <i>Lundomys molitor</i> (Rata grande de agua): 250-490g	
14) Herbívoros arborícolas medianos (Peso entre 1-10 kg)	HAM	<i>Sphiggurus cf. spinosus</i> (Coendú): 1,5-2,5kg	Herbívoros arborícolas (Grupo VII)
15) Herbívoros arborícolas pequeños (Peso <1 kg)	HAP	<i>Wilfredomys oenax</i> (Rata de hocico ferrugíneo): 34-62g	
16) Insectívoros terrestres medianos (Peso >1 kg)	ITM	<i>Dasyus hybridus</i> (Mulita): 1-2kg <i>Dasyus novemcinctus</i> (Tatú): 4-6kg <i>Euphratus sexcinctus</i> (Peludo): 3-7kg <i>Cabassous tatouay</i> (Tatú de rabo blando): 5-12kg	Insectívoros terrestres (Grupo VIII)
17) Insectívoros escansoriales pequeños (Peso <1 kg)	IEP	<i>Cryptonanus cf. chacoensis</i> (Marmosa): 10-34g <i>Cryptonanus sp.</i> (Marmosa) <i>Gracilinanus sp.</i> (Marmosa) <i>Thylamys sp.</i> (Marmosa)	Insectívoros escansoriales (Grupo IX)
18) Insectívoros escansoriales medianos (Peso > 1 kg)	IEM	<i>Tamandua tetradactyla</i> (Tamanduá): 5-10kg	

19) Omnívoros terrestres grandes (Peso > 10 kg)	OTG	<i>Chrysocyon brachyurus</i> (Aguará guazú): 20-25kg * <i>Sus scrofa</i> (Jabalí): 100-300kg (exót.)	Omnívoros terrestres grandes y medianos (Grupo X)
20) Omnívoros terrestres medianos (Peso entre 1-10 kg)	OTM	<i>Conepatus chinga</i> (Zorrillo): 1-3kg <i>Cerdocyon thous</i> (Zorro perro): 4-9kg <i>Lycalopex gymnocerus</i> (Zorro gris): 4-8kg	
21) Omnívoros terrestres pequeños (Peso < 1 kg. Se alimentan de plantas, invertebrados y vertebrados pequeños en el medio terrestre)	OTP	<i>Akodon azarae</i> (Ratón de campo): 22-46g <i>Akodon reigi</i> (Ratón de monte): 20-61g <i>Deltamys kempi</i> (Ratón Aterciopelado): 18-32g <i>Necomys obscurus</i> (Ratón oscuro): 30-80g <i>Oxymycterus nasutus</i> (Ratón hocicudo): 50-120g <i>Oxymycterus josei</i> (Ratón hocicudo de José): 50-120g <i>Scapteromys tumidus</i> (Rata de pajonal): 108-210g <i>Oligoryzomys flavescens</i> (Ratón colilargo chico): 18-39g <i>Calomys laucha</i> (Laucha de campo): 9-15,5g <i>Monodelphis dimidiata</i> (Comadreja colorada chica): ♂ 100-150g y ♀ 30-70g * <i>Mus musculus</i> (Ratón doméstico): 15-36g (exót.) * <i>Rattus rattus</i> (Rata negra): 80-200g (exót.)	Omnívoros terrestres pequeños (Grupo XI)
22) Omnívoros escansoriales medianos (Peso entre 1-10 kg)	OEM	<i>Procyon cancrivorus</i> (Mano pelada): 6-10kg <i>Didelphis albiventris</i> (Comadreja mora): 1-2kg <i>Nasua nasua</i> (Coatí): 4-8kg	Omnívoros escansoriales y arborícolas (Grupo XII)
23) Omnívoros arborícolas pequeños (Peso < 1 kg. Se alimentan de plantas, invertebrados y vertebrados pequeños en el medio arborícola)	OAP	<i>Oligoryzomys nigripes</i> (Ratón colilargo grande): 25-52g	
24) Omnívoros arborícolas medianos (Peso entre 1-10 kg)	OAM	* <i>Alouatta caraya</i> (Mono aullador)	

* Especies no consideradas en los grupos conformados para analizar los patrones espaciales, por tratarse de especies exóticas o especies recientemente registradas en el país, cuya distribución es poco conocida por el momento.

La variabilidad de la riqueza de especies por ecotipo se presenta en la figura 2. El ecotipo representado con más especies fue el de omnívoros terrestres pequeños (OTP), con 12 especies (de las cuales 2 son introducidas), seguido por herbívoros terrestres pequeños (HTP) y grandes (HTG) con 6 especies cada uno, de las cuales

3 de HTG son introducidas. Algunos ecotipos presentaron una diversidad media (3-4 especies), tales como carnívoros terrestres pequeños (CTP), e insectívoros medianos (ITM) y escansoriales pequeños (IEP), y omnívoros medianos escansoriales (OEM) y terrestres (OTM). La gran mayoría de los ecotipos presentaron solo una especie, y unos pocos 2 (Figura 2).

Mientras que en la figura 3 se muestra el número de especies nativas en los 12 grupos formados, donde se observó que el grupo que más especies presentó fue el XI con un total de 10 especies, y los grupos que menos especies presentaron fueron II, III y VII con cada uno 2 especies.

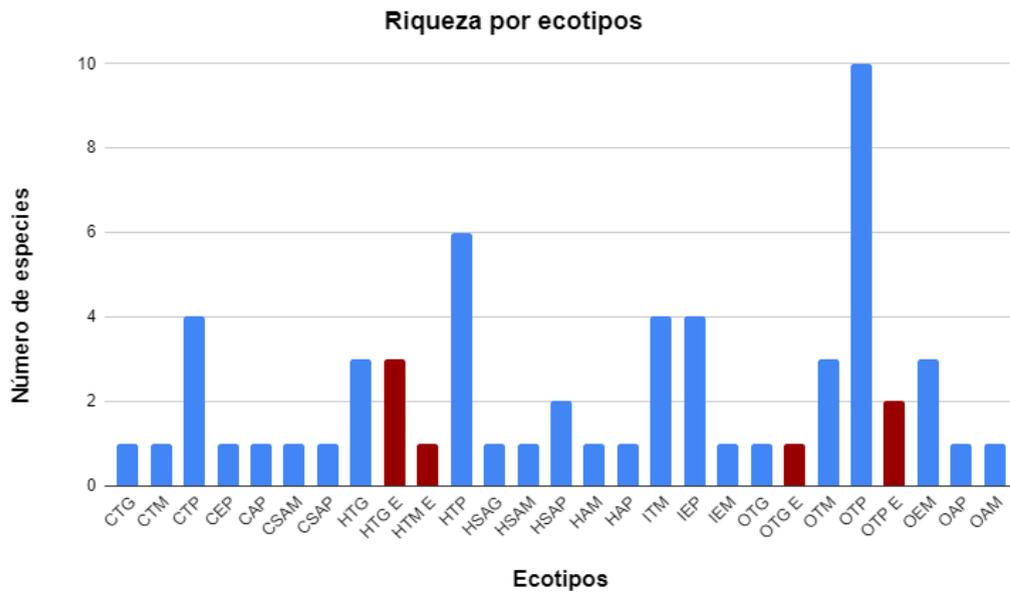


Figura 2. Riqueza de especies de los 24 tipos ecomorfológicos de mamíferos continentales de Uruguay, discriminando entre especies nativas (azul) y exóticas (rojo).



Figura 3. Riqueza de especies de los 12 grupos de los mamíferos continentales nativos de Uruguay. Grupo I) carnívoros terrestres, II) carnívoros escansoriales y arborícolas, III) carnívoros semiacuáticos, IV) herbívoros terrestres grandes, V) herbívoros terrestres pequeños, VI) herbívoros semiacuáticos, VII) herbívoros arborícolas, VIII) insectívoros terrestres, IX) insectívoros escansoriales, X) omnívoros terrestres grandes y medianos, XI) omnívoros terrestres pequeños y XII) omnívoros escansoriales y arborícolas.

Variación geográfica de la riqueza de mamíferos por grupo ecomorfológico

La riqueza total de mamíferos presentó una moderada variación geográfica, entre un mínimo de 24 y un máximo de 38 especies, con una media de 29,4 (desvío estándar: 3,1) (Tabla 3). Se observa un patrón general con tres bandas longitudinales de riqueza, con valores intermedios en el litoral oeste y extremos norte y sur, baja riqueza en la zona central del país, y la mayor riqueza en la franja este. En particular se detectó un marcado núcleo de alta riqueza sobre el departamento de Cerro Largo en el este del país, con 36-38 especies representadas de las 51 especies de mamíferos consideradas en este estudio (Figura 4). Sobre los departamentos de Maldonado, Treinta y Tres, Rivera, Tacuarembó y Rocha se pudieron observar también altos niveles de riqueza con hasta 33-35 especies representadas.

Los patrones geográficos de riqueza por grupo ecomorfológico se presentan en la figura 5. Si bien varios grupos exhibieron una tendencia general similar a la del ensamble total de especies, en particular el gradiente creciente de oeste a este, algunos grupos presentaron particularidades. Como ejemplo de dichas particularidades se puede observar en el mapa del grupo XI una mayor riqueza en la franja costera sur, en el grupo XII mostró mayor riqueza en la mitad norte del territorio, en el grupo X se observa mayor riqueza en 3 áreas próximas a áreas SNAP, mientras que en el grupo III y VI casi no presentan variabilidad geográfica, ya que posee especies de amplia distribución que ocupan todo el país.

Tabla 3. Descriptores estadísticos de la riqueza de especies de la riqueza total de mamíferos nativos continentales de Uruguay y de los grupos ecomorfológicos. Se presentan valores totales y por grupo ecomorfológicos. CV (%): coeficiente de variación.

	Grupo ecomorfológico												
	Riqueza total	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Total	51	5	2	2	3	6	4	2	4	5	4	10	4
Máximo	38	4	2	2	2	5	4	2	4	4	4	9	4
Mínimo	24	2	1	1	0	2	3	0	1	0	2	4	3
Rango	14	2	1	1	2	3	1	2	3	4	2	5	1
Media	29,39	2,84	1,31	1,02	0,95	3,05	3,99	0,77	3,16	0,46	3,09	5,30	3,43
Desvío estándar	3,08	0,53	0,47	0,14	0,54	0,28	0,10	0,85	0,54	0,72	0,32	1,23	0,50
CV (%)	10	19	35	14	57	9	2	110	17	156	11	23	14

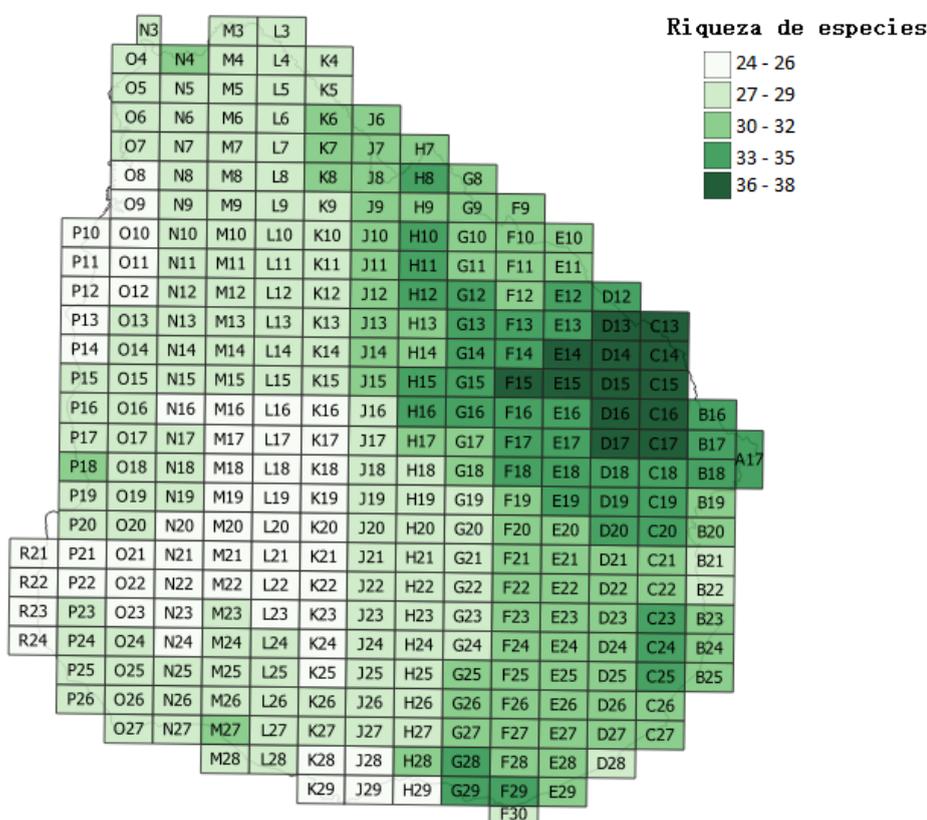


Figura 4. Variabilidad geográfica de la riqueza total de los mamíferos nativos continentales de Uruguay para las 302 cuadrículas (hoja 1:50000 del Servicio Geográfico Militar del Plan Cartográfico Nacional).

En el caso de los **carnívoros terrestres (I)**, se observa una distribución bastante heterogénea, con diversos núcleos de riqueza de especies. La riqueza media por cuadrícula es de 2,8 especies, con un rango de 2 a 4 especies. Los mínimos se observaron tanto en el norte como en el departamento de Montevideo. Los

carnívoros escansoriales y arborícolas (II) mostraron una mayor riqueza en el este y sureste del territorio donde se encontraron registros para ambas especies del grupo, presentaron una media de 1,3 especies. Los **carnívoros semiacuáticos (III)** mostraron una media de 1,0 debido a la baja coherencia en su distribución, ya que una especie presenta una amplia distribución en el territorio mientras que la otra posee una distribución reducida en el noreste del territorio.

En cuanto al grupo de los **herbívoros terrestres grandes (IV)**, presentaron un valor de riqueza bajo, con una media de menos de una especie por cuadrícula, llegando a haber cuadrículas donde no se encontraron registros para ninguna de las especies del grupo, como es el caso del suroeste del territorio. Además, en ninguna cuadrícula se encontraron las tres especies, sino que la máxima fue de 2 especies por cuadrícula. Sin embargo, presentan alta variabilidad (CV= 57%), y un claro gradiente creciente de suroeste a noreste. Los **herbívoros terrestres pequeños (V)** exhibieron una distribución bastante homogénea, con una riqueza de 3 especies por cuadrícula en la mayor parte del territorio, presentando solo variaciones de riqueza en el extremo sur del país, con un máximo de 5 especies y un mínimo de 2 por cuadrícula. El mapa más homogéneo obtenido pertenece al grupo de los **herbívoros semiacuáticos (VI)** que presentaron valores de 4 especies por celda para la mayor parte del territorio, exhibiendo variaciones solo en algunas celdas del extremo sur del país que presentaron 3 especies. Además, presentaron una alta riqueza, ya que, con un total de 4 especies en el grupo, presentaron una media de 4,0 especies por celda. Los **herbívoros arborícolas (VII)** representados por 2 especies de roedores, mostraron un gradiente de riqueza creciente hacia el noreste, con una media de 0,8 y un rango de 0 a 2 especies.

Los **insectívoros terrestres (VIII)** mostraron una media de 3,2 especies y una mayor riqueza hacia el este, con hasta 4 especies por cuadrícula. Sin embargo, en el extremo sur del país presentan una baja riqueza, llegando a encontrarse solo 1 especie por cuadrícula. El grupo de los **insectívoros escansoriales (IX)**, a pesar de estar conformados por 5 especies presentaron una media de tan solo 0,5 con un máximo de 4 y un mínimo de 0 especies por cuadrícula, siendo mayor está en el este del territorio. A pesar de la baja riqueza presentada por este grupo, también se pudo observar un aumento del número de especies hacia el noreste del territorio.

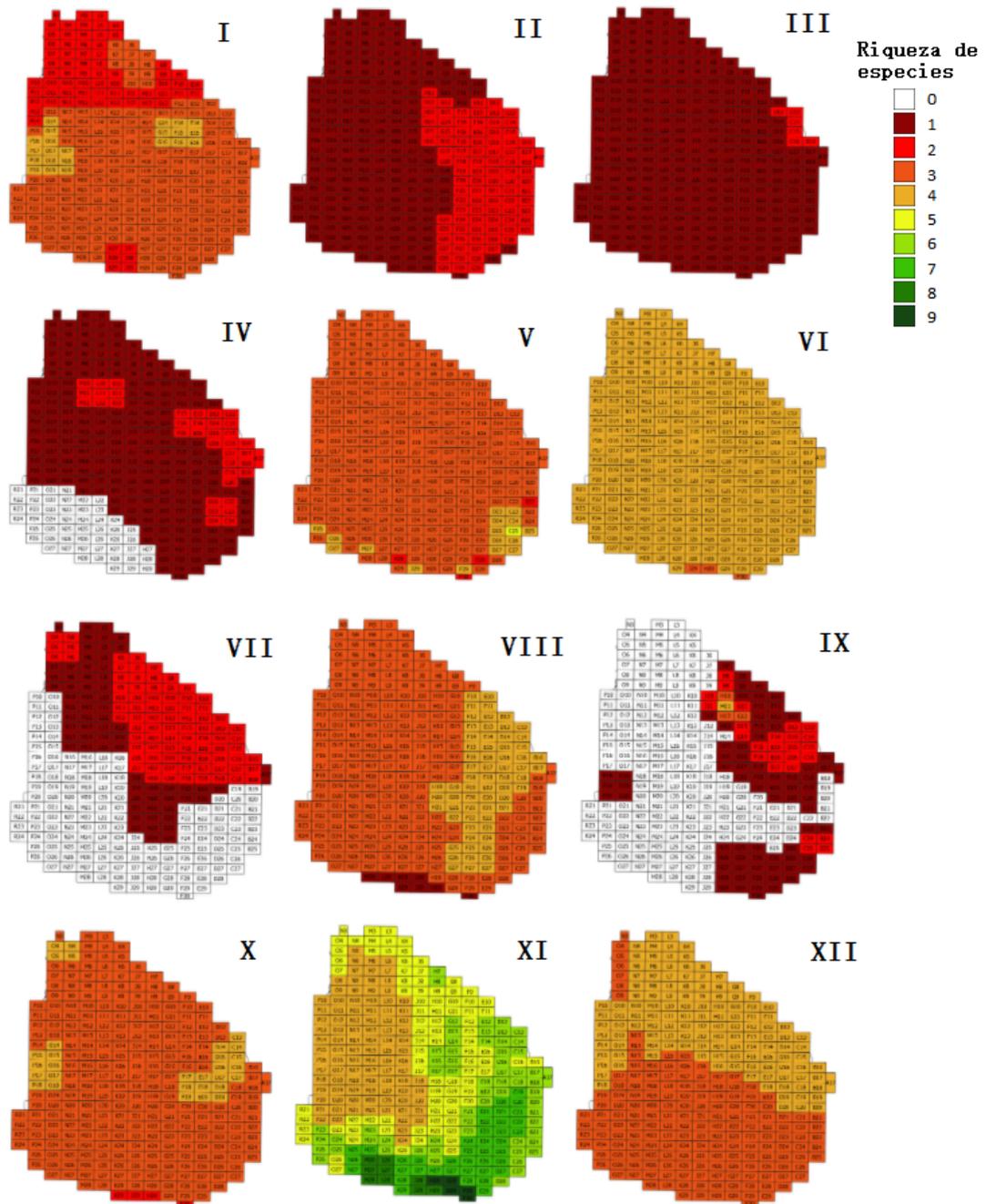


Figura 5. Mapas de riqueza de especies de mamíferos continentales nativos de Uruguay por grupo ecomorfológico (hoja 1:50000 del Servicio Geográfico Militar del Plan Cartográfico Nacional). Grupo I) carnívoros terrestres, II) carnívoros escansoriales y arborícolas, III) carnívoros semiacuáticos, IV) herbívoros terrestres grandes, V) herbívoros terrestres grandes, V) herbívoros terrestres pequeños, VI) herbívoros semiacuáticos, VII) herbívoros arborícolas, VIII) insectívoros terrestres, IX) insectívoros escansoriales, X) omnívoros terrestres grandes y medianos, XI) omnívoros terrestres pequeños y XII) omnívoros escansoriales y arborícolas.

Para los **omnívoros terrestres grandes y medianos (X)** se pudo ver un mapa muy homogéneo, con una media de 3,09 y un rango que varía de 2 a 4 especies del total de 4 especies del grupo. A pesar de la homogeneidad general, se pudo apreciar una

menor riqueza en el extremo sur, con 2 especies representadas, y además diversos núcleos de mayor riqueza tanto para el norte, como en el oeste y este del territorio donde se pudieron encontrar las 4 especies. Los **omnívoros terrestres pequeños (XI)** fueron el grupo que mayor riqueza presentó, con un total de 10 especies nativas. Exhibieron un gradiente creciente hacia el sur, con máximos en el sur de Canelones y Maldonado con 9 especies, y una baja riqueza en el centro y oeste, con un mínimo de 4 especies. El grupo presentó una media de 5,3, y un rango de 4-9 especies. Por último, los **omnívoros escansoriales y arborícolas (XII)** presentaron una mayor riqueza en la mitad norte del territorio, con una media de 3,4 y un rango de 3-4 especies, del total de 4 especies del grupo.

Se presenta en la tabla 4 los valores de la correlación de Pearson espacial entre los grupos ecomorfológicos. Se observaron correlaciones significativas entre varios grupos, pero en general fueron muy bajas. Se detectaron correlaciones relativamente altas (>0.5) solo en dos casos, entre los grupos II y IX, y entre VII y XII. En función de este resultado, se decidió modelar la distribución de cada grupo por separado, y no reagrupar.

Por otro lado, se observó que la riqueza total presentó altos valores de correlación (>0.5) con varios de los grupos, en particular con los grupos II, IV, VII, VIII y XI (Tabla 4).

Tabla 4. Matriz de correlación (Pearson) espacial de la riqueza de especies de los grupos ecomorfológicos de los mamíferos continentales nativos de Uruguay. Debajo de la diagonal se presentan las correlaciones y encima las probabilidades asociadas. Se resaltan en negrita y subrayado las correlaciones significativas consideradas altas (>0.5).

Grupo	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Riq. total
I	1	4.9E-07	0.46	0.81	0.39	0.57	1.4E-03	3.3E-04	0,01	6.2E-04	0.02	2.4E-06	1.6E-06
II	0.28	1	2.3E-04	0.00	0.01	0.24	0.01	0.00	0.00	7.0E-04	0.00	0.23	0.00
III	0.04	0.21	1	1.3E-06	0.68	0.81	3.4E-04	1.2E-04	1.9E-06	7.3E-06	0.47	4.6E-03	1.2E-10
IV	-0.01	0.44	0.27	1	0.81	0.05	0.00	0.00	7.5E-09	5.9E-05	4.5E-03	0.00	0.00
V	0.05	0.14	-0.02	0.01	1	0.77	0.01	0.92	0.06	0.44	0.01	0.01	0.02
VI	0.03	0.07	0.01	0.11	0.02	1	0.11	0.00	0.63	2.2E-09	1.3E-05	0.13	0.06
VII	-0.18	0.15	0.20	0.44	-0.15	0.09	1	3.9E-07	0.00	7.3E-05	1.5E-03	0.00	0.00
VIII	0.21	0.49	0.22	0.40	-0.01	0.40	0.29	1	1.3E-07	1.9E-12	0.61	3.2E-03	0.00
IX	0.16	<u>0.56</u>	0.27	0.32	0.11	-0.03	0.40	0.30	1	5.6E-04	1.7E-06	7.3E-07	0.00
X	0.20	0.19	0.25	0.23	-0.04	0.34	0.23	0.39	0.20	1	0.01	2.2E-05	4.5E-12
XI	0.13	0.49	0.04	-0.16	0.15	-0.25	-0.18	-0.03	0.27	-0.15	1	9.2E-07	0.00
XII	-0.27	0.07	0.16	0.47	-0.15	0.09	<u>0.64</u>	0.17	0.28	0.24	-0.28	1	1.4E-12
Riq. total	0.27	<u>0.79</u>	0.36	<u>0.56</u>	0.14	0.11	<u>0.54</u>	<u>0.58</u>	<u>0.76</u>	0.38	0.42	0.39	1

Modelación de la variabilidad espacial de la riqueza de especies

El procedimiento desarrollado para la selección de las variables ambientales a considerar como potenciales determinantes en la modelación se muestra en el Anexo A. Finalmente, se seleccionaron 7 variables ambientales independientes, 4 climáticas: Variabilidad de la temperatura máxima (CV_tmax), Precipitación media (Pmed) y del mes de marzo (P3) y balance hídrico del mes enero (BHS1); una topográfica: altura máxima (Alt_max), una edáfica: diversidad de suelos (Suelos_S), y una ligada a la productividad ecosistémica: índice verde normalizado anual (NDVI) (Tabla 5). Además de estas 7 variables, se consideraron variables espaciales ligadas a la latitud y longitud, su interacción y los términos cuadráticos de las mismas.

En la Tabla 5 se presenta la matriz de correlación de Pearson entre las variables ambientales seleccionadas y las variables espaciales básicas. Dentro de las variables ambientales se observó un alto valor de correlación positiva entre BHS1 y Pmed y también entre CV_tmax y P3, ambas correlaciones fueron significativas. Al encontrarse correlacionadas dos variables entre sí, nos indica que en caso de ingresar una a un modelo no se puede descartar que la otra variable también tenga alguna influencia. Por otro lado, las correlaciones que se observaron entre variables ambientales y espaciales fueron para la variable longitud una correlación negativa con CV_tmax y con P3. En el caso de la variable latitud se vio una correlación positiva con Pmed y también con BHS1. Por último, Lat*long tuvo una correlación positiva con CV_tmax y negativa tanto con Pmed como con BHS1. Debido a estas correlaciones encontradas, la incorporación de una variable espacial a un modelo no descarta la posible influencia de las variables ambientales correlacionadas a dicha variable espacial, así como si ingresa una variable ambiental no se puede descartar la influencia de la variable espacial asociada.

Tabla 5. Correlaciones de Pearson entre pares de las variables seleccionadas para los análisis. Debajo de la diagonal se presentan las correlaciones y encima las probabilidades asociadas. Se resaltan en negrita y subrayado las correlaciones significativas consideradas altas (>0.5).

	Longitud	Latitud	Lat*long	Suelo_S	CV_tmax	P3	Pmed	Alt_max	BHS1	NDVI
Longitud	1	3.7E-04	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	1.6E-08	0.02	0.20
Latitud	-0.20	1	0.00	2.7E-03	3.1E-10	7.9E-04	0.00	2.6E-03	0.00	0.38
Lat*long	-0.41	<u>-0.81</u>	1	0.20	0.00	0.00	0.00	4.1E-10	0.00	0.92
Suelo_S	0.14	-0.17	0.07	1	0.53	0.01	2.3E-04	0.59	0.04	0.07
CV_tmax	<u>-0.58</u>	-0.35	<u>0.68</u>	-0.04	1	0.00	3.7E-04	0.86	2.7E-08	9.6E-05
P3	<u>-0.99</u>	0.19	0.41	-0.14	<u>0.59</u>	1	0.07	2.2E-07	0.02	0.29
Pmed	0.13	<u>0.66</u>	<u>-0.69</u>	-0.21	-0.20	-0.11	1	0.00	0.00	1.1E-03
Alt_max	0.32	0.17	-0.35	0.03	-0.01	0.29	0.46	1	2.1E-08	0.00
BHS1	-0.13	<u>0.93</u>	<u>-0.79</u>	-0.12	-0.31	0.13	<u>0.69</u>	0.32	1	0.75
NDVI	0.07	-0.05	0.01	0.10	0.22	0.06	0.19	0.43	0.02	1

Los grupos III, V, VI y X no fueron modelados debido a la muy escasa variación espacial exhibida en los mapas (ver Tabla 3 y mapas en Fig. 5).

Los modelos obtenidos se presentan en la Tabla 6. En general se obtuvieron buenos ajustes, con altos porcentajes de devianza explicada ($D^2 > 50\%$), con la excepción de los modelos de los grupos I y VIII, que explican menos del 19%. Por otra parte, ninguno de los modelos ajustados presentó problemas de sobredispersión, ya que el indicador (D/gI) fue menor a 1 en todos los casos.

Se observó que los factores espaciales tuvieron un gran peso en la explicación de la distribución de las especies, ya que ingresaron en todos los modelos, menos en los pertenecientes a los grupos II y XII ni en la riqueza total. Los grupos I, IV y VIII fueron explicados sólo por variables espaciales. Mientras que, en los grupos VII, IX y XI se encontraron representadas tanto variables espaciales como variables ambientales. Por último, en los modelos de los grupos II y XII sólo entraron variables ambientales.

La riqueza total se encontró explicada únicamente por factores ambientales, NDVI, P3 y BHS1. Siendo estas variables relacionadas principalmente a la hipótesis de agua-energía.

La variable ambiental más representada en los modelos fue P3, siempre apareciendo con un coeficiente beta negativo. Haciéndose presente tanto para la riqueza total, como para los grupos II, VII y XI. Por otro lado, las variables Suelo_S y CV_tmax fueron encontradas como variables explicativas únicamente en un modelo. Mientras que las variables Alt_max y Pmed no ingresaron en ningún modelo.

Tabla 6. Modelos lineales generalizados ajustados de la riqueza total de los mamíferos continentales nativos de Uruguay y de los grupos ecomorfológicos. Se presentan las variables ingresadas a cada modelo (i.e., con efecto significativo, $p < 0.05$), sus respectivos coeficientes beta estandarizados, la devianza explicada (D^2 (%)), el valor de sobredispersión (Sobredis.), el intercepto (Interc.) y el valor de AIC.

Grupo	$D^2(\%)$	Interc.	Sobredis.	AIC	Variables ingresadas a los modelos y coeficientes beta						
Riq. total	70,66	3,377	0,094	1612,080	NDVI 0,022	P3 -0,083	BHS1 0,022				
I	18,99	1,041	0,082	911,811	Latitud -0,083						
II	64,45	0,237	0,055	682,734	P3 -0,269						
IV	61,76	-0,282	0,172	588,057	Longitud ² 186,232	Lat ² *long ² -321,419	Latitud ² 278,256	Lat*long 618,213	Latitud 556,530	Longitud 363,760	
VII	71,84	-1,405	0,331	461,361	P3 -0,242	Lat*long 24,538	Lat ² *long ² -26,858	CV_tmax 0,662			
VIII	15,85	1,149	0,088	943,879	Longitud 0,072						
IX	50,44	-1,527	0,533	399,891	Suelo_S 0,297	Longitud 1,126	Latitud 0,336	NDVI -1,492	NDVI ² 1,855		
XI	70,97	1,651	0,080	1093,262	P3 -0,110	Latitud 5,351	Latitud ² 5,453				
XII	53,30	1,228	0,033	953,452	BHS1 0,104						

El análisis de los residuos de los modelos detectó la presencia de estructura espacial. Los valores de índice de Moran obtenidos para los diferentes grupos fueron positivos y significativos, indicando presencia de autocorrelación espacial en los residuos (Tabla 7). Por lo tanto, se realizó un análisis de tendencia espacial. Sin embargo, dicho procedimiento no logró disminuir en forma considerable los valores del índice de Moran, pero redujo la incorporación de factores ambientales, por lo cual se decidió descartarlo. De tal forma, se decidió analizar y discutir los modelos previos, considerando la distribución espacial de los residuos a los efectos de intentar explicar la estructura espacial remanente, no explicada por los modelos ajustados. Para esto se realizaron mapas con la distribución de los residuos de los diferentes grupos (Anexo B).

Tabla 7. Valores del índice de Moran para los residuos de los diferentes grupos, con su significancia y valor Z.

Grupos	Índice de Moran	Valor P	Valor Z
Grupo I	0,689	0,001	23,4268
Grupo II	0,519	0,001	17,3137
Grupo IV	0,523	0,001	17,0755
Grupo VII	0,531	0,001	17,7691
Grupo VIII	0,573	0,001	18,6009
Grupo IX	0,471	0,001	15,5858
Grupo XI	0,514	0,001	16,8489
Grupo XII	0,596	0,001	19,3875
Riqueza total	0,607	0,001	19,7516

DISCUSIÓN

Este trabajo es el primero que se realiza en Uruguay donde se analiza la variabilidad ecomorfológica y la distribución geográfica de los ecotipos de mamíferos continentales de Uruguay. Se destacan cinco resultados principales: (1) Se pudo observar que a pesar de la relativamente baja diversidad taxonómica de los mamíferos continentales nativos, se identificó una alta diversidad de ecotipos, en general representados por pocas especies. (2) Los mapas realizados a partir de los grupos ecomorfológicos mostraron que los patrones geográficos de riqueza variaron entre grupos, y si bien la mayoría de los grupos presentaron patrones correlacionados entre sí, sólo dos de las 66 correlaciones pareadas posibles presentaron un valor mayor a 0,5. (3) Los determinantes de los patrones de diversidad variaron considerablemente entre los distintos grupos ecomorfológicos. (4) La hipótesis que mayor apoyo obtuvo, tanto para la riqueza total como para los diferentes grupos fue la de dinámica del agua-energía. (5) Al estudiar los grupos por separado se encontró un fuerte apoyo a las variables espaciales, dando a entender la posible existencia de un vínculo regional.

Diversidad de mamíferos a nivel de ecotipo

La agrupación de los mamíferos continentales de Uruguay en grupos ecomorfológicos demostró una gran variedad en cuanto a formas de vida, ya que se obtuvieron un total de 24 grupos. Esto muestra una gran variedad de ecotipos con respecto a la baja diversidad taxonómica, comparando con Rodríguez (2004), donde se identificaron 19 ecotipos para los mamíferos actuales de 43 comunidades de Eurasia. Los grupos ecomorfológicos fueron compuestos por especies de diferentes órdenes de mamíferos, y en general se observaron pocas especies por grupo, a excepción del grupo XI (pequeños mamíferos terrestres). Esta diferencia pudo deberse a que el grupo XI se encuentra compuesto principalmente por roedores de pequeño tamaño, concordando con el conocido patrón macroecológico que describe una relación alométrica negativa en la riqueza de especies (Brown et al. 2004).

Se encontraron muchas más especies terrestres que arborícolas y escansoriales, lo cual es concordante con el hecho de que Uruguay posee gran parte de su territorio cubierto por pastizal. También se encontraron pocas especies semiacuáticas, esperable teniendo en cuenta que los humedales ocupan solo un 4,5% del territorio.

Este estudio debería considerarse como una primera aproximación al estudio de la diversidad funcional debido a que, si bien nuestra aproximación destaca en grandes líneas los rasgos más prominentes de las especies, no toma en cuenta la variabilidad intragrupo (inter- e intraespecífica), ya que incluso los rasgos funcionales poseen variabilidad dentro de una misma especie. Por lo tanto, algunos ecotipos pueden resultar muy homogéneos internamente mientras que otros no tanto. Por ejemplo, una especie puede ser considerada carnívora, aunque también pueda alimentarse de vegetales, así como una especie puede ser considerada terrestre,

aunque también tenga la habilidad de moverse en otros hábitats (como los árboles o el medio acuático). Esta debilidad de la presente aproximación es de hecho inevitable cuando se pretende clasificar en categorías discretas la variabilidad continua de las especies, con límites que en algunos casos es muy difícil de trazar. Sin embargo, cabe destacar que su utilización posee una gran flexibilidad, rapidez, y permite agrupar especies con similitud funcional, aunque no posean similitud taxonómica, posibilitando el estudio de las semejanzas entre diferentes especies y el estudio de las comunidades (Córdova-Tapia y Zambrano 2015).

Patrones geográficos de riqueza y variabilidad ecomorfológica

Si bien los patrones geográficos de la riqueza de especies de los diferentes grupos ecomorfológicos se correlacionaron significativamente con la riqueza del ensamble total, con varios grupos los coeficientes de determinación (r^2) fueron sumamente bajos, indicando fuertes desacoples geográficos. Algo similar ocurrió con la correlación espacial entre grupos, ya que se observaron correlaciones altas ($r > 0.5$) solo en dos pares. Por un lado, entre herbívoros arborícolas (VII) y omnívoros arborícolas y escansoriales (XII), lo que resulta lógico debido a la importancia de bosques para ambos grupos. Los otros grupos altamente correlacionados, fueron los carnívoros escansoriales y arborícolas (II) y los insectívoros escansoriales (IX). En este caso, además de la similitud de la preferencia de hábitat, podría plantearse como hipótesis una relación depredador-presa, en el sentido que una oferta más diversificada de presas podría favorecer el desarrollo de una mayor riqueza de depredadores, ya que ambas especies de felinos (*Leopardus geoffroyi* y *Leopardus wiedii*) presentan mamíferos pequeños arborícolas como parte de su dieta (González y Martínez-Lanfranco 2012).

Variabilidad geográfica de la riqueza total de mamíferos

La riqueza del ensamble global mostró un claro gradiente creciente hacia el este del país, coincidiendo con estudios previos (e.g., Brazeiro et al 2008 y 2015). De acuerdo con el mejor modelo ajustado, este patrón se encontró explicado por tres variables ambientales, la pluviosidad de marzo (P3), el índice verde normalizado (NDVI) y el balance hídrico de enero (BHS1).

La variable BHS1 mostró un coeficiente positivo de 0,022, indicando que la disponibilidad de agua es un determinante importante para las especies estudiadas, sobre todo en enero (verano) ya que durante los climas más cálidos la energía es mayor y por lo tanto el agua suele ser el factor limitante. Esto es concordante con lo esperado, ya que el agua suele ser un predictor importante de la biodiversidad en los trópicos, subtropicos y zonas templadas cálidas de alta energía (Hawkins et al 2003), lo que además está en línea con el hecho de que los mamíferos utilizan agua para la termorregulación en climas cálidos (Walsberg 2000). Por otro lado, la variable P3 mostró un coeficiente de -0,083, es decir que a mayores valores de

precipitación en el mes más lluvioso (marzo), menor es la biodiversidad encontrada. Esto podría indicar que el exceso de lluvia podría afectar negativamente a la riqueza de mamíferos, posiblemente a través de perturbaciones por inundaciones. Por otro lado, se debe tener en cuenta que debido a la gran correlación negativa existente entre las variables P3 y longitud, podría ser realmente la variable espacial la que fuerce un gradiente oeste-este, posiblemente vinculado a un efecto regional relacionado con una mayor riqueza en Brasil, ya que Uruguay presenta solo un 17% de la diversidad total de mamíferos de Brasil (González et al 2013).

Mientras que la variable NDVI afectó de manera positiva (coeficiente: 0,022). El NDVI es un índice que se relaciona con la cobertura vegetal, ya que posee una gran correlación con la producción primaria neta terrestre y también con la radiación fotosintética activa absorbida (Kerr y Ostrovsky 2003, Tognelli y Kelt 2004). Esto apoya la hipótesis de productividad, que como se vio en estudios anteriores (Tognelli y Kelt 2004, Ruggiero y Kitzberger 2004), es la hipótesis que mejor explica la biodiversidad de mamíferos continentales en América del Sur, alegando a que no es la energía ambiental en sí, sino la transformación de ésta en recursos la que dirige la riqueza de los mamíferos (Ruggiero y Kitzberger 2004). Ya que se espera que la diversidad de mamíferos se encuentre asociada a la vegetación debido a que esta proporciona refugio y comida para estos animales (Andrews y O'Brien 2000). Si bien dichos estudios fueron realizados a escala continental, y las variables que afectan la riqueza varían con la escala analizada (Whittaker et al 2001), esto igualmente nos da un indicio de la importancia de la productividad para los mamíferos del país. Lo cual se encuentra en concordancia con lo antes mencionado acerca de que los bosques, a pesar de abarcar solo un 5-6% del territorio, albergan al 54% de especies de mamíferos, posiblemente porque estos hábitats son mucho más productivos que los pastizales (Andrews y O'Brien 2000).

Estas variables, antes mencionadas, muestran que la riqueza total de mamíferos podría ajustarse a la teoría de agua-energía propuesta por O'Brien (1998), así como se vio en O'Brien (2006) los mamíferos se encuentran regidos directa o indirectamente (a través de la productividad de las plantas) por la dinámica del agua-energía. Esta propuesta fue analizada por otros autores, como Hawkins et al (2003) que postula que para los animales la importancia del agua y la energía varía latitudinalmente, siendo el agua o agua-energía por lo general las variables más comunes para animales endotermos y de latitudes bajas donde la energía es mayor.

Por otro lado, la hipótesis de energía del ambiente no fue incluida en los análisis, ya que, al realizar la selección de variables a incluir en los análisis, no fueron seleccionadas variables de temperatura y PET, dado que presentaron una correlación baja con la riqueza total en comparación a otras variables. A pesar de que se esperaría que los mamíferos, al ser animales endotermos, tuviesen una relación positiva con la variable temperatura ya que a temperaturas altas estos pueden destinar su energía a crecimiento y reproducción, y no gastarla en mantener la temperatura corporal (Ruggiero y Kitzberger 2004, Hawkins et al 2003), esta

hipótesis obtuvo bajo apoyo para los mamíferos en estudios a nivel del continente sudamericano (Tognelli y Kelt 2004). Sin embargo, fuera de este continente, resultó importante para los vertebrados en Norteamérica en el estudio de Currie (1991) con la variable climática PET, hipotetizando que para los homeotermos las altas temperaturas del ambiente disminuyen el costo metabólico. También para los mamíferos de la Península Ibérica, pero en este caso es posible que se dé ya que presenta uno de los ambientes más secos y calurosos de Europa, por lo tanto, la energía ambiental puede jugar un papel más fuerte sobre los animales que allí habitan (Ferrer-Castán et al 2016).

La hipótesis de variabilidad climática, para la cual se consideró la variable CV_tmax como explicativa, no encontró apoyo. El bajo apoyo a esta hipótesis puede obedecer a que los mamíferos son capaces de soportar cambios en el clima en comparación a otros grupos de seres vivos en virtud de su capacidad de movilizarse y ah que son animales endotérmicos (Andrews y O'Brien 2000). Tognelli y Kelt (2004) y Ruggiero y Kitzberger (2004) no encontraron apoyo para esta hipótesis en su estudio de los mamíferos de Sudamérica, aunque en el caso de Ruggiero y Kitzberger (2004) sí recibió apoyo para algunos grupos al analizar los taxones por separado, demostrando la importancia de la deconstrucción para este tipo de estudios. Sin embargo, sí se vio apoyada por el estudio de Andrews y O'Brien (2000) llevada a cabo para los mamíferos en Sudáfrica, aunque Hawkins et al (2003) consideró dicho estudio como una excepción al patrón general.

Tampoco se encontró apoyo para la hipótesis de heterogeneidad de hábitat, para la cual se tomaron las variables Alt_max y Suelo_S. En el caso de la variable altitud máxima, es probable que no se haya encontrado como variable explicativa porque Uruguay carece de una gran variabilidad en su relieve, ya que si bien en el estudio realizado por Ruggiero y Kitzberger (2004) sobre los mamíferos totales del continente sudamericano se vio que la elevación era una variable influyente, se hipotetizó que este resultado se debe a la presencia de la cordillera de los Andes, además se trató de la hipótesis que menor apoyo tuvo en su estudio. Así mismo, Ferrer-Castán et al (2016) en su estudio de mamíferos de la Península Ibérica encontró mayor riqueza de especies de mamíferos en las montañas, dando a entender que, de haber una variabilidad altitudinal considerable, esta podría influir en la riqueza de mamíferos. Finalmente, al mirar otros estudios donde se analizó la heterogeneidad de hábitat, se vio que en Fløjgaard et al (2011) demostró ser una hipótesis relevante para la riqueza de mamíferos en Europa, sin embargo, para la riqueza de mamíferos en el sur de África estas variables demostraron ser poco relevantes (Andrews y O'Brien 2000). Cabe destacar que si bien entre las variables altitudinales se eligió utilizar Alt_max por su alta correlación con la riqueza total y con el resto de variables actitudinales, Alt_rango posee una mayor relación con la hipótesis de heterogeneidad, y a su vez obtuvo una alta correlación con Alt_max, evidenciando que esta variable tampoco habría sido representativa en los modelos. Sin embargo, no se descarta que el poco apoyo obtenido para la hipótesis de heterogeneidad de hábitat pueda deberse al tamaño de la grilla utilizada, ya que un

tamaño de grano más pequeño ayudaría a disminuir la heterogeneidad de las celdas dando así resultados más certeros (Wiens 1989).

Variabilidad geográfica de la riqueza por ecotipo

Se observó una variabilidad de respuesta entre los diferentes grupos, puesto que todos presentaron un conjunto diferente de variables explicativas. Demostrando que definitivamente las especies responden de manera diferente a las variables ambientales. Además, al observar los modelos donde se presentaron variables ambientales, se percibió que todos los grupos tuvieron al menos una variable ambiental en común con la riqueza total, sin embargo, no hubo ningún grupo que coincidiera por completo con el modelo obtenido para la riqueza total. Por lo tanto, se considera que la deconstrucción (Marquet et al 2004) en este caso tuvo un aporte significativo como aproximación de análisis.

Se observó que los ecotipos se encuentran explicados en gran medida por variables espaciales, a diferencia de la riqueza total que obtuvo únicamente variables ambientales en su modelo. Grupos como I, IV y VIII tuvieron únicamente variables espaciales en sus modelos.

Esta predominancia de las variables espaciales sugiere una posible relación entre la riqueza de especies y los corredores biológicos, además de un posible vínculo regional, debido a que Uruguay comparte especies con Argentina y Brasil. Ya se ha demostrado la importancia de los corredores biológicos para la fauna, en el sentido de que estos elementos lineales que conectan las regiones o los parches en el paisaje promueven la persistencia de las especies, y el aumento en el número de individuos de las poblaciones, al facilitar el traslado y la conectividad (Kollef y Naranjo 2008, Rosenberg et al 1997). Sin embargo, vale la pena recordar la fuerte correlación que existe entre las diferentes variables espaciales con algunas variables ambientales, por lo tanto, no se puede descartar completamente que estas jueguen algún papel.

Las únicas variables que no entraron en ningún modelo fueron Alt_max y Pmed, sin embargo, Pmed obtuvo una correlación positiva alta con BHS1 y con latitud, por lo tanto, no es posible descartar del todo su influencia sobre la distribución de los grupos que poseen a BHS1 o latitud como variable explicativa.

Al analizar las variables ambientales de los grupos por separado, se detectaron variables correspondientes a la disponibilidad de agua en varios grupos. La variable P3, si bien fue la variable ambiental que más se hizo presente en los modelos, lo hizo únicamente con coeficiente negativo. Además, como se comentó en la sección sobre la riqueza total, debido a la gran correlación existente entre P3 y longitud, es probable que la variable espacial posea un mayor peso en este caso. Por último, la variable BHS1 solo entro en el modelo del grupo XII, aunque dada la alta correlación entre dicha variable con las variables espaciales latitud y lat*long, no se puede descartar su influencia también en los grupos donde dichas variables forman parte del modelo. Principalmente con la variable latitud, con la cual posee una correlación

de 0,93 y dicha variable se encontró presente en los grupos I, IV, IX y XI. Por lo tanto, no se puede descartar que la disponibilidad de agua juegue un papel en la riqueza de los diferentes grupos.

A diferencia de lo obtenido para la riqueza total, la hipótesis de productividad, al estudiar los grupos por separado, sólo encontró apoyo para el grupo IX (insectívoros escansoriales). Por lo tanto, en cuanto a la relación agua-energía, se encontró mayor apoyo a la disponibilidad de agua que a la energía para la mayoría de los grupos, coincidiendo con el resultado de Hawkins et al (2003), respecto a la importancia de la disponibilidad del agua en las latitudes bajas.

La hipótesis de la variabilidad climática sólo recibió apoyo para el grupo VII, con un coeficiente positivo de 0,662 para la variable CV_tmax. Sin embargo, esta variable posee alta correlación con variables espaciales (longitud y lat*long), por lo tanto, esta variable puede ser también un factor importante para aquellos grupos que poseen dichas variables espaciales como explicativas.

Por otro lado, la hipótesis de heterogeneidad de hábitat resultó ser poco explicativa pues la variable Alt_max no ingresó como variable explicativa para ningún grupo. Además, la segunda variable asociada a la heterogeneidad de hábitat utilizada en este estudio, la variable edáfica Suelo_S, sólo se encontró presente en el modelo del grupo IX (insectívoros escansoriales). Este grupo posee una distribución restringida en el país, por lo tanto, se relaciona con el resultado de Ruggiero y Kitzberger (2004), que encontraron que esta hipótesis sólo tendría importancia sólo en los mamíferos con distribución restringida e intermedia, ya que los factores ambientales suelen afectar más a pequeña escala (Ruggiero y Kelt 2004).

Al observar cómo difirieron las variables que se hicieron presentes en los modelos de riqueza total y al desglosar dicha riqueza en los diferentes grupos ecomorfológicos, se puede concluir que la deconstrucción es una herramienta necesaria para estudios de variabilidad espacial, y permite conocer mejor cómo afecta a cada grupo por separado según su tamaño, alimentación y uso del hábitat. Ejemplos de estudios anteriores donde se utilizó esta modalidad son Andrews y O'Brien (2000) donde la deconstrucción para los mamíferos del sur de África, según tamaño, dieta y distribución espacial, mostró diferencias significativas en las variables determinantes de los diferentes grupos formados. Así también se vio en la deconstrucción realizada por Fløjgaard et al (2011) en los mamíferos europeos, encontrando resultados diferentes para ambos grupos utilizados. Otro ejemplo de deconstrucción, en este caso en serpientes de la familia Viperidae, es Terribile et al (2009) que observó diferencias en las variables que determinan los patrones en los diferentes grupos.

Análisis de la autocorrelación espacial

Como se vio en el análisis, aún persiste algo de autocorrelación espacial en los modelos finales, ya que el supuesto de independencia espacial de los datos de los modelos estadísticos no estaría soportado por la teoría ecológica, que supone que los elementos cercanos son más factibles de ser influenciados por los mismos procesos (Miller et al. 2005, Legendre y Fortin 1993). Por lo tanto, se analizaron de forma preliminar y cualitativa los mapas de residuos para observar a qué puede deberse esta diferencia entre los valores reales y los obtenidos. Si bien los residuos no presentaron valores altos, a excepción de los grupos VII, VIII y IX.

Una de las razones por la cual puede presentarse más riqueza de la que percibe el modelo, puede ser por dinámica metapoblacional, es decir algunas especies ocurren en localidades poco favorables debido a migraciones de individuos desde las poblaciones fuente hacia las poblaciones sumidero (Pulliam 1988). Además, en algunos mapas de residuos se observó cierta asociación con posibles corredores biológicos. Por ejemplo, en el mapa de riqueza total se puede observar que las áreas con mayores valores coinciden con el Valle del río Uruguay, Valle del Río Negro, y el corredor Costero Platense Atlántico identificados por Gutiérrez et al (2012). En el caso del corredor valle del Río Negro, es un pasaje de ingreso de especies por el Sur de Brasil (Gutiérrez et al 2012) incrementando lo observado en los modelos de la importancia del vínculo regional en la distribución de especies en nuestro país. Otro ejemplo de esto es lo ocurrido con la distribución del mapa del grupo VIII, la cual puede deberse a que el tatú de rabo blando posee una distribución coincidente con el corredor de Sierra del Este, que es un conector de gran importancia en la región (Gutiérrez et al 2012), mientras las otras especies del grupo tienen una distribución considerablemente amplia en todo el territorio.

Otra opción a la persistencia de la autocorrelación podría deberse a que los procesos físicos, los factores históricos y las interacciones entre especies pueden afectar la estructura espacial tanto de las variables ambientales como de las especies (Ruggiero y Kitzberger 2004, Legendre y Fortin 1993). En el caso de los factores históricos, los cuales no fueron considerados en el estudio, se cree que tanto los eventos del pasado, como las variables climáticas y geográficas de ese entonces, tienen repercusión en las distribuciones de las especies en el presente (Terribile et al 2009). Incluso en varios estudios se constató que los sucesos históricos influyen en la riqueza de mamíferos (e.g., Ferrer-Castán et al 2016, Fløjgaard et al 2011).

Por otra parte, no debe olvidarse que las actividades humanas pueden afectar la distribución de las especies, las cuales no fueron evaluadas en el estudio. La caza, introducción de especies exóticas, destrucción de hábitat y la contaminación, han sido señaladas como las principales presiones sobre los mamíferos del país (González y Martínez-Lanfranco 2012).

CONCLUSIONES

En el presente estudio se describió la variabilidad geográfica de los mamíferos continentales nativos de Uruguay, tanto de la riqueza total como de los diferentes grupos ecomorfológicos encontrados. Si bien varios grupos ecomorfológicos siguieron el patrón del ensamble general, una tendencia creciente de oeste a este, y compartieron los principales determinantes, otros grupos presentaron patrones y determinantes diferentes. En este sentido, la deconstrucción permitió reconocer patrones, y posibles determinantes, que no se detectaron en los análisis generales.

La hipótesis vinculada a la dinámica del agua-energía parece ser central para explicar los patrones geográficos de la riqueza de mamíferos de Uruguay. Secundariamente, a nivel de grupos ecomorfológicos, los factores espaciales también contribuyeron a determinar los patrones geográficos de riqueza, sugiriendo posibles influencias de la conectividad regional con la biota más diversa de Brasil, así como con corredores biológicos del territorio uruguayo.

BIBLIOGRAFÍA

- Achkar M., Díaz I., Domínguez A. & Pesce F. (2016). Uruguay, Naturaleza Sociedad Economía. Una visión desde la Geografía. Montevideo, Uruguay. Banda Oriental. 374pp.
- Andrews P. & O'Brien E.M. (2000). Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa. *J. Zool., Lond.* 251:205-231.
- Antón-Pardo M. (2018). El mapa de la Biodiversidad. De la escala local a la global. *Mètode Science Studies Journal*, 98:67-73.
- Boorer M. (1980). Los mamíferos. Editorial Brujuna, S.A. 159pp.
- Brazeiro A., Achkar M., Canavero A., Fagúndez C., González E., Grela I., Lezama F., Maneyro R., Barthesagy L., Camargo A., Carreira S., Costa B., Núñez D., da Rosa I. & Toranza C. (2008). Prioridades Geográficas para la Conservación de la Biodiversidad Terrestre de Uruguay. Resumen Ejecutivo. Proyecto PDT 32-26. 48 pp.
- Brazeiro A. (2015). Eco-regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo. 122 pp.
- Brown J.H, Gillooly J.F., Allen A.P. Savage V.M. & West G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85(7):1771-1789.

Ceroni M. (2013). Intensificación agraria en los sistemas ambientales del Uruguay: Evaluación multiescalar de la Productividad Primaria Neta. Tesis, Maestría en Ciencias Ambientales, Fac. de Ciencias, UdelaR.

Ceroni M., Achkar M., Gazzano I. & Burgueño J. (2015) Estudio del NDVI mediante análisis multiescalar y series temporales utilizando imágenes SPOT, durante el período 1998-2012 en el Uruguay. *Revista de Teledetección*, 43: 31-42.

Colwell R.K. & Lees D.C. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *TREE*, 15(2):70-76.

Córdova-Tapia F. & Zambrano L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24(3): 78-87

Currie D.J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal species and plant-species richness. *Am. Nat.* 137:27-49.

Di Rienzo J.A., Mcchiavelli R. & Casanoves F. (2017). Modelos Lineales Generalizados Mixtos Aplicaciones en InfoStat. 101 pp.

Ferrer-Castán D., Morales-Barbero J. & Vetaas O.R. (2016). Water-energy dynamics, habitat heterogeneity, history, and broad-scale patterns of mammal diversity. *Acta Oecologica* 77:176-186.

Fløjgaard C., Normand S., Skov F. & Svenning J.C. (2011). Deconstructing the mammal species richness pattern in Europe – towards an understanding of the relative importance of climate, biogeographic history, habitat heterogeneity and humans. *Global Ecology and Biogeography* 20:218-230.

Gaston K.J. (2000). Global patterns in biodiversity. Macmillan Magazines Ltd. Biodiversity and Macroecology Group, Department of Animal and Plant sciences, University of Sheffield.

González E.M. & Martínez-Lanfranco J.A. (2012). Mamíferos de Uruguay: guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre, MNHN, Montevideo. 464 pp.

González E.M., Martínez-Lanfranco J.A., Juri E., Rodales A.L., Botto G. & Soutullo A. (2013). Mamíferos. Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares, Soutullo A., Clavijo C. y Martínez-Lanfranco J.A. (eds.). 175-207. [snap/dinama/mvotma](#) y [dicyt/mec](#), Montevideo.

Grattarola F., Hernández D., Duarte A., Gaucher L., González S., Bergós L., Chouhy M., Garay A., Carabio M. & Rodríguez-Tricot L. (2016). PRIMER REGISTRO DE YAGUARUNDÍ (*Puma yagouaroundi*) (MAMMALIA: CARNIVORA: FELIDAE) EN URUGUAY, CON COMENTARIOS SOBRE MONITOREO PARTICIPATIVO. *Bol. Soc.*

Zool. Uruguay (2ª época). 25(1):85-91

Grela I. (2004). Geografía florística de especies arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. Tesis M.Sc. PEDECIBA-Universidad de la República, Montevideo. 97 pp.

Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2000):147-186.

Gutiérrez O., Panario D., Achkar M. & Brazeiro A. (2012). Corredores biológicos de Uruguay. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre Uruguay/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 31 pp.

Hawkins B.A., Field R., Howard V. Cornell H.V., Currie D.J., Guégan J., Kaufman D.M., Kerr J.K., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Porter E.E. & Turner H.R.G. (2003). Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84(12): 3105-3117.

Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.

Instituto Uruguayo de Meteorología (INUMET). <http://www.meteorologia.gub.uy>.

Jones K.E. & Safi K. (2011). Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366:2451-2461.

Kerr J.T. & Ostrovsky M. (2003). From space to species: ecological applications for remote sensing. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18(6):299-305.

Klopfer P.H. (1959). Environmental Determinants of Faunal Diversity. *The American Naturalist* 93(873):337-342.

Legendre P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673.

Legendre P. & Fortin M.J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.

Llorante J. & Morrone J.J. (2001). Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. UNAM. México. 278pp.

MacArthur R.H. & MacArthur J.W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology* 42(3): 594-598.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). The theory of island biogeography, . Monographs in Population Biology, no. 1. Princeton University Press. 203pp.

Marquet P.A., Fernández M. & Navarrete S.A. (2004). Diversity Emerging: Toward a Deconstruction of Biodiversity Patterns. *Frontiers of Biogeography: New directions in*

the Geography of Nature. Cambridge University Press. 191-209.

Martínez D.R., Albín, J.L., Cabaleiro J.C., Pena T.F., Rivera F.F. & Blanco V. (2009). El Criterio de Información de Akaike en la Obtención de Modelos Estadísticos de Rendimiento. XX Jornadas de Paralelismo, A Coruña, 16-18 de septiembre de 2009. 439-444.

Mateo R.G., Felicísimo A.M. & Muñoz J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84:217-240.

Mayr E. & O'Hara R.J. (1986). The biogeography evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40(1):55-67.

Miller J., Franklin J. & Aspinall R. (2007). Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological modelling* 202:225-242.

Nogués Bravo D. (2003). El estudio de la distribución espacial de la biodiversidad: conceptos y métodos. *Cuadernos de investigación geográfica* 29:67-82.

O'Brien E.M. (1998). Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25:379-398.

O'Brien E.M. (2006). Biological relativity to water–energy dynamics. *Journal of Biogeography* 33:1868-1888.

Palmer A., Losilla J.M., Vives J. & Jiménez R. (2007). Overdispersion in the Poisson Regression Model. A Comparative Simulation Study. *Methodology* 3(3):89-99.

Pennisi E. (2005). What Determines Species Diversity?. *Science* 309:90.

Plischoff P. & Fuentes-Castillo T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61-79.

Pulliam H. R. (1988). Sources, sink and population. *The American Naturalist*, 132(5):652-661.

Rodriguez J. (2004). Stability in Pleistocene Mediterranean mammalian communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207:1-22.

Rodríguez J., Hortal J. & Nieto M. (2006). An evaluation of the influence of environment and biogeography on community structure: the case of Holarctic mammals. *Journal of Biogeography* 33:291-303.

Rosenberg D.K., Noon B.R. & Meslow E.C. (1997). Biological Corridors: Form, Function, and Efficacy. Linear conservation areas may function as biological corridors, but they may not mitigate against additional habitat loss. *BioScience* 47(10):677-687.

- Ruggiero A. & Kitzberger T. (2004). Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecogeography* 27:401-416.
- Rumiz D.I. (2010). Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes. Wallace R.B. et al (eds.). *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia* 2:53-73.
- Quinn G.P. & Keough M.J. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge. United Kingdom. 537pp.
- Siabato W. & Jhon Guzmán-Manrique J. (2019). La autocorrelación espacial y el desarrollo de la geografía cuantitativa. *Cuadernos de Geografía. Revista Colombiana de Geografía* 28(1):1-22.
- Soutullo A., Clavijo C. & Martínez-Lanfranco J.A. (eds.). (2013). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo. 222 pp.
- Terribile L.C., Felizola Diniz-Filho J.A., Rodríguez M.A. & L.V.B Rangel T.F (2009). Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography* 18:123-136.
- Tognelli M.F. & Kelt D.A. (2004). Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography* 27:427-436.
- Walsberg G.E. (2000). Small Mammals in Hot Deserts: Some Generalizations Revisited. *BioScience* 50(2):109-120.
- Whittaker R.J., Willis K.J. & Field R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28:453-470.
- Wiens J.A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4):385-397.
- Wright, D. H. (1983). Species-energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos* 41:496-506.
- Zunino M. & Zullini A. (2003). *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. 359pp.

ANEXO A. Selección de variables ambientales a incluir en modelación

El primer paso de la modelación fue la selección de variables ambientales a considerar como posibles factores explicativos del modelo, en función de la correlación entre ellas y con respecto a la riqueza total de especies.

En cuanto a las variables edáficas, se observó una alta correlación positiva entre riqueza y diversidad de suelos, y una mayor correlación entre la variable Suelo_S y la riqueza de especies (Tabla A1). Por tal motivo, dentro de las variables edáficas, se decidió considerar únicamente a Suelo_S.

Tabla A1. Correlación de Pearson entre la riqueza total de especies y las variables edáficas Suelo_H (diversidad de suelos) y Suelo_S (riqueza de suelos).

	Riqueza especies	Suelo_H	Suelo_S
Riqueza especies	1.00	0.13	2.8E-03
Suelo_H	0.09	1.00	0.00
Suelo_S	0.17	0.40	1.00

Al analizar la correlación entre las variables de altitud, se encontró una alta correlación entre las variables del conjunto y la riqueza de especies, siendo mayores para Alt_rango y para Alt_max, ambas con un valor de 0.40, siendo esta también significativa. Sin embargo, Alt_max posee una mayor correlación con el resto de las variables del grupo, por lo tanto, se utilizará solo esta variable (Tabla A2).

Tabla A2. Correlación de Pearson entre riqueza total de especies y variables de altitud. Alt_media (altitud media), Alt_max (altitud máxima), Alt_min (altitud mínima), Alt_rango (rango altitudinal) y Alt_var (varianza de la altura).

	Riq. especies	Alt_media	Alt_max	Alt_min	Alt_rango	Alt_var
Riq. especies	1.00	5.6E-07	0.00	2.1E-03	0.00	6.2E-10
Alt_media	0.28	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Alt_max	0.40	0.90	1.00	0.00	0.00	0.00
Alt_min	0.18	0.86	0.62	1.00	9.8E-05	0.08
Alt_rango	0.40	0.65	0.90	0.22	1.00	0.00
Alt_var	0.35	0.52	0.79	0.10	0.92	1.00

En cuanto a las variables ambientales de pluviosidad, se observó una alta correlación negativa entre P3 y la riqueza de especies, la cual es significativa. Además, puesto que P3 posee una alta correlación con el resto de variables excepto Pmed, se decidió incluir también a dicha variable en el análisis posterior (Tabla A3).

Tabla A3. Correlación de Pearson entre riqueza total de especies y variables de pluviosidad. P3 (precipitación de marzo), P6 (precipitación de junio), Pmin (precipitación mínima mensual), Pmed (pluviosidad media mensual) y CV_prec (Coeficiente de variación de precipitación media mensual).

	Riq. especies	P3	P6	Pmin	Pmed	CV_prec
Riq. especies	1.00	0.00	0.00	0.03	3,6E-03	0.00
P3	-0.77	1.00	0.00	2.9E-11	0.07	0.00
P6	0.58	-0.75	1.00	0.00	0.00	0.00
Pmin	0.12	-0.37	0.63	1.00	0.00	0.00
Pmed	0.17	-0.11	0.58	0.58	1.00	0.60
CV_prec	-0.40	0.75	-0.66	-0.66	-0.03	1.00

Entre las variables de balance hídrico superficial, la variable BHS1 es la que posee mayor correlación con la riqueza total de especies, siendo esta además significativa. Además, se observó una alta correlación de las tres variables entre sí, por lo tanto, solo se incluirá BHS1 en el análisis posterior (Tabla A4).

Tabla A4. Correlación de Pearson entre riqueza total de especies y variables de balance hídrico superficial. BHS1 (balance hídrico superficial de enero), BHS4 (balance hídrico superficial de abril) y BHS10 (balance hídrico superficial de octubre).

	Riq. especies	BHS1	BHS4	BHS10
Riq. especies	1.00	0.02	0.31	0.05
BHS1	0.13	1.00	0.00	0.00
BHS4	-0.06	0.86	1.00	0.00
BHS10	-0.11	0.51	0.61	1.00

Entre las variables de temperatura, la mayor correlación que se encontró con la riqueza de especies fue con CV_tmax, la cual fue significativa. CV_tmax presentó además una alta correlación con el resto de las variables, por lo tanto, se eligió para utilizar en los modelos (Tabla A5).

Tabla A5. Correlación de Pearson entre riqueza total de especies y variables de temperatura. Tmax1 (temperatura máxima enero), Tmax1_2 (temperatura máxima de enero al cuadrado), CV_tmax (coeficiente de variación de temperatura máxima), Tmin7 (temperatura mínima de julio), Tmin7_2 (temperatura mínima de julio al cuadrado), CV_tmin (coeficiente de variación de temperatura mínima), AET (evapotranspiración real) y PET (evapotranspiración potencial).

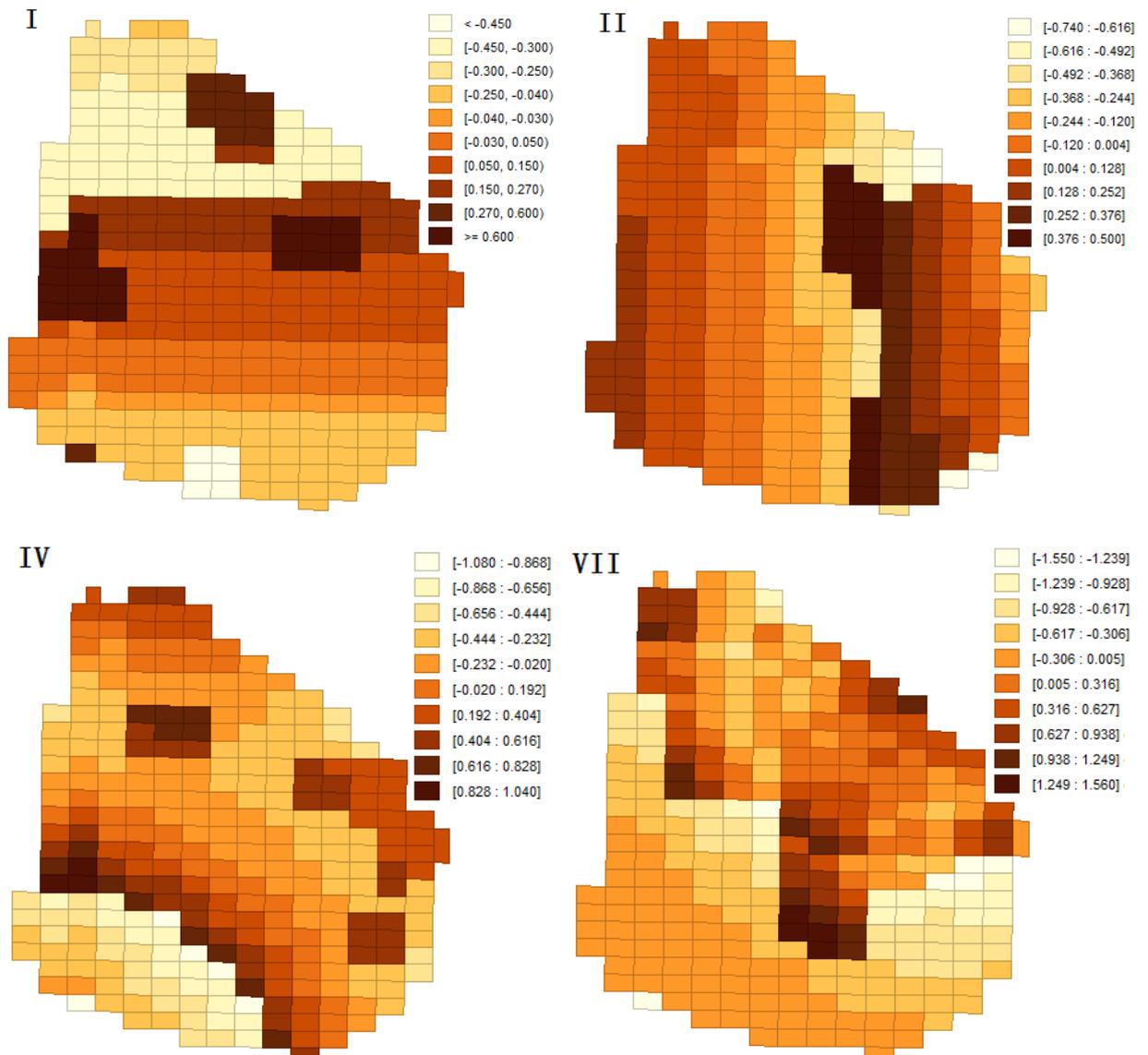
	Riq. esp.	Tmax1	Tmax1_2	CV_tmax	Tmin7	Tmin7_2	CV_tmin	AET	PET
Riq. esp.	1.00	1.3E-05	9.9E-06	0.00	0.02	0.02	0.00	4.2E-03	0.06
Tmax1	-0.25	1.00	0.00	3.2E-03	0.05	0.06	4.3E-11	0.00	0.00
Tmax1_2	-0.25	1.00	1.00	0.01	0.09	0.10	1.6E-10	0.00	0.00
CV_tmax	-0.54	0.17	0.16	1.00	0.00	0.00	0.00	3.2E-03	0.02
Tmin7	0.14	-0.11	-0.10	-0.74	1.00	0.00	0.00	1.7E-06	2.2E-03
Tmin7_2	0.13	-0.11	-0.10	-0.74	1.00	1.00	0.00	2.3E-06	2.4E-03
CV_tmin	-0.44	0.37	0.36	0.89	-0.89	-0.89	1.00	0.92	0.21
AET	-0.16	0.75	0.77	-0.17	0.27	0.27	-0.01	1.00	0.00
PET	-0.11	0.86	0.87	-0.13	0.18	0.17	0.07	0.85	1.00

Quedaron seleccionadas las siguientes variables ambientales para ser utilizadas en los modelos:

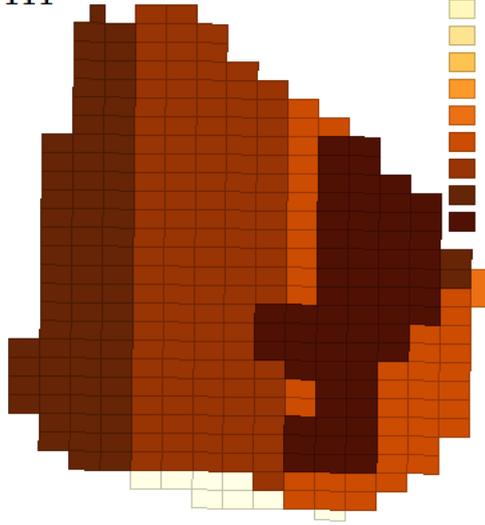
- Variables edáficas, se seleccionó Suelo_S (riqueza de clases de suelo) con una correlación de 0,18 con la riqueza de especies.
- Variables de altura, se seleccionó Alt_max (altura máxima) con una correlación de 0,40 con la riqueza total.
- Variables de pluviosidad, se seleccionó P3 (precipitación del mes 3) con una correlación de -0,77 con la riqueza total, y también Pmed (precipitación media mensual) con 0,17 ya que es la única que no se encuentra correlacionada con P3.
- Variables de balance hídrico superficial, se utilizó BHS1 (balance hídrico superficial de enero) con 0,13.
- Variables de temperatura, se utilizó CV_tmax (coeficiente de variación de la temperatura máxima) con una correlación de -0,54.
- Variable NDVI. Por último, también se decidió agregar la variable NDVI_Ceroni (Integral Anual del Índice Verde Normalizado).

Anexo B

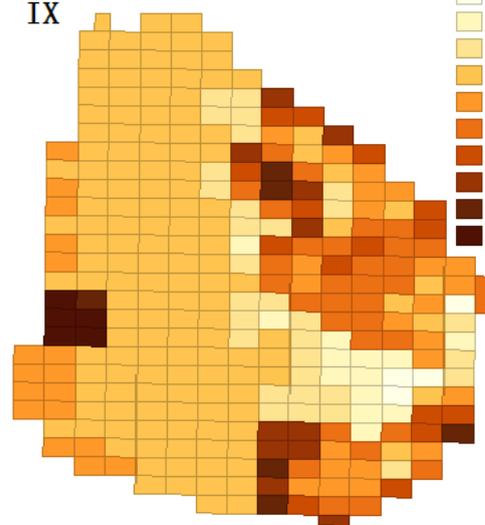
Mapas de Uruguay con los residuos obtenidos de los modelos finales para los diferentes grupos y para la riqueza total.



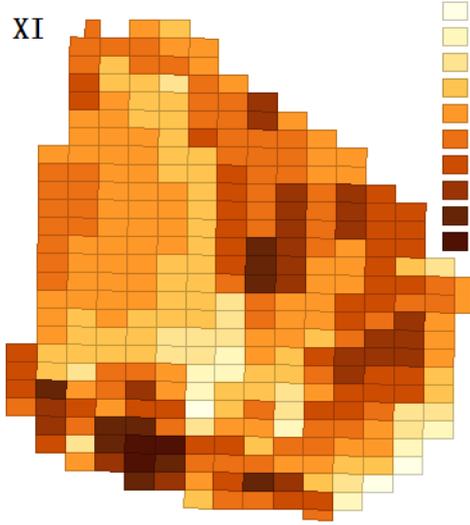
VIII



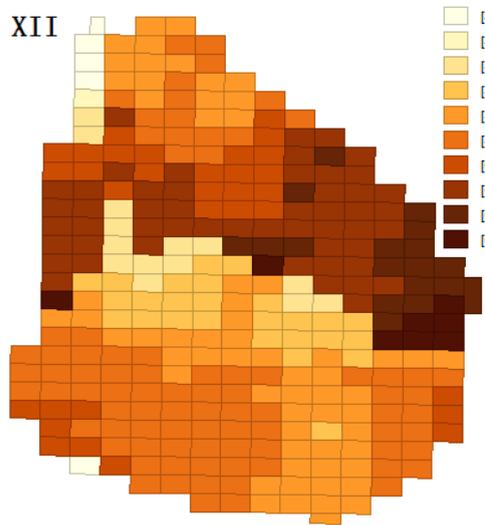
IX



XI



XII



Riq. total

