



# **Composición de la dieta y variaciones de nichos isotópicos en mamíferos asociados a rutas y su relación con los atributos del paisaje**

Lic. Agustina Serrón (agusserron@gmail.com)

Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales

Programa de Posgrado en Ciencias Ambientales

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Tutor: Dr. Leandro Bergamino (lbergamino@gmail.com)

Co-orientador: Dr. Luciano O. Valenzuela (lucianoovalenzuela@gmail.com)

Octubre, 2023

## Resumen

A pesar de las crecientes investigaciones en ecología de rutas, son escasos los trabajos que se enfocan en entender las interacciones consumidor y recursos en ambientes adyacentes a rutas, limitando el entendimiento de estos sistemas complejos. El objetivo de esta tesis fue caracterizar aspectos tróficos de los medianos y grandes mamíferos que habitan en áreas cercanas a vías de tránsito y sus respectivos usos de suelo. Para esto, se utilizaron análisis de isótopos estables, incluyendo una estimación de la contribución a la biomasa de diferentes recursos alimenticios, el análisis de la posición trófica, la amplitud y el solapamiento de nicho en nueve especies de mamíferos medianos y grandes atropellados en la ruta número 9, Rocha Uruguay. Además, se determinaron los usos de suelo del área mediante un modelo de clasificación supervisada a partir de interpretación visual con imágenes Sentinel 2, validadas con un reconocimiento visual a campo. Los resultados isotópicos reflejaron una comunidad que contiene cuatro niveles tróficos con el Hurón (*Galictis cuja*) como consumidor terciario mientras que las especies Mulita (*Dasypus hybridus*) y Guazubirá (*Subulo gouazoubira*) estuvieron en los niveles de consumidores primarios. El análisis de nichos tróficos isotópico evidenció diversos grados de amplitud sugiriendo diferentes estrategias de alimentación y grados de especialización alimenticia. Asimismo, los análisis de nicho isotópico mostraron en general altos grados de solapamiento entre las especies estudiadas que co-ocurren en la zona de influencia a la ruta. Se sugiere que una combinación de fuentes de alimento incluyendo los pastizales de tipo C3 y C4, micromamíferos e insectos son recursos que contribuyen a la biomasa de estos organismos. Algunos mecanismos que podrían explicar la coexistencia de estas especies y su solapamiento trófico, podrían ser la utilización de recursos diferenciados espacial y temporalmente y la alta diversidad de recursos de la zona de estudio. Este trabajo tiene el valor de cuantificar las dietas, mostrar su composición y los solapamientos tróficos, generando información crucial para mejorar el entendimiento sobre potenciales efectos que hacen a la persistencia de las especies en la zona de influencia de rutas.

**Palabras claves:** medianos y grandes mamíferos; isótopos estables; nicho trófico isotópico; partición de recursos; impacto humano; atropello.

# Índice

Resumen.....	1
1. Introducción .....	7
1.1 Las rutas y la importancia de los estudios tróficos .....	7
1.2. Ecología trófica en mamíferos terrestres .....	8
1.3. Isótopos estables: una oportunidad para evaluar la partición de nicho ecológico y contribuciones alimenticias .....	10
1.4 Ecología de rutas: antecedentes en Uruguay y relevancia del estudio.....	13
1.5 Descripción de las especies de mamíferos terrestres estudiadas .....	14
1.6 Objetivo general .....	17
2. Materiales y Métodos .....	18
2.1 Área de estudio .....	18
2.2 Análisis de imágenes satelitales para la caracterización de los usos de suelo.....	19
2.3 Muestreo: colecta de pelos de mamíferos y de recursos alimenticios .....	23
2.4 Procesamiento de las muestras y análisis isotópicos .....	24
2.5 Análisis de datos .....	24
3. Resultados .....	31
3.1 Análisis de uso de suelo.....	31
3.2 Especies colectadas y distribución espacial .....	34
3.3 Valores isotópicos de los recursos .....	40
3.4 Valores isotópicos de mamíferos .....	42
3.5 Solapamientos de los nichos tróficos isotópicos .....	47
3.6 Composición de la dieta en mamíferos colectados.....	50
3.6 Correlaciones entre los usos de suelo y los datos isótopos.....	53
3.7 Predicción de las métricas tróficas.....	54
4. Discusión .....	57
5. Conclusiones .....	67
6. Perspectivas a futuro .....	69
7. Bibliografía .....	70
8. Anexo.....	90

Agradezco en primer lugar a mis tutores, Dr. Leandro Bergamino y Dr. Luciano Valenzuela, quienes han sido guías excepcionales en todo el proceso de mi tesis. Sus conocimientos, experiencia y orientación han sido invaluableles en la definición del enfoque de mi investigación y en la mejora continua de mi trabajo. Me siento agradecida por su dedicación y compromiso, por brindarme retroalimentación constructiva y por ayudarme a alcanzar los estándares académicos más altos.

A los distinguidos miembros del tribunal de evaluación, Dr. José Carlos Guerrero, Dr. Alejandro Brazeiro y Dr. Iván González, quienes han dedicado su tiempo y experiencia en la revisión y evaluación rigurosa de mi tesis. Sus comentarios y sugerencias han sido de gran valor para mejorar la calidad de mi trabajo.

A mi familia y amigos, quienes han sido mi apoyo incondicional durante todo este proceso. Sus palabras de aliento, así como su apoyo emocional han sido un impulso constante para seguir adelante en este desafiante camino académico.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación por brindarme una beca de posgrado para financiar mi investigación. Considero que esta herramienta constituye un importante apoyo para que logremos dedicarle más y mejor tiempo a la tarea.

A los laboratorios de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados de la Facultad de Ciencias y al Cure de Rocha, por prestarme las instalaciones para procesar las muestras.

A la ONG ECOBIO Uruguay por apoyarme con los muestreos de campo en la etapa inicial del proceso.

Finalmente, quiero expresar mi más sincero agradecimiento a cada uno de ustedes. Ha sido un viaje emocionante y desafiante, y no podría haberlo hecho sin su apoyo constante.

## Índice figuras

Figura 1. Área de estudio indicando sección de la ruta N.º 9, en el departamento de Rocha, Uruguay. El transecto se marca con una línea de color negro, además en color verde las áreas protegidas y en naranja los centros urbanos. ....	19
Figura 2. Interpretación visual de cada una de las categorías del modelo de clasificación supervisada para el análisis de uso de suelo. Se observan las diferencias para cada una de las clases declaradas. ....	21
Figura 3. Mapa de uso de suelo para el área de estudio (2020-2021), resultado del modelo de clasificación supervisada. ....	32
Figura 4. Distribución espacial y temporal de las muestras recolectadas de pelo en mamíferos atropellados por especie sobre la ruta número 9 (Rocha, Uruguay) y las ciudades cercanas en el periodo 2019-2022. A. Diferenciación por especie. B. Diferenciación por mes de colecta. ....	37
Figura 5. A. Porcentaje de superficie para cada categoría de uso de suelo para todos los buffers de 4 km circular para cada una de las especies en el área de estudio. B. Distribución espacial de los registros de mamíferos y los usos de suelo estudiados. ....	39
Figura 6. Gráfico de caja de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰; panel A) y de $\delta^{15}\text{N}$ (panel B) para las distintas categorías de fuentes de recursos consideradas. Las letras corresponden al análisis de Tukey para similitudes entre grupos. En todos los casos los límites de los rectángulos representan el primer y el tercer cuartil, la línea horizontal oscura representa la mediana, y las líneas verticales representan los rangos de distribución con valores máximos y mínimos. ....	41
Figura 7. Gráfico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para las muestras recolectadas en la zona de influencia a ruta nacional en rocha Uruguay durante el periodo 2019-2022. Se representan los registros de mamíferos y la agrupación de recursos en grupos funcionales. ....	43
Figura 8. Distribución de los mamíferos de acuerdo a sus valores medios y desvíos isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en la zona de influencia a ruta nacional en rocha Uruguay durante el periodo 2020-2022. Se representan las especies y se asocian gremios tróficos. <i>Cerdocyon thous</i> ( <i>C.tho</i> ), <i>Conepatus chinga</i> ( <i>C.chi</i> ), <i>Dasypus hybridus</i> ( <i>D.hyb</i> ), <i>Dasypus novemcinctus</i> ( <i>D.nov</i> ), <i>Didelphis albiventris</i> ( <i>D.alb</i> ), <i>Galictis cuja</i> ( <i>G.cuj</i> ), <i>Lycalopex gymnocercus</i> ( <i>L.gym</i> ), <i>Procyon cancrivorus</i> ( <i>P.can</i> ), <i>Subulo gouazoubira</i> ( <i>S.gou</i> ), <i>Zorro.sp</i> ( <i>Z.sp</i> ) ....	44
Figura 9. Gráfico de caja de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰; panel A) y de $\delta^{15}\text{N}$ (panel B) para las distintas especies de mamíferos. Los colores indican las diferentes especies. <i>Cerdocyon thous</i> ( <i>C.tho</i> ), <i>Conepatus chinga</i> ( <i>C.chi</i> ), <i>Dasypus hybridus</i> ( <i>D.hyb</i> ), <i>Dasypus novemcinctus</i> ( <i>D.nov</i> ), <i>Didelphis albiventris</i> ( <i>D.alb</i> ), <i>Galictis cuja</i> ( <i>G.cuj</i> ), <i>Lycalopex gymnocercus</i> ( <i>L.gym</i> ), <i>Procyon cancrivorus</i> ( <i>P.can</i> ), <i>Subulo gouazoubira</i> ( <i>S.gou</i> ), <i>Zorro.sp</i> ( <i>Z.sp</i> ). ....	45
Figura 10. Gráfico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para las muestras recolectadas, diferenciadas por estación del año. Se representan los registros de verano y primavera en color naranja y los registros de invierno y otoño en verde. ....	47
Figura 11. Resultado del modelo de análisis de nichos isotópicos del paquete “rKIN” utilizando el algoritmo de Kernel, para las especies que tuvieron un $N > 2$ . Las diferentes áreas representan el tamaño del nicho para cada especie considerando el 50, 75 y 95% de los datos. ....	48

Figura 12. Resultados del modelo de mezcla bayesiano indicando las estimaciones de proporciones de contribución de cada recurso en la dieta para las especies recolectadas. Las especies de Zorro (*Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*) se muestran juntas en el panel de Zorro sp. En todos los casos los límites de los rectángulos representan el primer y tercer cuartil, la línea horizontal oscura representa la mediana, y las líneas verticales representan los rangos de distribución con valores máximos y mínimos. .... 51

Figura 13. Distribución espacial de los valores isotópicos en el área de estudio para cada muestra recolectada de mamífero atropellado en el período de estudio 2021-2022. En color azul se muestra el isótopo  $\delta^{15}\text{N}$  y en color verde el isótopo  $\delta^{13}\text{C}$ . A: para todas las muestras, B: solo para las muestras de Zorrillo (*Conepatus chinga*) (n=16)..... 52

Figura 14. Modelos lineales generalizados (GLM) para la especie Zorrillo (*Conepatus chinga*) (n=16) y la clase de uso de suelo Monte nativo (% dentro del buffer para cada registro) y su relación con los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Se muestra la ecuación de la recta y el  $R^2$  . ..... 53

Figura 15. Importancia de las variables explicativas determinadas por modelo Random Forest en orden de mayor a menor según el Índice de Gini: A. Variable de respuesta: posición trófica, B. Variable de respuesta: Área de elipse de nicho 95%. Las variables más importantes corresponden a: prop\_Insectos (proporción de insectos en la dieta), prop\_PlantaC3 (proporción de plantas C3 en la dieta), prop\_PlantaC4 (proporción de plantas C4 en la dieta), prop\_Aves (proporción de aves insectos en la dieta), prop\_Micromamíferos (proporción de micromamíferos insectos en la dieta), DIST\_RIO (distancia del registro al curso de agua más cercano), Campo.natural (% de campo natural), Monte.nativo (% de monte nativo), Cultivo.invierno (% de cultivo de invierno), B5 (Temperatura máxima del mes más cálido), PMAX\_MED (Media de la Precipitación máxima), B7 (Temperatura anual), B15 (Precipitación Estacionalidad (Coeficiente de Variación)), B18(Precipitación del trimestre más cálido) , B19 (Precipitación del trimestre más frío). ..... 55

Figura 16. Importancia de las variables explicativas determinadas por el modelo Random Forest en orden de mayor a menor según el Índice de Gini: Variable de respuesta: valor de  $\delta^{15}\text{N}$ . Las variables más importantes corresponden a: Campo.natural (% de campo natural), Cultivo.invierno (% de cultivo de invierno), Monte.nativo (% de monte nativo), Forestación (% de forestación), Agua (% de agua), Cultivo.verano (% de cultivo de verano), Doble.cultivo (% de doble cultivo), Urbano (% de suelo urbano), Suelo.desnudo (% de suelo desnudo)..... 56

## Índice tablas

<b>Tabla 1.</b> Fraccionamientos y recursos utilizados para los modelos de mezcla bayesianos para estimar la proporción de recursos en la dieta de cada especie de mamíferos. Se muestran los datos elegidos para cada una de las especies. ....	26
<b>Tabla 2.</b> Área en metros cuadrados para cada clase de paisaje y porcentaje en relación con el total del área de estudio. La información corresponde al periodo agosto 2020 – enero 2021. ....	32
<b>Tabla 3.</b> Matriz de confusión generada por el modelo. Se muestran los resultados de la cartografía generada y los datos tomados manualmente de imágenes satelitales del tipo Sentinel 2 en el año 2020. ....	33
<b>Tabla 4.</b> Especies recolectadas en el área de estudio, sobre la ruta número 9 (Rocha, Uruguay) en el periodo 2019-2022 para la realización de análisis de isótopos estables. Además se indica gremio trófico, familia, el orden según Gonzalez (2001), y por último el número de individuos muestreados en el área de estudio (N). ....	35
<b>Tabla 5.</b> Resultado del cálculo de la posición trófica según Post 2002, para cada especie de mamífero recolectado en el periodo 2019-2021. ....	46
<b>Tabla 6.</b> Tamaños de los nichos isotópicos estimados en base a densidad de Kernel para las especies colectadas en la zona de influencia a la ruta nacional en Uruguay departamento de Rocha considerando el 50, 75 y 95% de los contornos. ....	49
<b>Tabla 7.</b> Superposición de nicho para las especies colectadas en la zona de influencia a la ruta nacional en Uruguay departamento de Rocha considerando el 50, y 95% de los datos. ....	49

# 1. Introducción

## 1.1 Las rutas y la importancia de los estudios tróficos

La construcción de infraestructuras de transporte, en especial la red de carreteras es una de las principales causas antropogénicas de fragmentación en los ecosistemas terrestres y pérdida de biodiversidad (Bowman et al., 2010; Barri, 2010). El grado en que las carreteras afectan las especies depende de la respuesta de cada una de estas y estará determinada por las características específicas de cada especie (e.j. comportamentales, reproductivas; Andrews y Gibbons, 2005; Bissonette y Adair, 2008). En particular, la preferencia de la dieta es un punto de partida útil para explorar patrones en la variación entre especies en la frecuencia de atropello (Ford y Fahrig, 2007). La dieta puede tener un efecto en la vulnerabilidad de la carretera, posiblemente debido a diferentes estrategias de alimentación (Ford y Fahrig, 2007; Barthelmess y Brooks, 2010; Cook y Blumstein, 2013).

En particular, los herbívoros pueden verse atraídos por la vegetación que crece en los bordes a las rutas, porque son zonas que generalmente hay vegetación natural, mientras que en las zonas después del alambrado hay actividad humana como por ejemplo agricultura (Carbaugh et al., 1975; Bennett, 1991). Los omnívoros también se sienten atraídos por desechos que se puedan encontrar en las carreteras (Bennett, 1991). Asimismo, las zonas adyacentes de las carreteras pueden tener impactos negativos indirectos en las poblaciones de algunos grupos de animales por ejemplo los depredadores, ya que estos pueden encontrar presas que fueron atropellados y están disponibles para su consumo (Bellamy et al., 2000; Silva et al., 2019). En las áreas de cultivo intensivo, pastoreo o zonas urbanas, los bordes de las carreteras son el único refugio para los pequeños mamíferos (Bellamy et al., 2000; Santos et al., 2007; Ruíz-Capillas et al., 2013). Varios estudios han demostrado que existe una mayor densidad de pequeños mamíferos al borde de la carretera, en comparación con áreas adyacentes (Sabino-Marques y Mira, 2011; Ascensão et al., 2012; Ruíz-Capillas et al., 2013). Por lo tanto, una mayor concentración de pequeños mamíferos en la carretera podría atraer a los depredadores, lo que aumentaría el riesgo de ser atropellados (Barrientos y Bolonio, 2009). Sin embargo, a pesar de las investigaciones en esta temática, son pocos los estudios que se enfocan en aspectos de las

actividades alimenticias en zona de influencia a rutas para generar insumos que permitan entender el funcionamiento de estos ecosistemas. Esta baja comprensión de las dinámicas espaciales y temporales de las interacciones alimenticias entre las especies sería una limitante para poder entender robustamente sistemas ecológicos complejos y dinámicos, así como el rol que cumple la fauna residente. Por otro lado, entender las características de vida de las especies (preferencias de hábitat, dieta), sirven como herramienta para futuras medidas de conservación específicas para cada especie.

Los mamíferos terrestres son un grupo que necesita desplazarse grandes distancias, este movimiento puede deberse a comportamientos de reproducción, la dispersión juvenil en búsqueda de nuevos territorios, y también por alimentación (Burt, 1943; Duncan et al., 2015; Pautasso, 2002). En particular, los movimientos por alimento pueden deberse a la búsqueda de nuevos territorios con más recursos o bien son movimientos originados por ser desplazados por las transformaciones de los ambientes naturales como los agroecosistemas generados por el hombre (Bilenca et al., 2009). En este sentido la correcta evaluación del rol de los mamíferos terrestres en zona de influencia a rutas requiere el análisis dietario, sin embargo, este aspecto es desconocido para la zona de Uruguay.

## 1.2. Ecología trófica en mamíferos terrestres

La teoría de nicho permite comprender cómo las especies interactúan con su entorno y cómo esa interacción influye en su adecuación, es decir el éxito en la reproducción y supervivencia (Kearney, 2006). En particular estudios dietarios y de repartición de recursos representan un insumo fundamental ya que estos mecanismos juegan un rol clave estructurando la biodiversidad al promover la coexistencia de especies (Chesson, 2000), así como el aislamiento reproductivo (Sobel y Streisfeld, 2015). El nicho ecológico definido por Hutchinson (1957), representa el espacio como un hipervolumen definido por n dimensiones tales que dos especies no pueden ocupar el mismo espacio (Cushman, 2010). Las dimensiones definidas del hipervolumen incluyen variables abióticas y bióticas (Hutchinson, 1957). En este sentido el concepto de nicho ecológico ha jugado un rol importante en el avance del

entendimiento sobre cómo las especies utilizan y compiten por los recursos (Chase y Leibold, 2003; McGill et al., 2006; Chesson, 2000).

La teoría indica que las especies concurrentes compiten a lo largo de los ejes de recursos, depredación, espacio y tiempo. La coexistencia ocurre porque las compensaciones entre competidores a lo largo de estos ejes proporcionan a cada especie un conjunto único de ventajas y desventajas (Chesson 2000; Moll y Brown, 2008). La coexistencia puede originarse a partir de la segregación de recursos específicos o a partir de diferencias temporales y espaciales en la utilización de los recursos (Pianka, 1969; Schoener, 1974; Ross, 1986). Cuando el espacio ocupado delimitado por estos ejes es similar entre especies, se producirá competencia y posiblemente exclusión (Chesson, 2000).

Los mamíferos pequeños y medianos del Orden Carnivora (<15 kg) pueden presentar hábitos alimentarios omnívoros o estrictamente carnívoros y tienen la capacidad de adaptarse a ambientes antropizados (Roemer et al., 2009). En entornos donde los grandes carnívoros se han extinguido, los pequeños y medianos mamíferos desempeñan importantes funciones ecológicas, incluido el control de la población de presas, la frugivoría y la dispersión de semillas (Roemer et al., 2009). Así, la dieta es una de las dimensiones más relevantes del nicho (Pianka, 1973), y su análisis proporciona información importante, como la variedad de alimentos utilizados y el grado de interacción entre las especies que componen un mismo gremio trófico (Guerrero et al., 2002).

Trabajos anteriores han demostrado que los pequeños y medianos mamíferos tienen una dieta variada (Galetti et al., 2016). Particularmente han encontrado evidencia de repartición de recursos en medianos y grandes mamíferos que podría minimizar interacciones de competencia (Baltensperger et al., 2015; Magioli et al., 2014; 2022). Otros trabajos en bosques tropicales mostraron también una diferenciación de recursos entre los grupos taxonómicos específicamente entre roedores y marsupiales, demostrando que estos tienen una dieta variada (Galetti et al., 2016). Asimismo, se ha observado en mamíferos pequeños como roedores que las amplitudes de nicho son sensibles a los cambios ambientales y a los recursos alimenticios (Ribeiro et al., 2019). Por otro lado, Maglioli et al, (2022) estudió los armadillos (Cingulata:

Xenarthra), un grupo difícil de analizar debido a sus hábitos crípticos y esquivos (Superina et al., 2014). Aunque los armadillos generalmente se consideran insectívoros, los resultados de este estudio revelaron una sorprendente variación en el uso de recursos entre los individuos. Se observó que algunos armadillos se alimentan de presas que habitan en diferentes hábitats y consumen diversos recursos alimenticios. Sugiriendo que estos poseen la capacidad de adaptarse y aprovechar una amplia gama de recursos disponibles en su entorno.

Particularmente, existe evidencia sobre organismos que difieren en su susceptibilidad a la fragmentación de los ecosistemas generados por los cambios de uso de suelo, debido a la agricultura o la forestación (McKinney, 1997; Henle et al., 2004; Cardillo et al., 2005). La evidencia reciente muestra que los mamíferos tienden a aumentar su nicho trófico en respuesta a la pérdida y fragmentación del hábitat particular para las especies tolerantes a los hábitats modificados por humanos, dominados por la agricultura, como los herbívoros generalistas, carnívoros y omnívoros (Magioli, et al. 2019; Manlick y Pauli, 2020). Por ejemplo, los generalistas dentro de cada nivel trófico, pueden ser menos susceptibles a la extinción debido a su capacidad para desplazarse entre los recursos alimentarios alternativos (Purvis et al., 2000; Hopkins et al., 2002). Se ha observado que los organismos con un amplio nicho trófico, a igualdad de otros factores, son más resistentes a los impactos antropogénicos (Layman et al., 2007).

### 1.3. Isótopos estables: una oportunidad para evaluar la partición de nicho ecológico y contribuciones alimenticias

La medición de isótopos estables representa una herramienta ampliamente utilizada para realizar inferencias de dietas y preferencia de hábitats de mamíferos (Ben-David y Flaherty, 2012), así como para rastrear patrones de movimiento en animales (Rubenstein y Hobson, 2004). Esta utilización se basa en que las proporciones de isótopos estables de C ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y de N ( $\delta^{15}\text{N}$ ) en los diferentes tejidos de un animal reflejan las señales isotópicas de las fuentes de las cuales derivan, es decir, su dieta (Fry, 2006). En general, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de muestras de tejido de animales se puede usar para estimar la posición trófica ya que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  se estima que

en promedio incrementa entre 2 y 4 ‰ en el tejido del consumidor respecto al valor de su dieta (DeNiro y Epstein 1981, Post 2002). Por otro lado, el método de isótopos estables permite determinar la fuente primaria de carbono debido a que las fuentes de Carbono difieren en su composición isotópica, además de que existe un escaso enriquecimiento trófico (fraccionamiento) de  $\delta^{13}\text{C}$  (1-2 ‰) entre el consumidor y su dieta, para muestras de músculo, plasma y pelo (McCutchan et al., 2003). Entre los tejidos comúnmente analizados isotópicamente para investigaciones tróficas se incluyen: sangre, huesos, pelo, entre otros (Boecklen et al., 2011).

En particular los tejidos duros queratinosos como el pelo, acumulan información de la dieta durante su crecimiento incluyendo desde varias semanas hasta meses (Schwertl et al., 2003; Sponheimer et al., 2003, Stanek et al., 2019; Mizukami et al., 2015). Una vez sintetizada la estructura de la queratina, esta se vuelve metabólicamente inerte, preservando el registro isotópico durante el tiempo de su síntesis (Tieszen et al., 1983; Crawford et al., 2008). En consecuencia, la información sobre el comportamiento alimenticio se registra de forma cronológica a lo largo del pelo (Schwertl et al., 2003). Cada segmento del pelo refleja la información isotópica de la dieta durante el período de tiempo que fue formada (White et al., 1999). Además, las muestras de cabello completas, es decir toda la estructura del pelo, integran la dieta sobre un período de tiempo más largo, lo que facilita la clasificación de especies en tipos dietéticos generales (por ejemplo, herbívoros, omnívoros, carnívoros) (Sponheimer et al., 2003).

Estudios anteriores han empleado exitosamente la técnica de isótopos estables en pelo para realizar inferencias de dieta en mamíferos terrestres estacionalmente para lobos *Canis lupus* (Darimont y Reimchen, 2002), y en términos espaciales (Van der Merwe y Hellgren, 2016). Aunque implícitamente se supone que todos los individuos en una ubicación de muestreo tienen proporciones de isótopos de tejido similares, esto podría no ser el caso si hay diferencias en la dieta, ubicación de alimentación o metabolismo entre individuos (Overman y Parrish, 2001). En este sentido los isótopos estables han sido muy útiles para identificar áreas de alimentación y así permitir clasificar individuos de diferentes áreas tal como se han hecho en elefantes y otros mamíferos (Hobson 1999; Rubenstein y Hobson, 2004). Además, estudios isotópicos han aportado métricas tróficas que permiten cuantificar la estructura trófica y la

partición de recursos (ej. Layman et al., 2007; Jackson et al., 2011). Este tipo de estudios que cuantifican la utilización de recursos ayudan a entender patrones de coexistencia en mamíferos (Galetti et al., 2016). En este sentido, el estudio de nichos isotópicos en roedores y marsupiales ha identificado que estos pueden modificarse en función de la disponibilidad de alimento y la productividad del alimento (Ribeiro et al., 2019; Baubaudé et al., 2021).

El análisis de isótopos estables, en particular  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , proporciona un método efectivo para determinar la utilización de alimentos antropogénicos que se caracterizan por ser plantas de tipo C4 en el paisaje incluyendo alimentos creados por humanos como muchos cultivos (Newsome et al., 2010). Investigaciones anteriores han demostrado que las firmas isotópicas de pequeños carnívoros urbanos, como los zorros de San Joaquín (Newsome et al., 2010) y los coyotes (Newsome et al., 2015), eran similares a las áreas residenciales urbanas. En áreas modificadas y/o con actividades agrícolas, los estudios han detectado la incorporación de alimentos C4 como cultivos o malezas agrícolas (valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más positivos que las plantas C3) y una estructura trófica modificada en la que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  no aumentan de forma escalonada, sino fluctúan dependiendo de los alimentos originados en tierras modificadas por el hombre que los consumidores comen de manera oportunista y si se han complementado con fertilizantes (White et al., 2012). Estos resultados sugieren que estos animales están consumiendo fuentes de alimentos antropogénicos, lo que es relevante para comprender las interacciones ecológicas entre los humanos y la fauna silvestre urbana (Demeny et al., 2019). La evaluación de las variaciones en las fuentes tróficas a lo largo de las estaciones y en función de los diferentes tipos de uso del suelo (como áreas urbanas, zonas de cultivo y forestación) se presenta como una herramienta fundamental en este tipo de análisis (Mychajliw et al., 2022). Por otro lado, son muy escasos los estudios sobre el comportamiento trófico de animales que mueren en las zonas cercanas a las rutas, con el propósito de asignar áreas de alimentación (Hopkins et al., 2014). En uno de los pocos ejemplos publicados, se demostró que los isótopos estables en el pelo pueden distinguir a los osos asociados a una línea de ferrocarril, ya que consumen presas muertas en la vía férrea, de los que no están relacionados con esta (Hopkins et al., 2014). Este resultado es relevante para la conservación de la vida silvestre en

otras partes del mundo, donde las colisiones de trenes y otros efectos del transporte amenazan a las poblaciones, ya que los isótopos estables son ubicuos en el medio ambiente y sus análisis están estandarizados.

#### 1.4 Ecología de rutas: antecedentes en Uruguay y relevancia del estudio

Estudios anteriores locales e internacionales han demostrado que los atropellos de mamíferos medianos y grandes en carreteras no ocurren de forma azarosa ya que estos parecen estar asociados a ciertas características ambientales que afectan su distribución agregada (Clevenger et al., 2001; Coitiño et al., 2018; Serrón, 2019), como, por ejemplo: cercanía a zonas urbanas, cercanía a cuerpos de agua o variables relacionadas a la temperatura (Serrón, 2019). En Uruguay se ha demostrado que las especies que aparecen más atropelladas son el Zorrillo (*Conepatus chinga*) y los Zorros (*Lycalopex gymnocercus*, *Cerdocyon thous*) (Serrón, 2019). Pero también otras especies catalogadas como amenazadas como: Margay (*Leopardus wiedii*) y Tamandú (*Tamandua tetradactyla*).

Se han realizado estudios previos mediante análisis de contenido estomacal sobre la dieta de las especies de mamíferos que habitan en las rutas de Uruguay (ej. Cravino, 2014; Bruno, 2022; González y Martínez Lanfranco, 2010). Sin embargo, existe una carencia de estudios que describan los nichos tróficos isotópicos a través de la cuantificación de su potencial contribución de los recursos consumidos a la biomasa, la amplitud de los nichos isotópicos y sus solapamientos. En este sentido los datos isotópicos presentados en este trabajo representan una contribución fundamental hacia el entendimiento de sistemas complejos como los asociados a rutas y las especies que los utilizan, permitiendo definir el grado de solapamientos tróficos entre ellas y la identificación de interacciones con potenciales competidores. Asimismo, estudios que aporten sobre el entendimiento de los factores que afectan la distribución de las especies en zona de influencia a rutas incluyendo a la composición de los recursos alimenticios, son necesarios para generar insumos que permitan describir patrones espaciales de las muertes causadas por los atropellos en mamíferos.

Para poder entender el rol que cumple la partición de recursos y interacciones tróficas en determinar comunidades de mamíferos que habitan en zonas de influencia a rutas,

un punto clave es caracterizar los aspectos tróficos de las especies, es por esto que resulta importante evaluar la utilización de las zonas de influencia a rutas como lugares importantes de alimentación, siendo esto todavía desconocido para Uruguay. Asimismo, para poder implementar medidas de mitigación con el fin de conservar la fauna amenazada es necesario primero conocer la forma de interacción entre los animales y la carretera.

## 1.5 Descripción de las especies de mamíferos terrestres estudiadas

En Uruguay existen 118 especies de mamíferos siendo de éstas 87 especies continentales (Grattarola et al., 2016). Dentro de estas son algunas las que se encuentran más atropelladas para la Región Este de Uruguay (Serrón, 2019). Estas se pueden clasificar en relación con su dieta de la siguiente forma.

### Carnívora

*Galictis cuja* (Hurón) es un mamífero nocturno, aunque puede observarse en el día; utiliza tanto bosques como pajonales, cerca del agua (González y Martínez-Lanfranco 2010). Respecto a su dieta en general todos los trabajos coinciden en que el principal componente corresponde a mamíferos (más del 90%), siendo sus principales presas roedores, y un porcentaje casi despreciable corresponde a crustáceos, anfibios, reptiles y aves (Kraus y Rodel, 2004, Zapata et al, 2005, Sade et al., 2012).

### Omnívoras

*Conepatus chinga* (Zorrillo) es la única especie de la familia Mephitidae. Utiliza ambientes abiertos, aunque puede adentrarse en bosques, sobre todo para refugiarse. Son solitarios y activos en la noche principalmente (Cravino, 2014). Estos son considerados como especies omnívoras oportunistas, los cuales se alimentan principalmente de insectos, otros invertebrados y ocasionalmente de mamíferos, frutos y probablemente serpientes (Zeballos et al., 1998), mientras que, algunos investigadores prefieren catalogarlos como generalistas y con una dieta omnívora/insectívora (Donadio et al., 2004; Montalvo et al., 2008). Además, existe evidencia de la presencia de restos de mamíferos grandes en la dieta lo cual indica

que consume carroña, llegando a consumir: liebres, zorrillos, ovejas, vacas (Novaro et al., 2000; Donadio et al., 2004).

*Procyon cancrivorus* (Mano pelada) hábitat desde bosques húmedos hasta secos, bordes de sabanas y otros hábitats cerca de ríos, arroyos o lagunas donde se alimenta de moluscos, artrópodos, anfibios, reptiles, aves, peces, y frutos (Emmons y Feer, 1999). Uno de los ítems más consumidos *P. cancrivorus* son los artrópodos, representando un (51,40 %) de su dieta (Días y Bocchiglieri, 2015). Es nocturno, de hábitos terrestres, aunque puede trepar con facilidad y dormir en refugios en los árboles durante el día.

*Lycalopex gymnocercus* (Zorro de campo) es un típico habitante de pastizales, aunque puede adentrarse en el bosque (Canel et al, 2016). Diversos estudios indican que tiene una dieta generalista (Vuillermoz, 2001; García y Kittlein, 2005) con hábitos oportunistas, donde pequeños mamíferos, frutos y artrópodos son los ítems principales, además de aves, reptiles, anfibios y peces (Vuillermoz, 2001). La carroña también ha sido descrita como un alimento relevante para *L. gymnocercus* (Farías y Kittlein, 2008).

Por otro lado, algo similar ocurre con *Cerdocyon thous* (Zorro de monte). Ambos son activos durante el crepúsculo vespertino y durante las primeras horas de la noche, aunque puede verse durante el día (González y Martínez-Lanfranco, 2010). *Cerdocyon thous* se considera una especie omnívora, alimentándose de manera oportunista de frutas, artrópodos y pequeños vertebrados (Jácomo et al. 2004, Macdonald y Courtenay, 1996, Santos y Hartz, 1999).

*Didelphis albiventris* (Comadreja mora) es una especie extendida que ocupa un amplio nicho y se encuentra en un conjunto continuo de formaciones boscosas abiertas y caducifolias. Áreas urbanas y los ambientes perturbados también son hábitats frecuentes de este marsupial (Fonseca et al., 1982). *Didelphis albiventris* es un marsupial generalista y omnívoro, una especie que come invertebrados, frutas y pequeños vertebrados y ocasionalmente carroña y partes de plantas (Santori y Moraes, 2006). Su comportamiento también es considerado oportunista, porque se

alimenta tanto de vegetales como de animales, dependiendo de la disponibilidad en su entorno o estacionales variaciones en la oferta de fruta (Lessa y Costa, 2010).

*Dasypus novemcinctus* (Tatú), pertenece a la familia Dasypodidae. En Norteamérica aparece en desiertos arbustivos, mientras que en Argentina y Uruguay se la encuentra en mayor medida asociada a zonas arboladas y pajonales de inundación. Evita áreas abiertas de pastizal, donde son más frecuentes *D. hybridus*. Es solitario y preferentemente de actividad nocturna. Incluye en su dieta insectos, anfibios, reptiles, huevos y pichones de aves, así como crías de micromamíferos. En menor medida puede ingerir frutos, raíces y semillas (Parera, 2002).

### Insectívora

*Dasypus hybridus* (Mulita), su distribución abarca el sur de Paraguay, todo Uruguay, sur de Brasil y este de Argentina, encontrándose fundamentalmente en áreas abiertas cubiertas de pastizales (González y Martínez-Lanfranco, 2010). En cuanto a la composición de la dieta en esta especie, sólo se han hecho aportes preliminares (Abba y Cassini, 2008), a partir de datos de evidencias indirectas registradas en el noreste de la provincia de Buenos Aires. Los ítems principales de la dieta de la mulita incluyen material vegetal, seguidos por hormigas y coleópteros (Abba et al., 2011), para Uruguay se reportó que se alimenta mayormente de insectos y en menor medida de material vegetal (Stumm et al., 2023).

### Herbívora

La alimentación del guazubirá (*Subulo gouazoubira*) se basa principalmente en gramíneas, frutos y ramas de árboles y arbustos (Achaval et al., 2007). Del total de los géneros que se registraron en la dieta de *Subulo gouazoubira*, predominaron los de hábitos arbustivos (7 géneros), seguidos por las herbáceas (5 géneros) y los árboles (4 géneros). Las plantas acuáticas se encontraron en muy baja proporción (1 género). Los pastos nativos e introducidos producen gran cantidad de forraje

disponible para los rumiantes, sin embargo, el guazubirá no hace un uso intensivo de ellos debido a sus hábitos alimenticios, ya que prefieren el ramoneo y las hierbas (Bruno, 2022). Este ciervo consume tanto plantas nativas como exóticas, lo que refleja la capacidad de adaptación de esta especie a las modificaciones ambientales e influencias antropogénicas (Voglioti, 2003).

## 1.5 Objetivo general

Evaluar las relaciones tróficas en una zona asociada a una ruta de medianos y grandes mamíferos mediante la caracterización por isótopos estables. Además, se pretende explorar la influencia de los tipos de suelo y atributos del paisaje en la distribución espacial de los valores isotópicos en las especies atropelladas.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar los atributos del paisaje incluyendo tipos de suelo y variables ambientales en cada sitio de colecta dentro de la zona de influencia de las rutas.
2. Determinar las posiciones tróficas de las especies de mamíferos que co-ocurren en la zona de influencia a rutas.
3. Comparar los nichos tróficos isotópicos en términos de amplitud y grado de solapamiento entre las especies que co-ocurren en la zona de influencia a la ruta.
4. Cuantificar la utilización de recursos alimenticios entre las especies de mamíferos que co-ocurren en la zona de influencia a la ruta.
5. Evaluar si existe una distribución espacial de los isótopos estables asociados a los atributos del paisaje de la zona de influencia a rutas, incluyendo usos de suelo y variables ambientales.

## Hipótesis

De acuerdo con evidencia previa que muestra una dieta variada en medianos y grandes mamíferos, será posible identificar diferencias en la dieta entre las especies (en términos de amplitud de nichos y de utilización de recursos). Además, se espera una asociación entre los usos del suelo, atributos del

paisaje y los valores isotópicos, reflejada en las variaciones isotópicas entre especies.

### Preguntas a responder

¿Cuál es la posición trófica predominante de los mamíferos en la zona de estudio?

¿Cómo es la repartición de recursos entre las diferentes especies de mamíferos atropellados?

¿Cuáles son los hábitos alimenticios principales de las especies de mamíferos observadas?

¿Existe una asociación clara entre los tipos de suelo presentes en el paisaje y los valores isotópicos encontrados en los mamíferos atropellados?

## 2. Materiales y Métodos

### 2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en un tramo de 80km aproximadamente, a lo largo de una ruta nacional que va desde la Ciudad de Rocha a la Ciudad de Castillos (ruta N°9), departamento de Rocha en Uruguay. Se estudió la comunidad de medianos y grandes mamíferos atropellados muestreando en agosto 2020, abril, junio, setiembre y octubre 2021, y febrero 2022. Esta ruta se eligió pues presenta una importante heterogeneidad de ecosistemas, que se refleja en una gran biodiversidad (DINAMA, 2018), varias de las áreas protegidas del SNAP (Sistema Nacional de Áreas Protegidas) y además porque en trabajos anteriores se muestra como una de las que genera mayor mortandad (Serrón et al., 2020) (Figura 1). Esta área presenta varias actividades económicas y sociales, que constituyen la base física y ecológica para el desarrollo de la pesca, el turismo, la agricultura, la silvicultura y las actividades urbanas (Nin et al., 2015). El uso predominante del suelo es la ganadería extensiva, seguido de la forestación y la agricultura, mientras que el uso urbano representa un pequeño porcentaje (1%) del área total (Rodríguez-Gallego et al., 2017). Al igual que

en otras regiones de Uruguay, esta zona ha experimentado un aumento en el área ocupada por la agricultura intensiva y la forestación desde 1997 (DINAMA, 2018) (Figura 1).

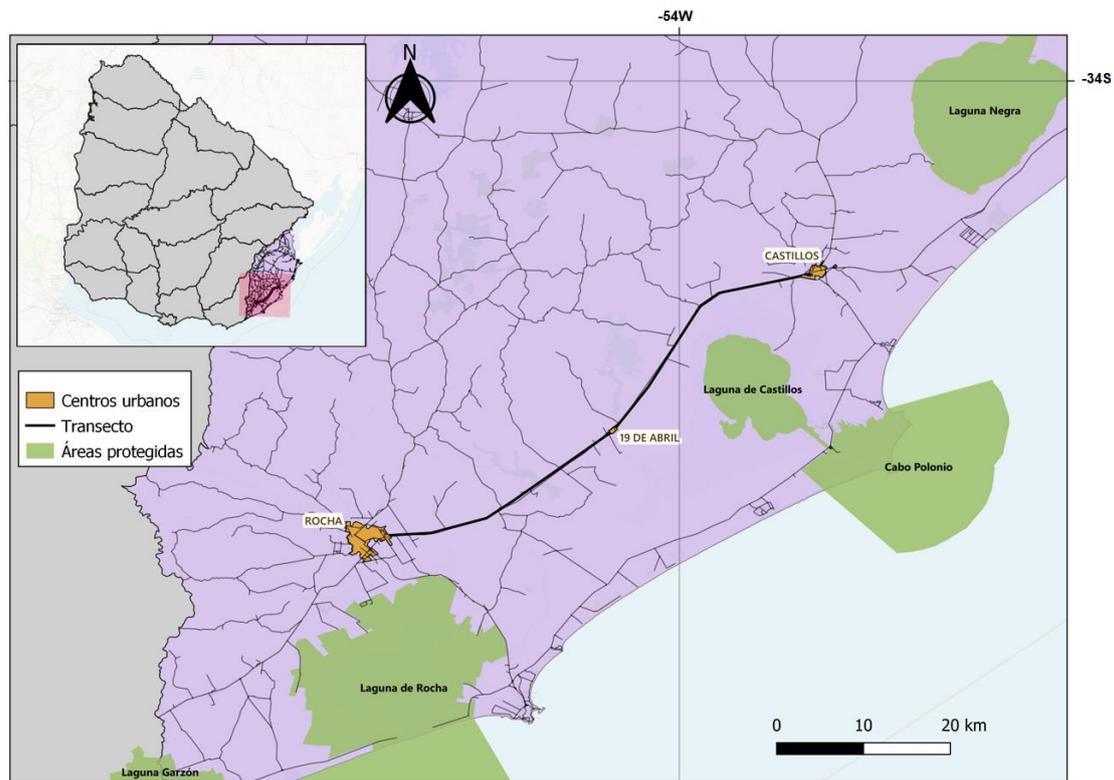


Figura 1. Área de estudio indicando sección de la ruta N.º 9, en el departamento de Rocha, Uruguay. El transecto se marca con una línea de color negro, además en color verde las áreas protegidas y en naranja los centros urbanos.

## 2.2 Análisis de imágenes satelitales para la caracterización de los usos de suelo

Se utilizó el software de información geográfica libre Qgis, versión 3.14.1 ([www.qgis.org](http://www.qgis.org)) y el complemento: "Semi-Automatic Classification", para la generación del modelo de clasificación supervisada. Para esto se realizó una Interpretación Visual de Imágenes Satelitales con imágenes del año 2020 Sentinel 2, descargadas de la página web "<https://sentinel2explorer.esri.com/>". Para esto se generó un mosaico con las imágenes satelitales previamente seleccionadas, y se creó un

archivo único (mosaico) conteniendo los datos necesarios para crear el mapa (Chuvieco, 1998).

Se evaluaron diferentes criterios definidos por Chuvieco en 1998 (Figura 2) en las imágenes como:

*Brillo:* esto tiene que ver con las características de reflectividad de las superficies. Cuanta más luz refleje una superficie, con mayor brillo se la observará; y por el contrario, superficies con mayor absorción, se verán más oscuras.

*Color:* se generarán imágenes a color en tres combinaciones distintas: Color natural, Infrarrojo color y Falso color real. Cada una de estas permite diferenciar mejor cada categoría a analizar.

*Forma de objetos:* La forma permite identificar ciertos objetos a partir de visualizar sus contornos. Esto es más simple de reconocer mientras mayor sea la resolución espacial de la imagen y/o mayor sea el tamaño del objeto.

*Textura:* permite identificar y diferenciar elementos considerando la rugosidad o suavidad observable en la imagen.

*Sombra:* la sombra que genera un determinado objeto ayuda a identificar sus características (Figura 2).

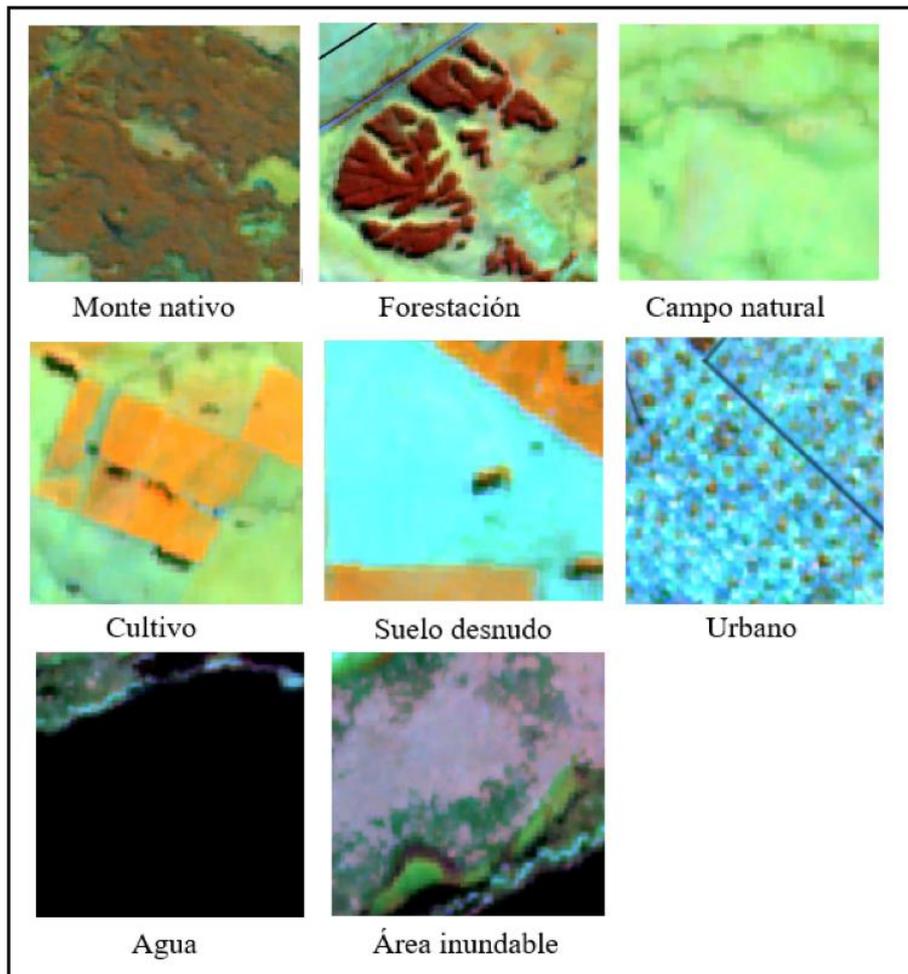


Figura 2. Interpretación visual de cada una de las categorías del modelo de clasificación supervisada para el análisis de uso de suelo. Se observan las diferencias para cada una de las clases declaradas.

Con estos criterios fueron delimitadas las clases referidas en la leyenda. Con esta información se generaron archivos vectoriales en formato “.shp”. Esto se realizó en un buffer de distancia de 4km a cada lado de la ruta (incluyendo el área entre el alambrado y la ruta). Se generaron categorías de: Agua, Forestación, Monte nativo, Área urbana, Cultivo invierno, Cultivo verano, Doble cultivo, Suelo desnudo, Campo natural, Zona inundable (Figura 2). Para los casos de la clase de cultivo se

observaron dos imágenes satelitales una en la época de verano y otra en la época de invierno. Si el cultivo estaba en la misma área en ambas épocas se identificaba como doble cultivo, asimismo si solo se visualizaba en la imagen de verano se colocaba como cultivo de verano y lo mismo para la época de invierno con el cultivo de invierno.

La validación del mapa de uso y cobertura se llevó a cabo con la observación y captura de puntos de muestreo en campo. Para estos casos se emplearon estadísticas como la fiabilidad general del mapa, fiabilidad por clases, evaluación de la confiabilidad temática y el índice de Kappa (Rosenfield y Fitzpatrick-Lins, 1986).

La evaluación de la confiabilidad temática consiste en comparar la información del mapa con información de referencia considerada muy confiable. Generalmente se basa en un muestreo de sitios de verificación, cuya clasificación se obtiene a partir de observaciones de campo o del análisis de imágenes más detalladas (con mejor resolución), que aquellas utilizadas para generar el mapa. Por ejemplo, se utilizan fotografías aéreas para verificar mapas generados a partir de imágenes de satélite de alta resolución como Landsat (Mas et al., 2003).

La exactitud de las clasificaciones fue evaluada mediante un análisis de las matrices de confusión, siendo éste el método más comúnmente utilizado para validar este tipo de modelos. Dicha matriz contiene información sobre los valores totales o porcentajes de datos observados y estimados para cada característica o propiedad que se clasifique, y a partir de ésta se pueden calcular distintos parámetros que indican la precisión de la clasificación (Willington et al., 2013).

A su vez se calculó el índice kappa ( $\kappa$ ), el cual computa la concordancia entre la imagen clasificada y la realidad observada debido únicamente a la exactitud de la clasificación, suprimiendo el acuerdo que cabría esperar simplemente por azar. Para la interpretación del valor del índice  $\kappa$ , Monserud y Leemans (1992) propusieron el uso de una escala donde valores menores a 40% se clasifican como pobres, 40-55% suficientes, 55-70% buenos, 70-85% muy buenos y mayores a 85% excelentes.

### 2.3 Muestreo: colecta de pelos de mamíferos y de recursos alimenticios

En cada muestreo se recorrió el trayecto con vehículo a una velocidad de 50 - 60 km/h, para lograr detectar todos los individuos atropellados. Cada vez que se encontró un animal se detuvo y se completó una planilla con la siguiente información: coordenadas del registro, nombre de la especie, juvenil o adulto, estado del cuerpo y uso de suelo alrededor. Después se retiró el animal de la ruta para evitar contabilizarlo en las próximas salidas.

Se recolectaron muestras de pelo de la parte espinal de los mamíferos atropellados (Darimont y Reimchen, 2002) teniendo como criterio obtener pelo originado en la misma región corporal, con una suficiente cantidad, y visiblemente libres de material externo como sangre o suciedad. Dado que no se encuentra en la literatura tasas de crecimiento del pelo para las especies que ocurren más atropelladas en Uruguay se consideraron tasas de crecimiento de la especie *Canis lupus* de 0.37-0.49 (mm /día) para las especies de Zorros (McLaren et al., 2015; Newsome et al., 2010). El pelo fue colectado considerando 1cm desde el extremo proximal (cerca de la raíz), y posteriormente envuelto en cinta de microporos para anclar los mechones, almacenado en una bolsa de plástico para el análisis.

Además de las muestras de pelo se colectaron muestras de potenciales recursos alimentarios representativas del área y que sea importante en la dieta de los mamíferos de la zona. Para esta selección se consideró la vegetación más representativa mediante visualización en el terreno, esto se hizo a lo largo de todo el trayecto. Se tomaron muestras de las siguientes categorías representativas: insectos, semillas, frutos, y hojas de grupos de vegetación más dominantes del área. Además se recolectaron potenciales presas como: micromamíferos (pelo) y aves (plumas), también encontradas atropelladas. Estas categorías de dieta han sido utilizadas para permitir una categorización robusta en gremios para mamíferos terrestres incluyendo insectívoros, frugívoros y folívoros (Kissling et al. 2014).

## 2.4 Procesamiento de las muestras y análisis isotópicos

El procedimiento de preparación se realizó como se detalla en O'Connell y Hedges (1999) y Hobson et al. (2000). Los pelos y las plumas se procesaron mediante una solución de Cloroformo:Metanol (2:1) quedando éstos cubiertos completamente durante una hora para remover aceites alojados en la superficie. Posteriormente se dejaron secar en una estufa a 25-30°C durante 24 horas. Finalmente, las muestras se molieron con mortero de ágata y pesaron aproximadamente 1mg de muestra para finalmente ser encapsuladas en cápsulas de estaño previo a su envío al laboratorio para el análisis isotópico (Hobson et al., 2000; Holá et al., 2015). Las muestras de vegetación se dejaron secar a temperatura ambiente, para luego molerlas y pesarlas y finalmente encapsular entre 1- 3mg. El análisis de isótopos estables de las muestras de vegetación, las de pelo y plumas se realizaron en el laboratorio de Isótopos estables de la Universidad de California: UC Davis Stable Isotope Facility, utilizando un analizador elemental PDZ Europa ANCA- GSL conectado al espectrómetro de masas de relaciones isotópicas PDZ Europa 20–20, y calculados mediante la construcción de curvas de calibración respecto a materiales de referencia estándares conocidos y blancos de corrección. Estos materiales de referencia han sido previamente calibrados con materiales de referencia internacionales, incluyendo: IAEA-600, USGS-40, USGS-41, USGS-42, USGS-43, USGS-61, USGS-64 y USGS-65. Las relaciones isotópicas se expresaron en la notación delta ( $\delta$ ), como variación por mil (‰), definida por la ecuación:  $[(R_{muestra}/R_{estandar}) - 1] \times 1000$ , donde R es la relación isotópica entre  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  para carbono y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  para nitrógeno en la muestra analítica y en el estándar de medición internacional, incluyendo el Viena-Pee DeeBelemnite (V-PDB) para carbono y nitrógeno atmosférico para nitrógeno (Morales y Cienfuegos 2001).

## 2.5 Análisis de datos

Las muestras recolectadas fueron combinadas tanto las de diferentes años como las de los diferentes sitios de muestreo para cada especie para poder obtener un n representativo de su dieta. De esta forma se realizaron las diferentes metodologías detalladas a continuación.

Con los registros espaciales de mamíferos se realizó un análisis de ocurrencia espacial de las muestras con los usos de suelo adyacentes a la ruta (resultado del modelo de clasificación supervisada). Además, se identificó el porcentaje de uso para cada individuo en un buffer circular de 4km alrededor del punto de colecta.

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar diferencias en los valores isotópicos  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre las especies de mamíferos por un lado y por otro lado entre los diferentes recursos incluyendo plantas C3, C4, insectos, aves, y micromamíferos. Para los casos donde se encontraron diferencias significativas entre estos, se realizaron comparaciones múltiples post hoc por medio del Test HSD de Tukey (Zar 1999). Los análisis fueron considerados estadísticamente significativos para un valor de  $P < 0,05$  y los análisis estadísticos se realizaron con el programa de código abierto y libre R (R-Core Team, 2022).

Para la evaluación de la estructura trófica se consideraron los siguientes parámetros: posición trófica, cuantificación de la amplitud de áreas de nichos isotópicos, solapamientos de nicho isotópico entre especies y composición relativa de dietas.

### Posición trófica

Para estimar la posición trófica de cada especie se utilizó la fórmula basada en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  siguiendo la ecuación propuesta por Post (2002):

$$PT_i = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_i - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}}) / \Delta n$$

Donde  $PT_i$  es la posición trófica promedio de la especie  $i$ ,  $\delta^{15}\text{N}_i$  representa el valor isotópico de la especie  $i$ ,  $\lambda$  es el nivel trófico del organismo que representa la línea de base del sistema,  $\Delta n$  es el fraccionamiento esperado para los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ . La línea de base fue fijada en 2 ( $\lambda$ ) ya que se consideró un organismo consumidor primario herbívoro (Guazubirá) el cual integra las diferentes vías de recursos basales tal como sugiere Post (2002). Esta línea de base fue seleccionada dado que representa el tipo de vegetación dominante en el área que es de tipo C3. Además no es esperable que la vegetación presente diferencias en los niveles de nitrógeno. Los datos de plantas C3 y C4 no mostraron diferencias significativas ( $p = 0.10$ ).

## Cuantificación de la variación de nichos isotópicos y solapamientos entre especies

Para evaluar la superposición del uso de recursos entre los mamíferos se calculó el tamaño y la superposición de los nichos isotópicos usando el método del estimador de kernel (KUD: kernel Utilization density), implementado a través del paquete rKIN de R (Eckrich et al., 2020). Los métodos basados en kernel se distinguen entre los estimadores no mecanicistas porque están libres de las influencias del tamaño y la ubicación de la cuadrícula. Las métricas también son menos sensibles a los valores extremos, funcionan bien con datos multimodales y puede proporcionar estimaciones basadas en contornos específicos (Börger et al., 2006). Para este análisis se utilizaron todas las especies que tenían un  $N > 2$  por las características estadísticas del modelo. Las comparaciones de amplitud de nicho y solapamiento se hicieron solo con el contorno del 50%, que representa el uso básico del recurso, y el contorno del 95%, para abarcar la gama completa del nicho trófico isotópico (Magioli et al., 2021)

## Composición de dietas

Los modelos de mezcla de isótopos estables son herramientas importantes en los estudios de ecología trófica que permite estimar cuantitativamente la composición de las dietas de los consumidores. Recientemente, los modelos de mezcla de isótopos basados en la inferencia bayesiana se han destacado al proporcionar inferencias sólidas sobre las dietas de los consumidores (Kadye et al., 2020).

Se utilizó el paquete “simmr” de R para elaborar el modelo de mezcla bayesiano para estimar la proporción de recursos en la dieta de cada especie de mamíferos. Se utilizó la configuración predeterminada de “simmr” para el número de iteraciones (10.000), y el Método de Monte Carlo basado en cadenas de Markov utilizadas para estimar las contribuciones dietéticas medias de los recursos basales a los consumidores primarios y presa a los depredadores (Burdon et al., 2020).

Los valores de factores de enriquecimiento trófico (TEF) se tomaron del trabajo de Codron et al. (2007) y sus referencias considerando muestras de pelo, siendo para herbívoros  $\Delta\delta^{15}\text{N}=3.1\text{‰}$ ;  $\Delta\delta^{13}\text{C} +2.9\text{‰}$  y carnívoros  $\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$  y  $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$  (Tabla 1). Los recursos alimentarios se agruparon en grupos ecológicamente significativos para mejorar el rendimiento del modelo (Nielsen et al., 2018) incluyendo plantas C3, plantas C4, insectos, aves, y micromamíferos. Para cada especie (a excepción de las especies de Zorro que se agruparon para los modelos) se utilizaron los recursos y fraccionamientos que se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1. Valores promedios de fraccionamientos para las especies de este estudio y sus recursos utilizados en los modelos de mezcla bayesianos para cuantificar sus contribuciones en las dietas.

<b>Especie</b>	<b>Recursos</b>	<b>Fraccionamiento</b>	<b>Bibliografía</b>
Hurón ( <i>Galictis cuja</i> )	Insectos, aves, micromamíferos	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	Kraus y Rodel 2004, Zapata et al., 2005, Sade et al., 2012
Zorrillo ( <i>Conepatus chinga</i> )	Plantas C3 y C4, insectos, aves, micromamíferos	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	Novaro et al. 2000; Donadio et al. 2004, Zeballos et al., 1998
Mano pelada ( <i>Procyon cancrivorus</i> )	Plantas C3 y C4, insectos, aves	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	Emmons y Feer, 1999, Días y Bocchiglieri, 2015
Zorro de campo ( <i>Lycalopex gymnocercus</i> )	Plantas C3 y C4, insectos, aves, micromamíferos	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	Vuillermoz, 2001; García y Kittlein, 2005
Zorro de monte ( <i>Cerdocyon thous</i> ).	Plantas C3 y C4, insectos, aves, micromamíferos	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	Jácomo et al. 2004; Macdonald y Courtenay 1996; Santos y Hartz, 1999
Comadreja mora ( <i>Didelphis albiventris</i> )	Plantas C3 y C4, insectos, aves, micromamíferos	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	(Santori y Moraes 2006).
Tatú ( <i>Dasyus novemcinctus</i> )	Plantas C3 y C4, insectos, aves, micromamíferos	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	Parera, 2002
Mulita ( <i>Dasyus hybridus</i> )	Plantas C3 y C4, insectos	$\Delta\delta^{15}\text{N}=+2.6\text{‰}$ y $\Delta\delta^{13}\text{C}=3.4\text{‰}$ .	Abba et al., 2011, Stumm et al 2023
Guazubirá ( <i>Subulo gouazoubira</i> )	Plantas C3 y C4	$\Delta\delta^{15}\text{N}=3.1\text{‰}$ ; $\Delta\delta^{13}\text{C} +2.9\text{‰}$	Achaval et al., 2007; Bruno, 2022

## Relación entre isótopos y usos del suelo

La relación entre los valores isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) y los atributos ambientales (uso de suelo del año 2020) fueron modeladas mediante procedimientos de ajuste de regresión lineal. Se comparó el valor de isotopo  $\delta^{13}\text{C}$  y el de  $\delta^{15}\text{N}$  de cada individuo con el porcentaje de uso de suelo para la clase Monte nativo, dentro del buffer de 4km de ocurrencia del punto donde fue registrado. Estos análisis se realizaron para la especie Zorrillo, la especie con mayor número de muestras

Los Modelos Lineales Generalizados (GLM, del inglés Generalized Linear Model) son extensiones matemáticas de modelos lineales que no obligan a los datos a escalas no naturales y, por lo tanto, permiten estructuras de varianza no lineales y no constantes en los datos (Hastie y Tibshirani, 1990). Se basan en una supuesta relación (llamada función de enlace; ver más abajo) entre la media de la variable de respuesta y la combinación lineal de las variables explicativas. Se puede suponer que los datos provienen de varias familias de distribuciones de probabilidad, incluidas las distribuciones normales, binomial, Poisson, binomial negativa o gamma, muchas de las cuales se ajustan mejor a las estructuras de error no normales de la mayoría de los datos ecológicos. Por lo tanto, los GLM son más flexibles y adecuados para analizar las relaciones ecológicas, que pueden estar mal representadas por las distribuciones gaussianas clásicas (ver Austin, 1987)

El coeficiente de determinación, también conocido como R cuadrado, es una medida comúnmente utilizada para evaluar el ajuste de un modelo lineal generalizado (GLM). El R cuadrado se calcula como la proporción de la variabilidad total en la variable de respuesta que es explicada por el modelo. Es decir, indica la proporción de la variabilidad de la variable dependiente que es explicada por las variables independientes (Kutner et al., 2004). Para analizar el ajuste de los modelos se tomó el siguiente criterio: Si el valor de R cuadrado es alto ( $>0.5$ ), significa que el modelo puede explicar una gran parte de la variabilidad en los datos y que es probable que el modelo tenga un buen ajuste para los datos observados. Por otro lado, si el valor de R cuadrado es bajo, esto sugiere que el modelo no explica bien la variabilidad en los

datos y que puede ser necesario buscar otras variables independientes o incluir términos adicionales en el modelo (Yuan et al., 2019).

### Creación de la matriz con las variables seleccionadas para la modelización de variables ambientales y variables de isótopos estables

Se generó una matriz, que se formó a partir de todos los registros recolectados. Por un lado, variables explicativas ambientales como temperatura, precipitación, evapotranspiración, radiación, humedad, pendiente, altura, características de suelo, usos de suelo, distancias (distancia a caminos, distancia a rutas, distancia a centros urbanos, distancia a ríos, distancia a costa) (Anexo 1) estas fueron cedidas por el Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio (LDSGAT-FCIEN). Las mismas estaban agrupadas en cuadrículas de 1 km<sup>2</sup>, se extrajeron los valores de las variables para cada registro, con el programa QGIS. Por otro lado, las variables de uso de suelo resultado del modelo de clasificación supervisada: Agua, Área urbana, Campo natural, Cultivo Invierno, Cultivo verano, Doble cultivo, Forestación, Monte nativo, Suelo desnudo, Zona inundable en porcentaje de superficie. Conjuntamente, se crearon variables relacionadas con el análisis de isótopos como lo fueron: valor de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , posición trófica, área de elipses de nicho y proporción de cada recurso en la dieta (Planta C3, Planta C4, Insectos, Aves, Micromamíferos)

Esta tabla en formato CSV fue utilizada para entrenar y evaluar los modelos estadísticos utilizando el programa R. La matriz estaba compuesta de 67 variables: 47 ambientales (temperatura, humedad, etc), 9 de porcentaje de uso de suelo (resultado del modelo de clasificación supervisada), 11 isotópicas ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , nivel trófico, proporción de recursos en la dieta, tamaño de elipses de nicho para cada especie). En una primera instancia las variables de respuesta de interés fueron la posición trófica y el área de elipse (95%), para cada uno de los individuos (el valor se tomó por especie (N = 9) y se repitió para cada individuo). En segunda instancia se utilizaron solo las variables de porcentaje de uso de suelo resultado del modelo de

clasificación y como variable de respuesta los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (un valor específico para cada individuo).

El algoritmo escogido para analizar la importancia de las variables en relación con el área de nicho y a la posición trófica fue el Random Forest (Breiman, 2001), utilizando el paquete Random Forest desarrollado por Liaw et al. en 2002. Es un método que combina las predicciones de numerosos árboles, con el fin promediar diversos modelos con alta varianza, es decir cuando estos son sensibles a pequeñas variaciones en los datos de entrada, fluctuando en función de estos, pero aproximadamente imparciales, y con esto reducir la variabilidad de los árboles individuales (Breiman, 2001). Estos son construidos utilizando un método de remuestreo (Bootstrap), que consiste en obtener muestras aleatorias con reemplazamiento de los datos originales (es posible incluir el mismo dato varias veces), siendo esas muestras de igual tamaño  $N$  que el conjunto de datos original. Aproximadamente un tercio de los casos quedan fuera de la muestra de bootstrap y no se utilizan en la construcción del árbol. En cada nodo sólo un pequeño número de variables explicativas son escogidas al azar (ej. raíz cuadrada del número total) para determinar la mejor partición, esta se entiende como la división de un conjunto de datos en subconjuntos, con elementos distintos entre sí y además no vacíos. Las observaciones que no son sorteadas en las muestras bootstrap se llaman fuera de la bolsa ("out of bag"; OOB, Breiman, 2001). Las particiones para generar los árboles se realizarán mediante la maximización de la pureza de los nodos hijos.

El método Random Forest permite una estimación de la importancia relativa de cada variable. La importancia media en pureza que aporta una determinada variable será medida mediante el índice de Gini (i.e. el mismo utilizado para la construcción de los árboles). La importancia se construye en base a permutar las variables y evaluar su aporte a disminuir la impureza de las particiones con respecto a la variable original. Por ejemplo, permutar una variable importante hará que la misma no aporte a disminuir la impureza de los nodos hijos comparado con la variable original mientras que una variable poco importante, no mostrará grandes diferencias en su capacidad relativa para disminuir la impureza cuando es permutada (Hastie et al., 2001).

Para analizar el desempeño general del modelo, se utilizó el porcentaje de varianza explicada. En el contexto de Random Forest, el porcentaje de varianza explicada se calcula como la proporción de la varianza total de la variable dependiente (o la proporción de la variabilidad en la variable de respuesta) que es explicada por el modelo. Para calcular el porcentaje de varianza explicada en Random Forest, se utiliza una técnica conocida como "Out-of-Bag" (OOB) que consiste en evaluar el modelo en los datos que no se usaron durante el entrenamiento del modelo (Prasad et al., 2006)

## 3. Resultados

### 3.1 Análisis de uso de suelo

Se creó una base cartográfica digital con un detalle espacial cercano a 1:15.000, resultado del procesamiento de las imágenes satelitales con una resolución espacial cercana a los 10 metros. En el área de estudio, la mayor proporción de uso de suelo estuvo representada por el campo natural (61,79%), seguida de monte nativo (20,53%) y cultivo de invierno (9,53%; Figura 3; Tabla 2).

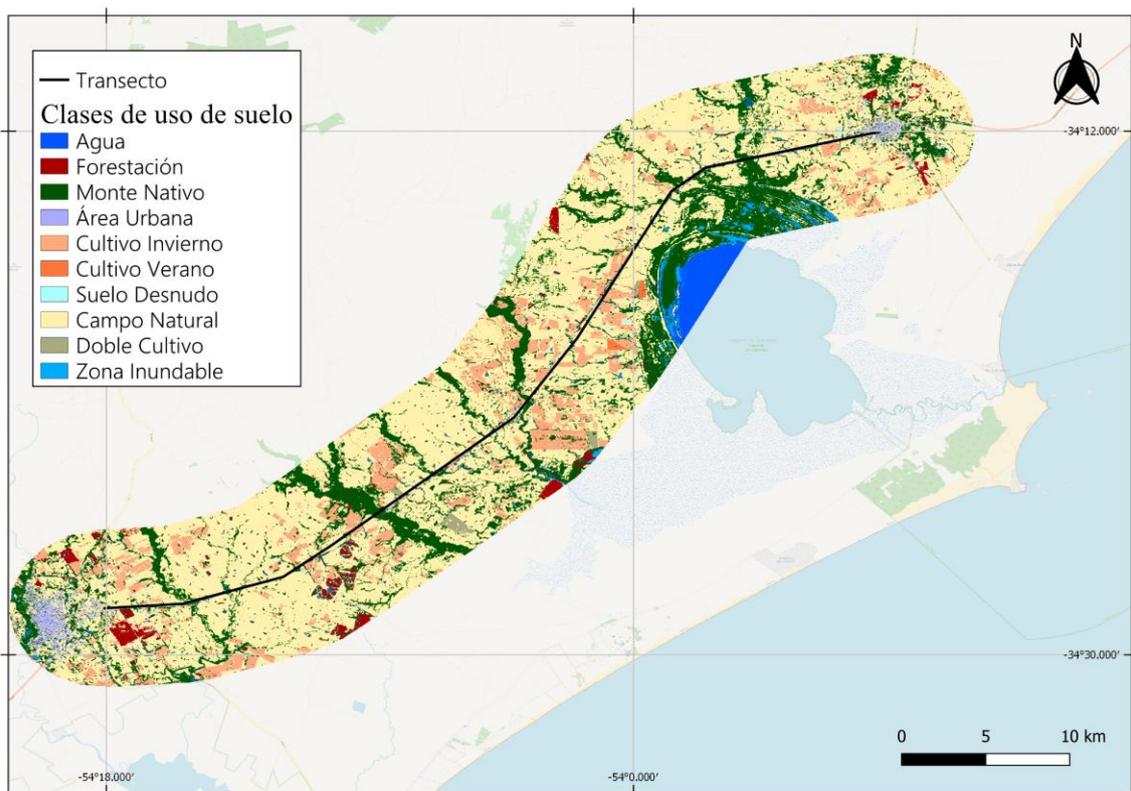


Figura 3. Mapa de uso de suelo para el área de estudio ubicada en la zona este Ruta 9 del Uruguay (2020-2021), resultado del modelo de clasificación supervisada.

Tabla 2. Área en metros cuadrados para cada clase de paisaje y porcentaje en relación con el total del área de estudio. La información corresponde al periodo agosto 2020 – enero 2021.

Clases	Área (m <sup>2</sup> )	%
Campo Natural	379498712	61.79
Monte Nativo	126112148	20.53
Cultivo Invierno	58544182	9.53
Agua	12405480	2.02
Forestación	12293563	2.00
Urbano	11895105	1.94
Zona inundable	7605693	1.24
Cultivo verano	2905639	0.47

Doble cultivo	2097474	0.34
Suelo desnudo	778702	0.13
<b>Total general</b>	<b>614136698 m<sup>2</sup></b>	<b>100%</b>

### Validación del modelo de clasificación supervisada

Por medio de la matriz de confusión (Tabla 3), se concluye que la cartografía generada posee una óptima exactitud global cercano al 92%. La interpretación de datos bajo el enfoque multitemporal se demuestra que la metodología aplicada favoreció la discriminación general de las coberturas.

- Los errores de discriminación de los cuerpos de agua, obedecieron a las variaciones espacio temporales que estos presentan, como sucede en las inundaciones.

- Los errores de omisión en la categoría forestación estuvieron principalmente ceñidos a la escasa o nula biomasa forestal para una parte o la totalidad del período de referencia contemplado.

Tabla 3. Matriz de confusión generada por el modelo. Se muestran los resultados de la cartografía generada (filas) y los datos tomados manualmente de imágenes satelitales (columnas) del tipo Sentinel 2 en el año 2020.

Clases	Agua	Forestación	Monte Nativo	Urbano	Cultivo Invierno	Cultivo verano	Suelo desnudo	Campo natural	Doble cultivo	Zona inundable	Total
Agua	21	4	0	0	0	0	0	0	0	0	25
Forestación	0	135	5	0	0	0	0	0	0	0	140
Monte Nativo	0	24	153	0	0	0	0	0	0	0	177
Urbano	0	0	5	80	0	0	0	0	0	0	85

Cultivo Invierno	0	3	0	0	98	0	0	0	0	0	101
Cultivo verano	0	0	0	0	19	101	0	0	0	0	120
Suelo desnudo	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	6
Campo natural	0	0	2	0	0	0	0	137	0	0	139
Doble cultivo	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Zona inundable	18	10	0	0	0	0	0	0	0	0	28
Total	39	180	160	0	98	0	0	137	0	0	614

Para la clasificación, el índice Kappa fue de 0,85; lo cual sugiere una precisión del 85% mejor que la esperada por asignación aleatoria de píxeles a las categorías. De acuerdo con la escala que frecuentemente se utiliza para expresar cualitativamente la concordancia en la clasificación (Landis y Kock, 1977) y basándose en dicho índice, se tiene una fuerza de concordancia muy buena.

### 3.2 Especies colectadas y distribución espacial

Se recolectaron un total de 57 individuos de mamíferos atropellados de nueve especies entre los años de 2020 a 2022 (Tabla 4). Las especies encontradas fueron: Zorrillo (n=16, 25,80%), Zorro sin identificar (n=15, 22,58%), Zorro de Monte (n=10, 20,96%), Hurón (n=4, 6,45%), Comadreja mora (n=3, 4,84%), Tatú peludo (n=3, 4,84%), Mano pelada (n=2, 3,23%), Zorro de campo (n=2, 3,23%), Guazubirá (n=1, 1,61%), Mulita (n=1, 1,61%). En relación con la dieta de estas especies, se identificaron 5 gremios tróficos: carnívoro (Hurón), herbívoro (Guazubirá), insectívoro (Tatú peludo, Mulita), omnívoro (Zorrillo, Zorro de campo, Zorro de monte, Zorro sp,

Mano pelada) y por último para las crías se definió la categoría lactante (Tabla 4; Tabla 4; Figura 4A).

Tabla 4. Especies recolectadas en el área de estudio, sobre la ruta número 9 (Rocha, Uruguay) en el periodo 2020-2022 para la realización de análisis de isótopos estables. Además se indica gremio trófico, familia, el orden según González (2001), y por último el número de individuos muestreados en el área de estudio (N).

Taxón/ Especie	Nombre común	Gremio trófico	N
Mephitidae Carnivora			
<i>Conepatus chinga</i>	Zorrillo	Omnívoro	<b>16</b>
Canidae Carnivora			
<i>Zorro sp.</i>	Zorro	Omnívoro	<b>15</b>
<i>Cerdocyon thous</i>	Zorro de Monte	Omnívoro	<b>9</b>
<i>Cerdocyon thous</i>	Zorro de Monte juvenil	Lactante	<b>1</b>
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Zorro de Campo	Omnívoro	<b>2</b>
Didelphimorphia Didelphidae			
<i>Didelphis albiventris</i>	Comadreja	Omnívoro	<b>3</b>
Mustelidae Carnivora			
<i>Galictis cuja</i>	Huron cría	Lactante	<b>3</b>
<i>Galictis cuja</i>	Huron Adulto	Carnívoro	<b>1</b>

Dasypodidae			
Cingulata			
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Tatú	Omnívoro	<b>3</b>
<i>Dasypus hybridus</i>	Mulita	Insectívoro	<b>1</b>
Procyonidae			
Carnivora			
<i>Procyon cancrivorus</i>	Mano Pelada	Omnívoro	<b>2</b>
Cervidae			
Artiodactyla			
<i>Subulo gouazoubira</i>	Guazubirá	Herbívoro	<b>1</b>

**TOTAL 57**

En cuanto a la distribución temporal de los registros, los meses que se encontraron más individuos fueron para el año 2020 el mes de agosto (9) y para los meses de junio (12) y octubre (13) del año 2021. Las menores cantidades fueron para el mes de agosto del 2020 (1) y setiembre (2) del año 2021 (Figura 4B).

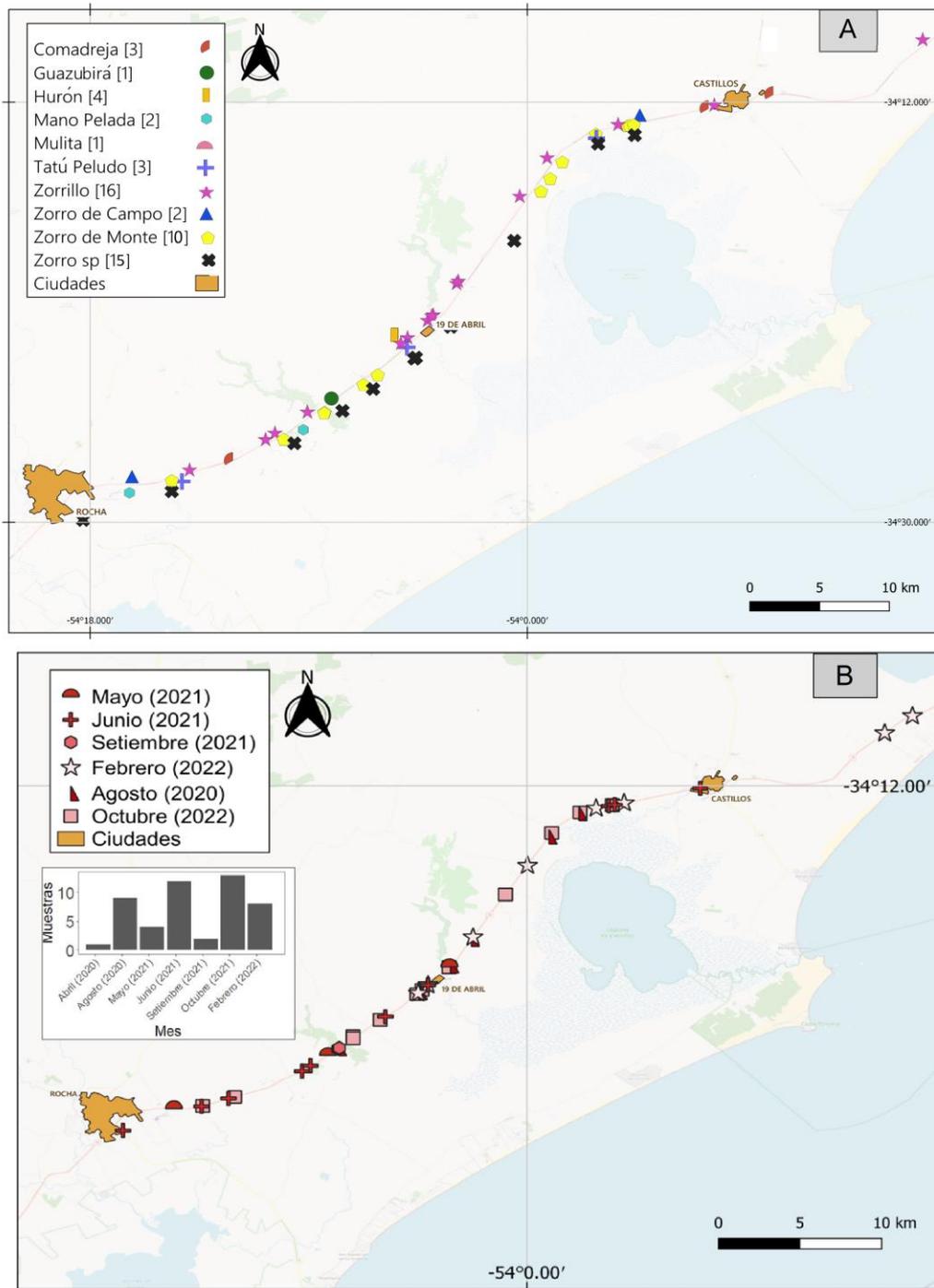


Figura 4. Distribución espacial y temporal de las muestras recolectadas de pelo en mamíferos atropellados por especie sobre la ruta número 9 (Rocha, Uruguay) y las ciudades cercanas en el periodo 2020-2022. A. Diferenciación por especie. B. Diferenciación por mes de colecta.

La distribución espacial de las especies presentó diferencias en la utilización de los usos de suelo. Los usos de suelo de suelo desnudo, zona inundable, doble cultivo y agua son los que tuvieron menor ocurrencia de mamíferos, con porcentajes menores a 1,5% para todas las especies (Figura 5; Tabla 2 - Anexo). Por otro lado, la categoría de campo natural fue la que registró las mayores ocurrencias de mamíferos atropellados registrando más del 50% en todas las especies seguida del monte nativo que registró entre el 11 y el 25% de ocurrencia de mamíferos (Figura 5). En este sentido, las especies Tatú (*Dasypus novemcinctus*) y Zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*) presentaron las mayores presencias en Campo natural registrando 60.19%, y 64.41% de porcentaje de este uso en el buffer analizado, seguida de la clase Monte nativo con un 11.70% y 16.07% respectivamente. La mayor ocurrencia en el uso de suelo forestación fue para el Mano Pelada con un valor de 4.01%. Para el uso de suelo urbano la Comadreja (*Didelphis albiventris*) es la que tiene un mayor valor de ocurrencia siendo de 3.34% en comparación del resto de las especies que tuvieron porcentajes inferiores (Tabla 2 - Anexo).

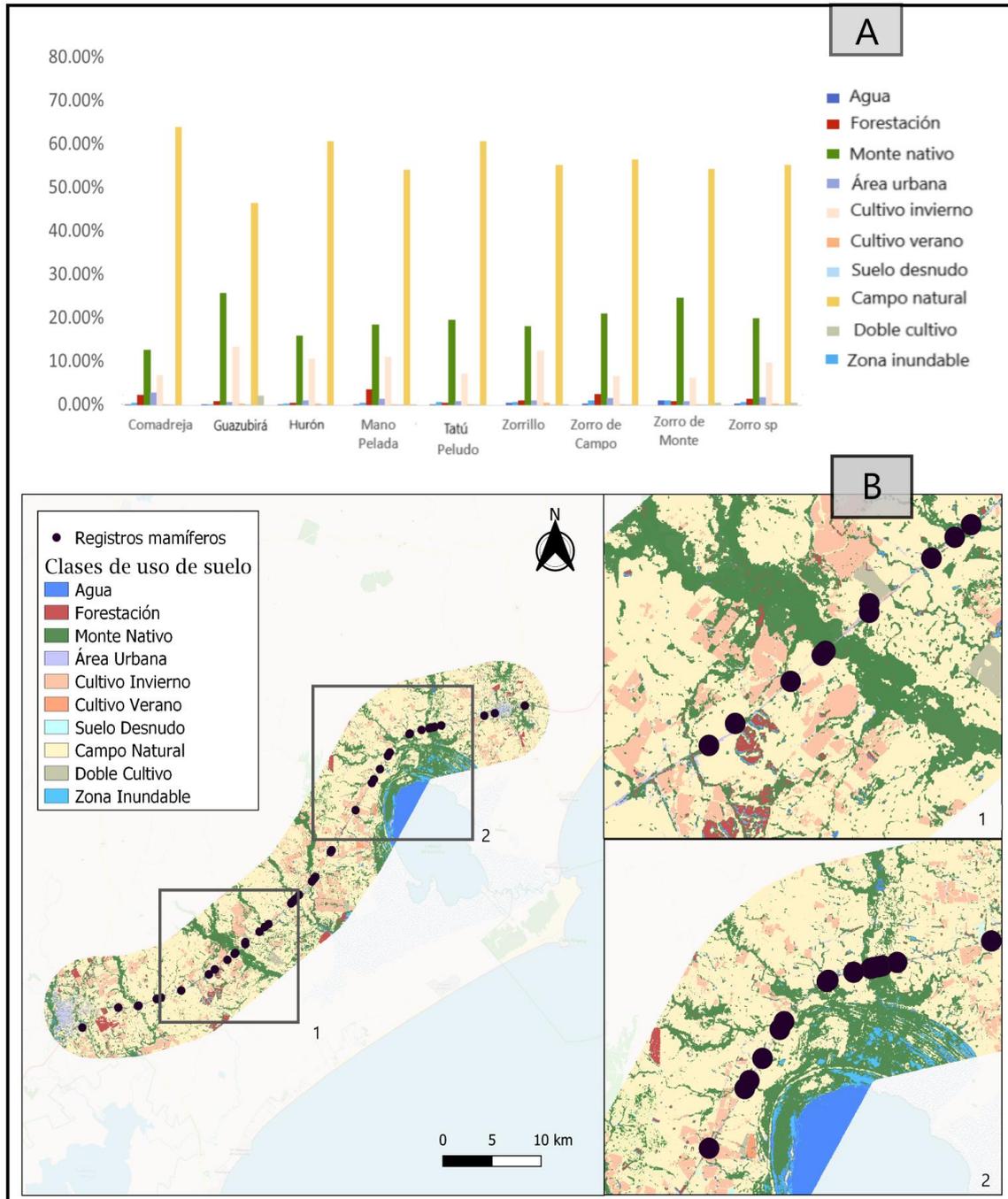


Figura 5. A. Porcentaje de superficie para cada categoría de uso de suelo para todos los buffers de 4 km circular para cada una de las especies en el área de estudio. B. Distribución espacial de los registros de mamíferos y los usos de suelo estudiados, para el año 2020-2022.

### 3.3 Valores isotópicos de los recursos

En relación con los valores isotópicos para las fuentes de recursos, el rango de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  estuvo entre  $-32.5\text{‰}$  para *Myrsine laetevirans* (media:  $-29.5\text{‰}$ , desvío estándar: 1.2) una planta C3 y  $-11.6\text{‰}$  para *Cynodon dactylon* una gramilla C4 (media:  $-14.8\text{‰}$ , desvío estándar: 0.7). El análisis de ANOVA para todos los grupos reveló que existen diferencias significativas entre los valores  $\delta^{13}\text{C}$  ( $F_{(5)} = 61.0$ ,  $p = 2e-16$ ). Particularmente, se observaron diferencias en  $\delta^{13}\text{C}$  entre las plantas C3 y las C4 (Tukey  $p = 0.0001$ ) y entre las aves y las plantas C3 y C4 ( $p = 0.0001$ ,  $p = 0.001$ ). Los valores intermedios de  $\delta^{13}\text{C}$  fueron registradas en aves, insectos y mamíferos pequeños (Figura 6A). Dado que no existieron diferencias significativas entre frutos y plantas C3 estos componentes fueron combinados para los futuros análisis de contribuciones relativas.

Por otro lado, el rango para los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en las fuentes de recursos estuvo entre  $-4.8\text{‰}$  para el fruto de *Butia capitata* (promedio  $\pm$  desvío estándar;  $1.5\text{‰} \pm 3.2$ ) y  $15.5\text{‰}$  para un coleóptero sin identificar (Tabla 1- Anexo; Figura 6B)). Las aves tuvieron los mayores valores que el resto de todas las fuentes ( $9.6\text{‰} \pm 4.0$ ), seguido de los mamíferos pequeños ( $8.6\text{‰} \pm 2.4$ ). El análisis de ANOVA para todos los grupos reveló que existen diferencias significativas de  $\delta^{15}\text{N}$  ( $F_{(5)} = 10.6$ ,  $p\text{-valor} = 0.001$ ). Las mayores diferencias fueron entre las plantas C3 y C4 con las aves (Tukey  $p\text{-valor} = 0.001$ ) y los insectos (Tukey  $p\text{-valor} = 0.0019$ ,  $p = 0.005$ ).

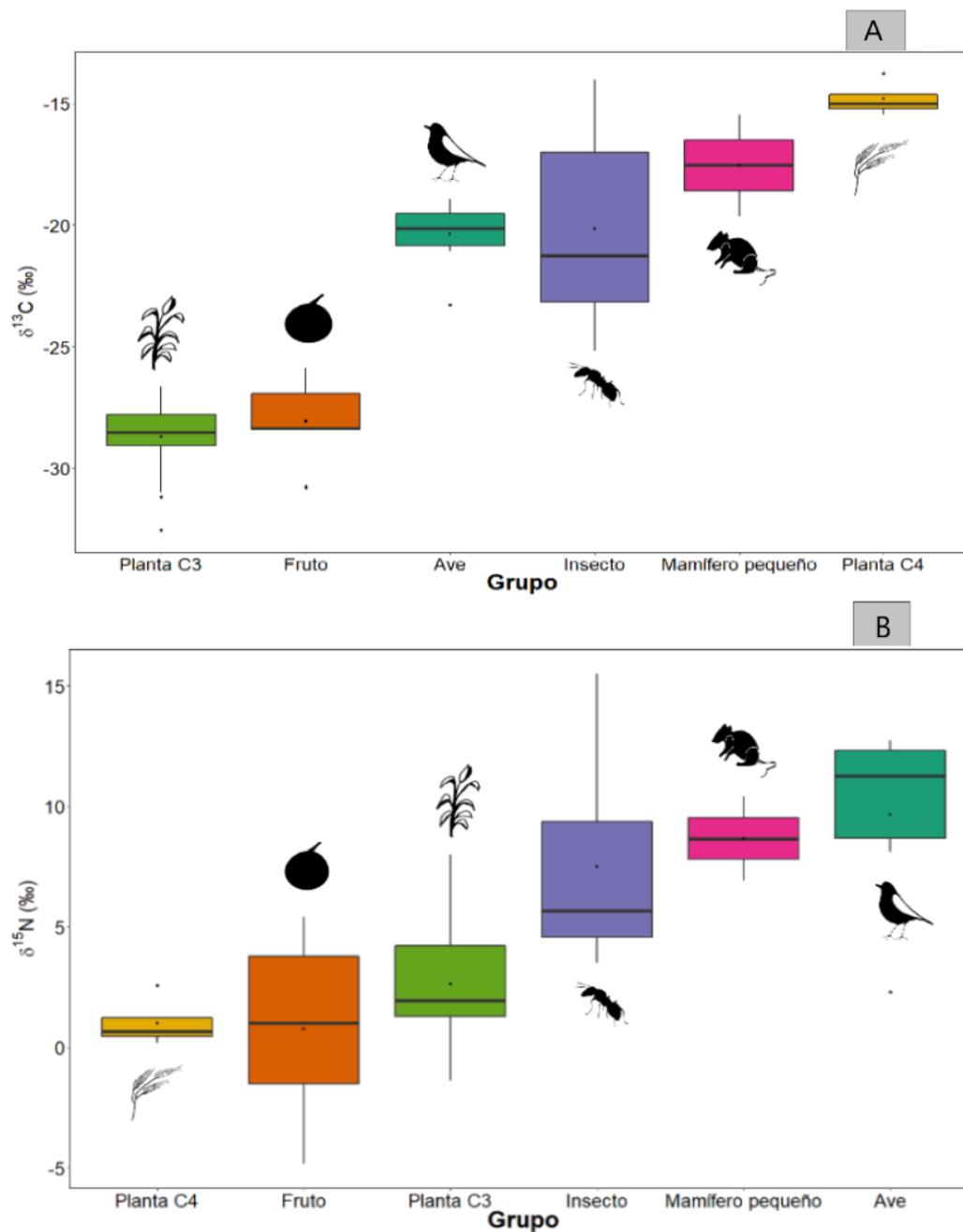


Figura 6. Gráfico de caja de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰; panel A) y de  $\delta^{15}\text{N}$  (panel B) para las distintas categorías de fuentes de recursos consideradas. Las letras corresponden al análisis de Tukey para similitudes entre grupos. En todos los casos los límites de los rectángulos representan el primer y el tercer cuartil, la línea horizontal oscura representa la mediana, y las líneas verticales representan los rangos de distribución con valores máximos y mínimos.

### 3.4 Valores isotópicos de las especies de mamíferos

Los mamíferos mostraron valores isotópicos contenidos en el espacio isotópico definido por las fuentes de recursos y definidos con un amplio rango que fue para el  $\delta^{13}\text{C}$  desde  $-26.5\text{‰}$  a  $-13.6\text{‰}$  y para  $\delta^{15}\text{N}$  desde  $7.1\text{‰}$  a  $14.4\text{‰}$ , incluyendo a las crías lactantes (Figura 7). El análisis de ANOVA mostró la existencia de diferencias significativas en los valores de isótopos entre las especies ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $F_{(9)} = 5.4$ ,  $p$  valor  $< 0.001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ :  $F_{(9)} = 7.6$ ,  $p$  valor  $< 0.001$ ).

Los mayores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  estuvieron representados por la especie hurón (promedio  $\pm$  desvío estándar;  $-15.5 \pm 0.0\text{‰}$ ) seguido del zorrillo ( $-18.1 \pm 1.8\text{‰}$ ) en comparación con el resto de los mamíferos. El menor valor de  $\delta^{13}\text{C}$  fue para el Guazubirá ( $-26.5 \pm 0.0\text{‰}$ ), seguido de Mano pelada ( $-21.3 \pm 1.6\text{‰}$ ), y el resto de las especies tuvieron valores intermedios incluyendo Zorros, Tatú, Mulita, Comadreja (Figura 8; Figura 9A).

Para el caso del  $\delta^{15}\text{N}$ , los ejemplares de hurones (adulto: media =  $13.1 \pm 0\text{‰}$ , crías: media =  $13.8\text{‰}$ ) tuvieron los mayores valores seguido de los Mano Pelada ( $12.3 \pm 0.1\text{‰}$ ), en comparación con el resto de todos los mamíferos. El menor valor de  $\delta^{15}\text{N}$  fue para el Guazubirá ( $7.1 \pm 0.0\text{‰}$ ), y se identificaron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  intermedios para el resto de las especies incluyendo Zorrillos ( $10.8 \pm 1.1\text{‰}$ ), Tatú ( $12.3 \pm 1.7\text{‰}$ ), Comadreja ( $11.5 \pm 0.7\text{‰}$ ) (Tabla 1- Anexo; Figura 8; Figura 9B).

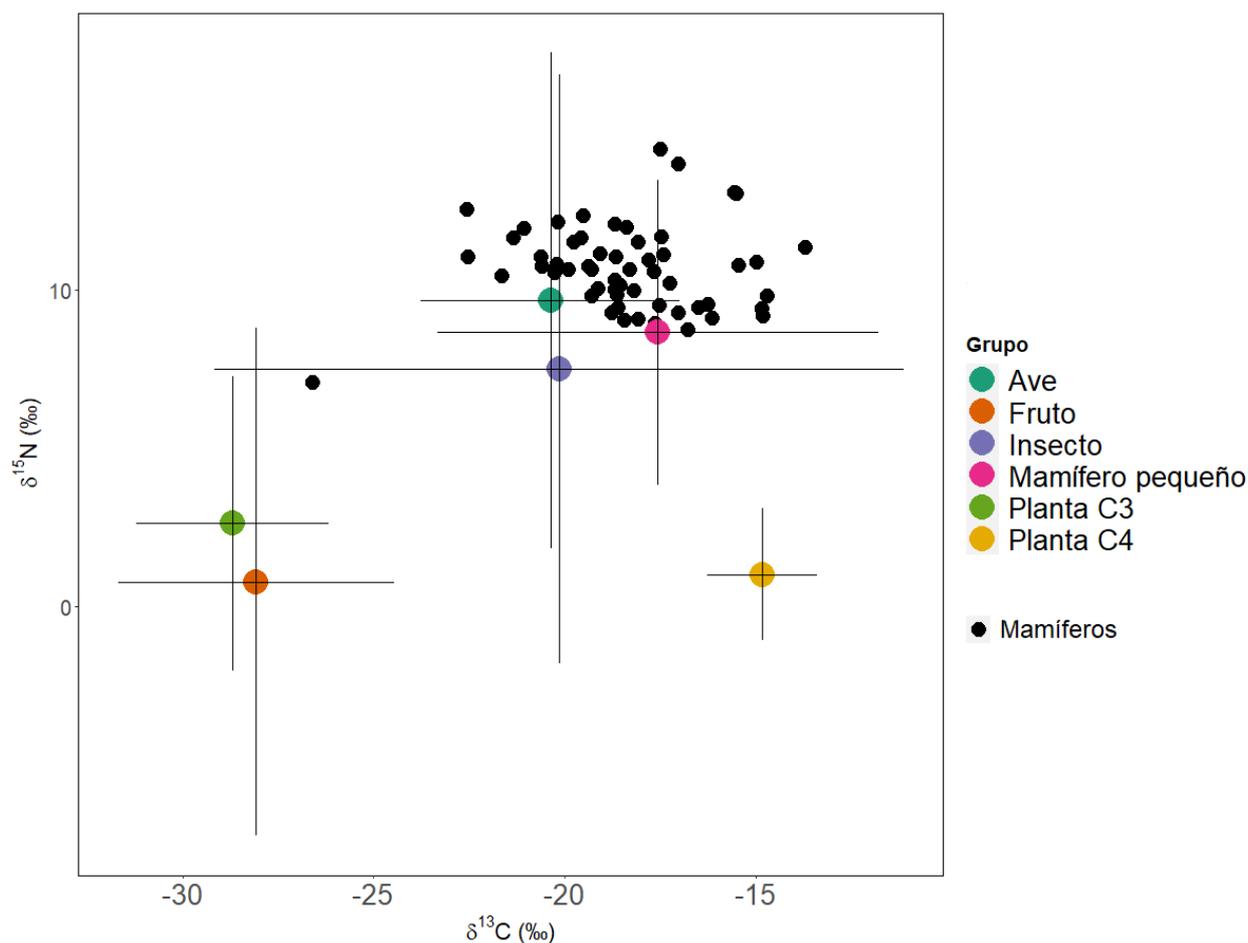


Figura 7. Gráfico de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para las muestras de fuentes de alimento basales recolectadas en la zona de influencia a ruta nacional en Rocha Uruguay durante el período 2019-2022. Se representan los registros de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en pelos de mamíferos y la agrupación de recursos en grupos funcionales.

Se identificaron cinco grupos funcionales para las especies recolectadas de mamíferos incluyendo carnívoro (Hurón (*Galictis cuja*), Herbívoro (Guazubirá (*Subulo gouazoubira*)), Insectívoro (Tatú (*Dasybus novemcinctus*) y Mulita (*Dasybus hybridus*), Lactante (crías de Hurón (*Galictis cuja*) y crías de Zorro de Monte (*Cerdocyon thous*), y por último Omnívoros (Comadreja (*Didelphis albiventris*), Mano Pelada (*Procyon cancrivorus*), Zorro de Monte (*Cerdocyon thous*) y Zorro de Campo (*Lycalopex gymnocercus*) y Zorrillo (*Conepatus chinga*)), (Figura 8).

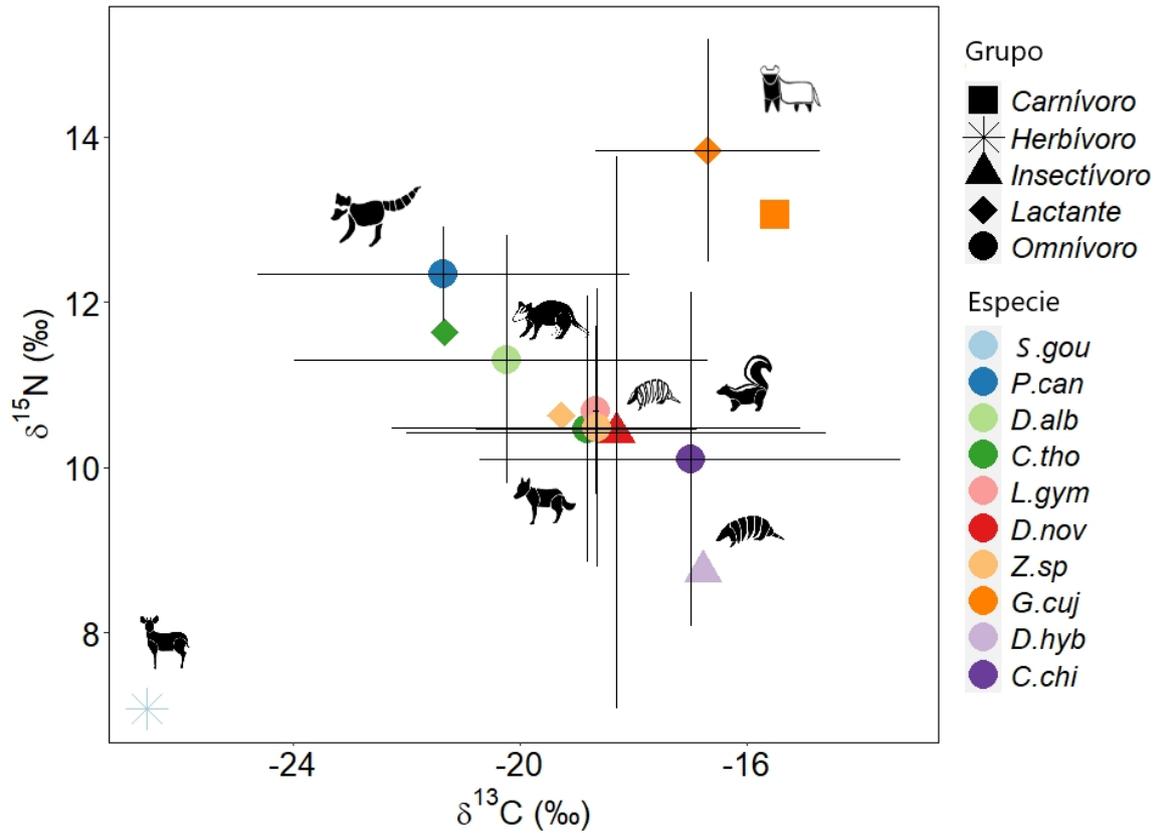


Figura 8. Valores promedios y desvíos estándar de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en muestras de pelos de los mamíferos colectados en la zona de influencia a ruta nacional en Rocha Uruguay durante el período 2020-2022. Se representan las especies y se asocian gremios tróficos. *Cerdocyon thous* (*C.tho*), *Conepatus chinga* (*C.chi*), *Dasyopus hybridus* (*D.hyb*), *Dasyopus novemcinctus* (*D.nov*), *Didelphis albiventris* (*D.alb*), *Galictis cuja* (*G.cuj*), *Lycalopex gymnocercus* (*L.gym*), *Procyon cancrivorus* (*P.can*), *Subulo gouazoubira* (*S.gou*), *Zorro.sp* (*Z.sp*).

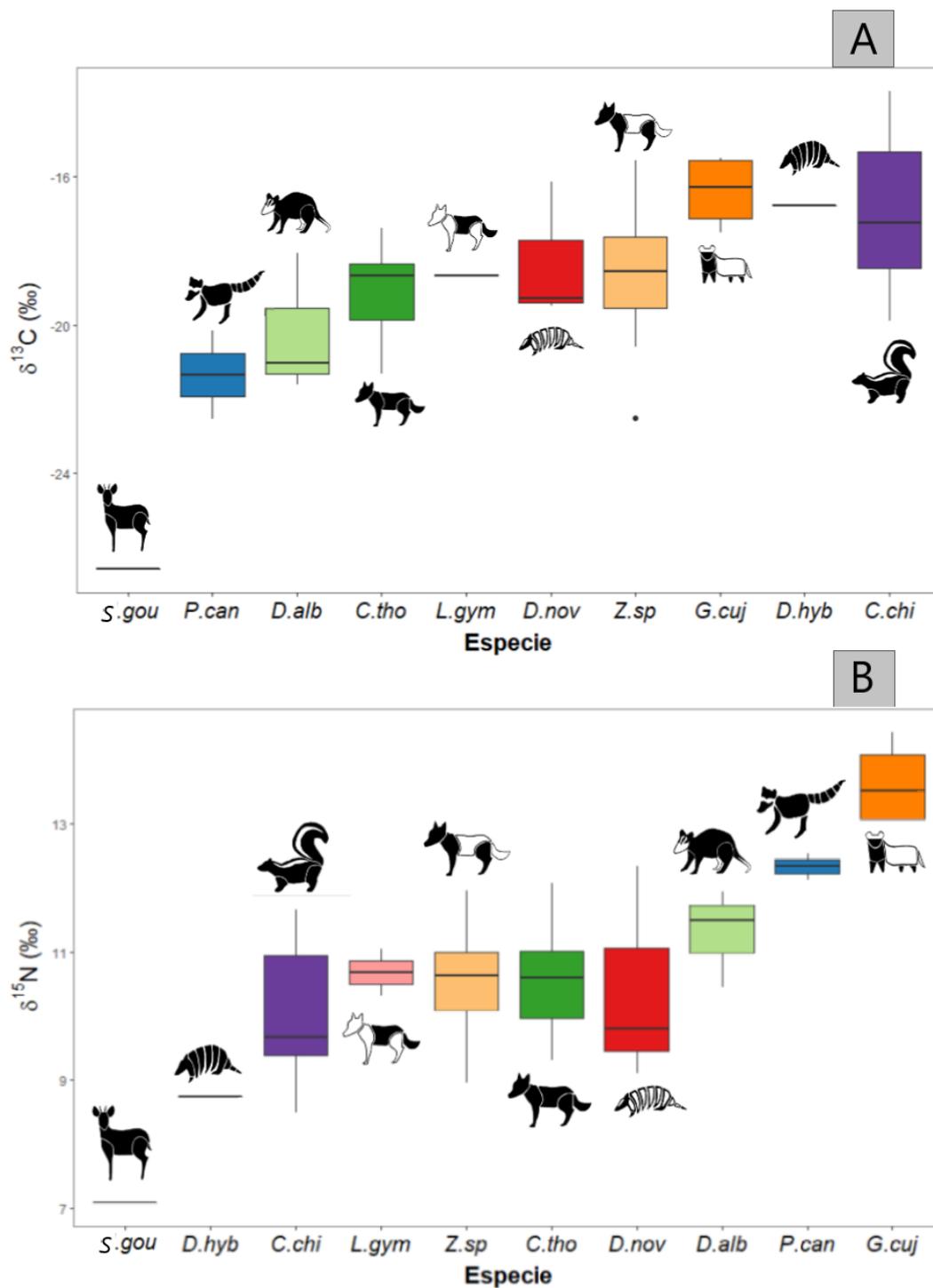


Figura 9. Gráfico de caja de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰; panel A) y de  $\delta^{15}\text{N}$  de pelo (panel B) para las distintas especies de mamíferos. Los colores indican las diferentes especies. *Cerdocyon thous* (*C.tho*), *Conepatus chinga* (*C.chi*), *Dasyopus hybridus* (*D.hyb*), *Dasyopus novemcinctus* (*D.nov*), *Didelphis albiventris* (*D.alb*), *Galictis cuja* (*G.cuj*), *Lycalopex gymnocercus* (*L.gym*), *Procyon cancrivorus* (*P.can*), *Subulo gouazoubira* (*S.gou*), *Zorro.sp* (*Z.sp*).

El resultado de la posición trófica para cada especie de mamífero fue diferente para cada una de estas. La mayor posición fue para la cría de Hurón (*Galictis cuja*) con un valor de 3.99, siendo un mamífero carnívoro, seguido de individuos adultos de *G. cuja* con una posición trófica de 3.76 y del Tatú *Dasyopus novemcinctus* con una posición trófica de 3.55. La menor posición fue para la Mulita (*Dasyopus hybridus*), un insectívoro con un valor de 2.17. El resto de las especies se ubicaron en valores medios. Se puede observar tres niveles más desde la parte basal de la cadena (recursos) generados por los mamíferos encontrados (Tabla 5).

Tabla 5. Resultado del cálculo de la posición trófica, para cada especie de mamífero recolectado en el periodo 2020-2021.

Mamíferos	Pos.trófica
Hurón ( <i>Galictis cuja</i> ) cría	3.99
Hurón ( <i>Galictis cuja</i> )	3.76
Tatú ( <i>Dasyopus novemcinctus</i> )	3.55
Mano Pelada ( <i>Procyon cancrivorus</i> )	3.54
Zorro de Monte ( <i>Cerdocyon thous</i> ) cría	3.34
Comadreja ( <i>Didelphis albiventris</i> )	3.30
Zorro sp.	3.22
Zorrillo ( <i>Conepatus chinga</i> )	3.10
Zorro de Campo ( <i>Lycalopex gymnocercus</i> )	3.06
Zorro de Monte ( <i>Cerdocyon thous</i> )	2.99
Mulita ( <i>Dasyopus hybridus</i> )	2.17
Guazubirá ( <i>Subulo gouazoubira</i> )	2.00

En cuanto a la variación temporal de las muestras se observó una diferencia en relación a los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para las muestras y también en la cantidad de

las mismas (Verano-Primavera: n= 32, Invierno-Otoño: n= 25), confirmado por el test de significancia que no evidenció diferencias significativas en los valores isotópicos entre las estaciones del año estudiadas (ANOVA:  $F_{(2)}=0.14$ ;  $P= 0.7$ )(Figura 10).

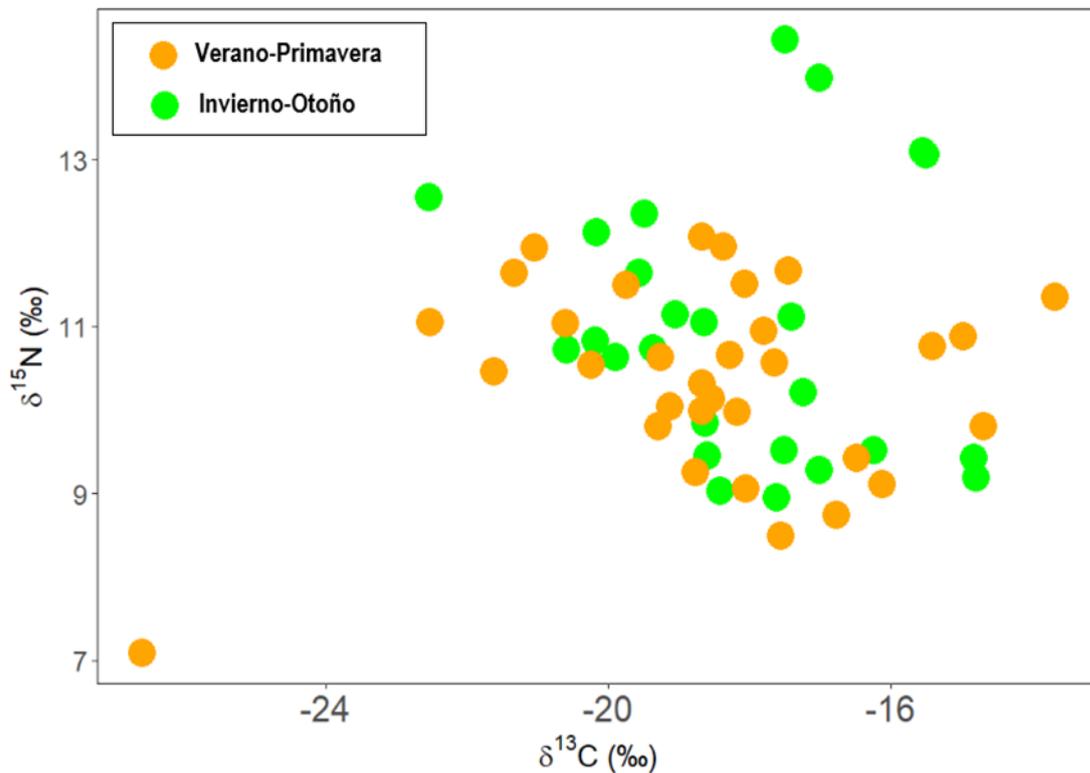


Figura 10. Gráfico de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para las muestras recolectadas, diferenciadas por estación del año. Se representan los registros de verano y primavera en color naranja y los registros de invierno y otoño en verde.

### 3.5 Solapamientos de los nichos tróficos isotópicos

El análisis de nichos isotópicos evidenció diferentes tamaños de áreas y grados de solapamiento trófico entre las especies de mamíferos terrestres estudiados (Figura 10; Tabla 6; Tabla 7). Las especies Tatú (*Dasypus novemcinctus*) seguida de los ejemplares de Zorrillos (*Conepatus chinga*) mostraron los tamaños (contorno del 95%) de áreas de nicho más amplias de 43 y 39  $\text{‰}^2$ , en comparación con el resto de los mamíferos (Tabla 6) con un gran solapamiento entre ellas y con el resto de las

especies en general (Tabla 7). Asimismo, el área de las elipses correspondiente a las especies de Zorro. sp, Zorro de monte (*Cerdocyon thous*) tuvieron tamaños similares intermedios (área de nicho= 25 y 21 ‰<sup>2</sup> respectivamente; Figura 11; Tabla 6) y con un solapamiento alto entre ellos (Tabla 7). Por último, la especie *Galictis cuja* mostró los menores tamaños de elipses correspondiente a los nichos isotópicos más estrechos y con un escaso solapamiento con el resto de las especies (Figura 11). Asimismo, la especie comadreja *Didelphis albiventris* registro escaso solapamiento con las especies de Zorrillo *Conepatus chinga* y Tatú *Dasypus novemcinctus* (Tabla 7).

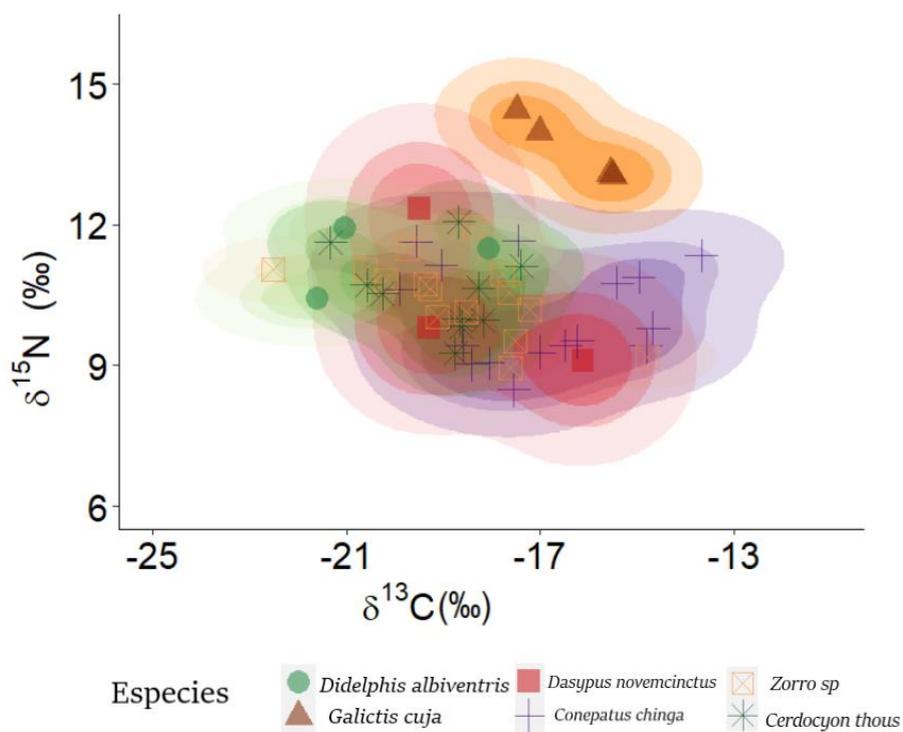


Figura 11. Resultado del modelo de análisis de nichos isotópicos del paquete "rKIN" utilizando el algoritmo de Kernel, para las especies que tuvieron un N > 2. Las diferentes áreas representan el tamaño del nicho para cada especie considerando el 50, 75 y 95% de los datos.

Tabla 6. Tamaños de los nichos isotópicos estimados en base a la densidad de Kernel para las especies colectadas en la zona de influencia en la ruta nacional en Rocha, Uruguay considerando el 50, 75 y 95% de los contornos.

Contornos (%)	Zorro.sp	<i>Galictis cuja</i>	<i>Cerdocyon thous</i>	<i>Didelphis albiventris</i>	<i>Dasybus novemcinctus</i>	<i>Conepatus chinga</i>
50	6,37	3,72	5,56	6,33	12,40	11,65
75	12,94	6,99	11,03	11,43	22,46	21,72
95	25,20	13,74	20,62	21,18	42,52	39,28

Tabla 7. Superposición de nicho (porcentaje) para las especies colectadas en la zona de influencia a la ruta nacional en Uruguay departamento de Rocha considerando el 50, y 95% de los datos.

Overlap ID	Zorro sp. 50/95 (%)	<i>Galictis cuja</i> 50/95 (%)	<i>Conepatus chinga</i> 50/95 (%)	<i>Cerdocyon thous</i> 50/95 (%)	<i>Dasybus novemcinctus</i> 50/95 (%)	<i>Didelphis albiventris</i> 50/95 (%)
Zorro.sp (50)	100/100	0/0	57/100	72/100	89/100	31/66
<i>Galictis cuja</i> (50)	0/0	100/100	0/0	0/0	0/0,04	0/0
<i>Conepatus chinga</i> (50)	35/80	0/0	100/100	22/45	61/95	0/11
<i>Cerdocyon thous</i> (50)	85/100	0/0	42/100	100/100	86/100	38/56
<i>Dasybus novemcinctus</i> (50)	47/84	0/0	52/92	38/68	100/100	30/45
<i>Didelphis albiventris</i> (50)	28/84	0/0	0,9/76	0,7/92	27/84	100/100

### 3.6 Composición de la dieta en mamíferos colectados

Los modelos de mezcla bayesianos demostraron que las plantas C3 representan la fuente de Carbono principal para los herbívoros Guazubirá (*Subulo gouazoubira*) (Figura 12 A). La contribución proporcional de las plantas C3 en *S. gouazoubira* indicó un promedio de 80%. Por otro lado, el recurso más importante para la Mulita (*Dasypus hybridus*) fueron los insectos con un promedio de contribución del 63% (Figura 12). En cuanto a los omnívoros la fuente más importante de Carbono para el Zorrillo (*Conepatus chinga*) fueron los micromamíferos (todas las muestras fueron de roedores) con un promedio de 50%, mientras que el resto de los recursos incluyendo insectos, plantas C4 y C3 tuvieron una contribución similar entre 10 y 20%. Para las especies de Zorro (Zorro.sp), Mano Pelada (*Procyon cancrivorus*), Comadreja (*Didelphis albiventris*) y Tatú (*Dasypus novemcinctus*) parecería no dominar una fuente de recurso siendo que estos consumirían plantas C3, plantas C4, insectos, aves y micromamíferos indiferentemente (Figura 12). Por último, el carnívoro Hurón (*Galictis cuja*), cuenta con una dieta de similares proporciones en recursos de aves, insectos y micromamíferos (Figura 12).

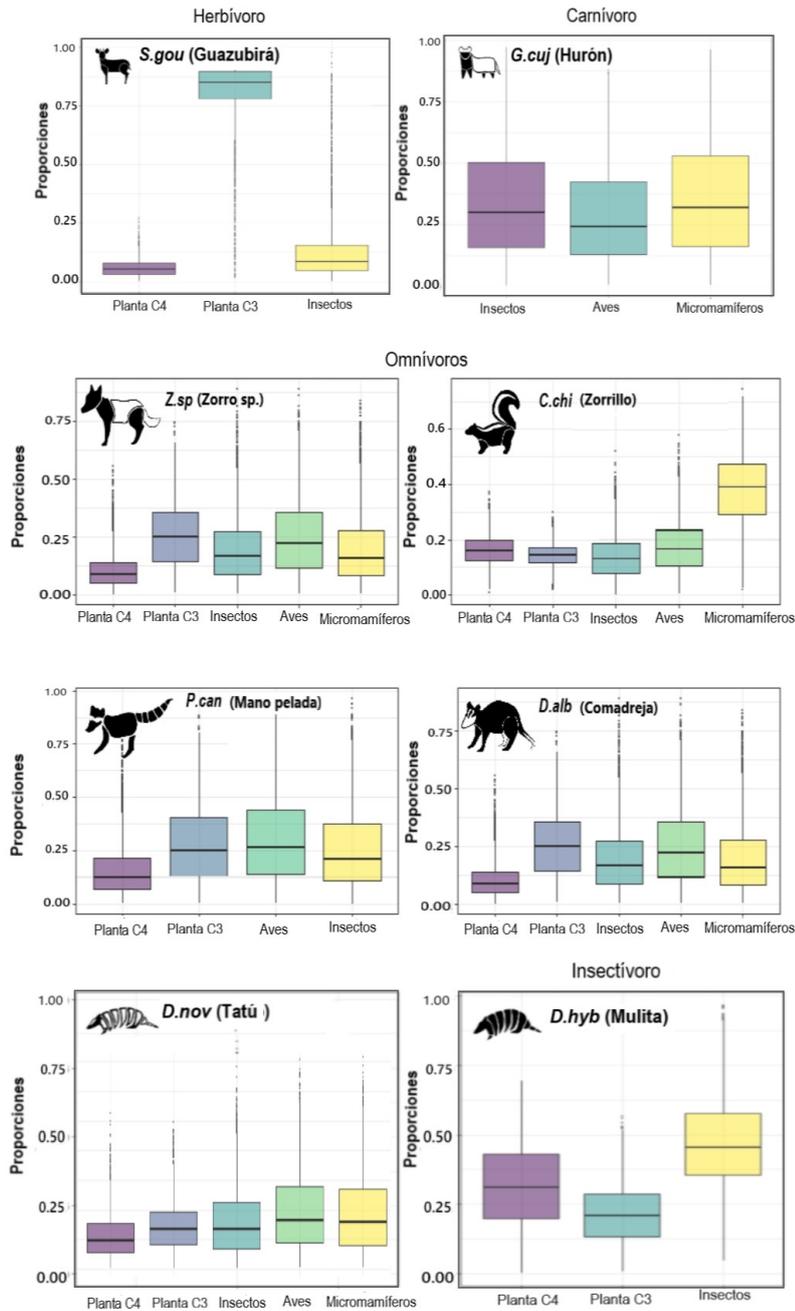


Figura 12. Resultados del modelo de mezcla bayesiano indicando las estimaciones de proporciones de contribución de cada recurso en la dieta para las especies recolectadas. Las especies de Zorro (*Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*) se muestran juntas en el panel de Zorro sp. En todos los casos los límites de los rectángulos representan el primer y tercer cuartil, la línea horizontal oscura representa la mediana, y las líneas verticales representan los rangos de distribución con valores máximos y mínimos.

Se observan una mayor cantidad de valores altos de  $\delta^{15}\text{N}$  (mayores a  $\delta^{15}\text{N} = 12$ ) a lo largo de la ruta de estudio, teniendo un aumento de valores más altos en la zona más al sur-oeste, al igual que pasa con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ . Este patrón lo podemos observar para todas las especies (Figura 13A). Para el caso de la especie *Conepatus chinga*, este patrón no queda tan definido para el  $\delta^{15}\text{N}$ , pero si para el  $\delta^{13}\text{C}$ , que podemos observar con claridad una disminución de los valores más al norte-este (Figura 13B).

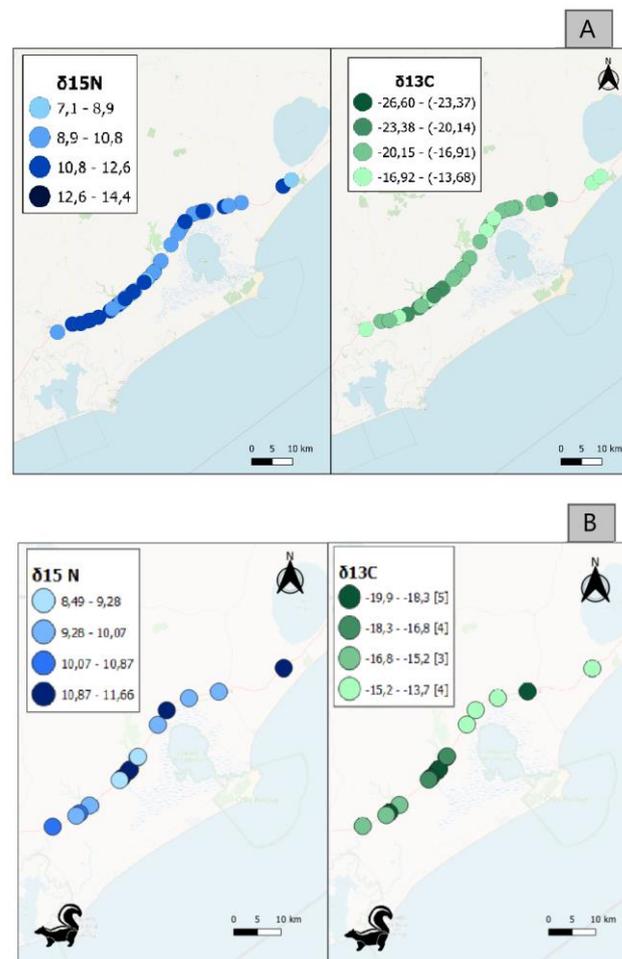


Figura 13. Distribución espacial de los valores isotópicos en el área de estudio para cada muestra recolectada de mamífero atropellado en el período de estudio 2021-2022. En color azul se muestra el isótopo  $\delta^{15}\text{N}$  y en color verde el isótopo  $\delta^{13}\text{C}$ . A: para todas las muestras, B: solo para las muestras de Zorrillo (*Conepatus chinga*) (n=16).

### 3.6 Correlaciones entre los usos de suelo y los datos isótopos

En cuanto a la relación entre el porcentaje de uso de suelo de la clase Monte nativo y los valores isotópicos para el Zorrillo (*Conepatus chinga*) (n=16) no se vieron tendencias significativas. Particularmente, para el  $\delta^{13}\text{C}$  se vio una tendencia positiva con la clase de monte nativo, a mayor porcentaje de monte nativo mayores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $R^2=0.38$ ). Por otro lado, para el caso de  $\delta^{15}\text{N}$  se ajustó a una parábola, en donde existe un punto de inflexión de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , cuando el valor de la clase monte nativo es de (0.20 – 0.25), después de esto los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  decrecen ( $R^2=0.25$ ) (Figura 14).

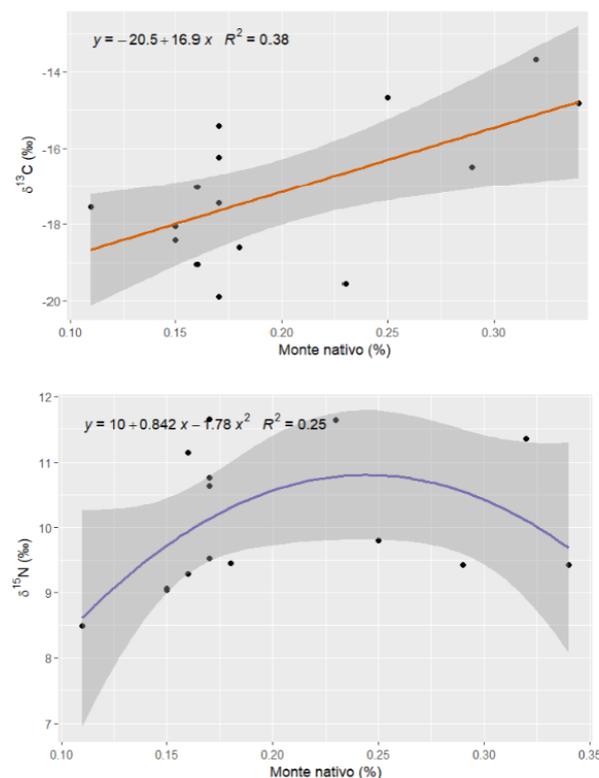


Figura 14. Modelos lineales generalizados (GLM) para la especie Zorrillo (*Conepatus chinga*) (n=16) y la clase de uso de suelo Monte nativo (% dentro del buffer para cada registro) y su relación con los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Se muestra la ecuación de la recta y el  $R^2$ .

### 3.7 Predicción de las métricas tróficas

Se realizaron varios modelos de Random Forest y se escogieron los modelos de regresión ya que eran los más indicados para evaluar cuál era la mejor predicción posible con todos los tipos de datos que se generaron. Por un lado, se creó un grupo de variables isotópicas en donde se agruparon las siguientes: proporción de la dieta de Planta C3, proporción de la dieta de Planta C4, proporción de la dieta de Insectos, proporción de la dieta de Aves, proporción de la dieta de micromamíferos (5 variables en total). Por otro lado, se agruparon variables ambientales (detalladas en Anexo, un total de 45), y por último variables generadas a partir del modelo de clasificación supervisada de usos de suelo para el área (nueve variables en total), se calculó el porcentaje de uso de suelo para cada especie, asumiendo su área recorrida por día, estas fueron: %Agua, %Campo natural, %Cultivo invierno, %Cultivo verano, %Doble cultivo, %Forestación, %Monte nativo, %Suelo desnudo, %Urbano. El total de variables elegidas fue de 67. Todos los modelos se realizaron con todos los registros de mamíferos encontrados y se generaron 300 árboles por modelo (ya que para ese valor se estabilizó la varianza).

Se escogieron diferentes variables de respuesta para encontrar el mejor modelo de variables ambientales e isotópicas explicativo de las métricas tróficas. El primer modelo se realizó con la variable de respuesta de posición trófica, este dio un porcentaje de varianza explicada del 92.3% y un error cuadrático medio de 0.005%. Las variables más importantes según el decrecimiento medio del índice de Gini, que explican dicha varianza fueron: proporción de la dieta de aves, proporción de la dieta de Plantas C3 y proporción en la dieta de micromamíferos (Figura 15B).

El segundo modelo se realizó con la variable de respuesta de área de elipse de nicho 95%, este modelo dio un porcentaje de varianza explicada del 76.5% y un error cuadrático medio de 23.4%. Las variables más importantes según el decrecimiento medio del índice de Gini, que explican dicha varianza fueron: proporción de la dieta de Insectos, proporción de la dieta de Plantas C4 y proporción en la dieta de micromamíferos (Figura 15A).

Se realizó un tercer modelo únicamente con las variables de porcentaje de uso de suelo, utilizando como variable a explicar por un lado el  $\delta^{13}\text{C}$  y en otro modelo el  $\delta^{15}\text{N}$ . En este caso el porcentaje de varianza explicada fue de un 14%, demostrando que no existe una relación tanto lineal como no lineal entre el uso de suelo y los datos de isótopos (Figura 16).

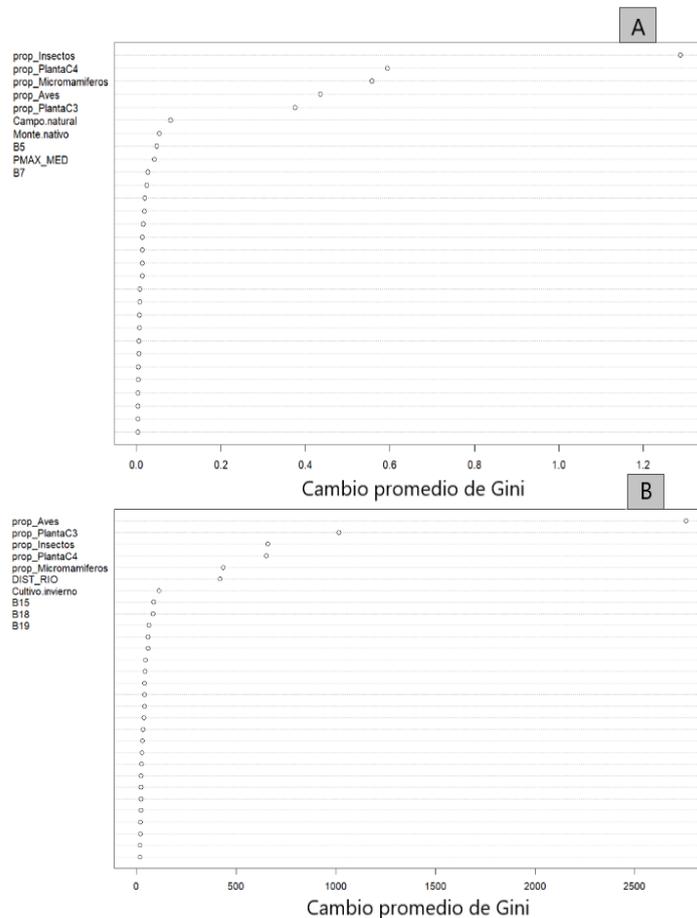


Figura 15. Importancia de las variables explicativas determinadas por modelo Random Forest en orden de mayor a menor según el Índice de Gini: A. Variable de respuesta: posición trófica, B. Variable de respuesta: Área de elipse de nicho 95%. Las variables más importantes corresponden a: prop\_Insectos (proporción de insectos en la dieta), prop\_PlantaC3 (proporción de plantas C3 en la dieta), prop\_PlantaC4 (proporción de plantas C4 en la dieta), prop\_Aves (proporción de aves insectos en la dieta), prop\_Micromamíferos (proporción de micromamíferos insectos en la dieta), DIST\_RIO (distancia del registro al curso de agua más cercano), Campo.natural (% de campo natural), Monte.nativo (% de monte nativo), Cultivo.invierno (% de cultivo de invierno), B5 (Temperatura máxima del mes más cálido), PMAX\_MED (Media de la Precipitación máxima), B7 (Temperatura anual), B15 (Precipitación Estacionalidad (Coeficiente de Variación)), B18(Precipitación del trimestre más cálido) , B19 (Precipitación del trimestre más frío).

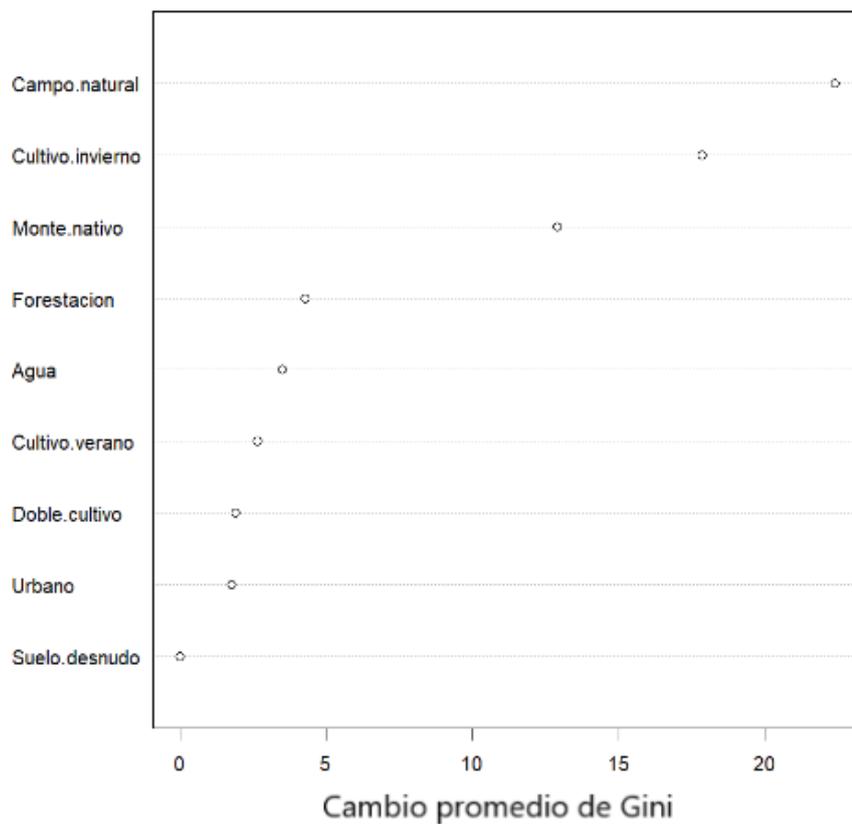


Figura 16. Importancia de las variables explicativas determinadas por el modelo Random Forest en orden de mayor a menor según el Índice de Gini: Variable de respuesta: valor de  $\delta^{15}\text{N}$ . Las variables más importantes corresponden a: Campo.natural (% de campo natural), Cultivo.invierno (% de cultivo de invierno), Monte.nativo (% de monte nativo), Forestación (% de forestación), Agua (% de agua), Cultivo.verano (% de cultivo de verano), Doble.cultivo (% de doble cultivo), Urbano (% de suelo urbano), Suelo.desnudo (% de suelo desnudo).

## 4. Discusión

Este trabajo estudió por primera vez aspectos tróficos sobre mamíferos terrestres que habitan zonas asociadas a rutas y la relación con los atributos del paisaje (usos de suelo adyacente y variables ambientales). Los mamíferos terrestres estudiados que co-ocurren en zonas de influencia a rutas en Uruguay presentaron una composición alimenticia variada incluyendo la asimilación de diferentes vías tróficas desde plantas C3 y plantas C4 lo cual resultó en nichos tróficos isotópicos con grandes solapamientos generales, pero también con evidentes particiones de nicho entre algunas especies. Estos resultados sugieren la idea de una plasticidad en nichos tróficos isotópicos apoyando trabajos anteriores en mamíferos terrestres (Baltensperger et al., 2015; Magioli et al., 2014; 2022).

### 4.1 Aspectos metodológicos

En los últimos años los sensores a bordo de satélites se han convertido en una herramienta ideal para caracterizar el uso/cobertura del suelo sobre grandes extensiones de territorio (Townshend et al., 1991), desde mapas locales con gran nivel de detalle (Clark et al., 2004) hasta mapas globales de menor resolución espacial (De Fries et al., 1998). La capacidad de discriminar entre diferentes coberturas del suelo a partir de imágenes satelitales viene dada por la respuesta diferencial de los diferentes materiales en diferentes porciones del espectro electromagnético (Curran, 1985). A nivel regional, existen numerosos antecedentes de clasificación del uso y cobertura del suelo; estos pueden separarse en dos grandes grupos. Por un lado, existen descripciones parciales, de algunos miles de km<sup>2</sup>, generalmente realizadas a partir de clasificaciones de imágenes de satélite de alta resolución espacial (Landsat, CBERS, etc.), lo que ocurre en esta área de estudio de esta tesis (Baldi y Paruelo, 2008; Baeza et al., 2014). Por otro lado, existen clasificaciones realizadas a nivel global o continental, generalmente a partir de imágenes de satélite con baja resolución espacial y alta resolución temporal (AVHRR, SPOT-VEGETATION, etc.) (De Fries et al. 1998). Estas clasificaciones a gran escala son exhaustivas, en el sentido que cubren la totalidad del territorio, pero presentan inconsistencias con el conocimiento local sobre el uso y cobertura del suelo (Baeza et al., 2014). Es por esto que para este

trabajo se eligió trabajar con imágenes Sentinel 2 con una resolución de 10 metros en varias de sus bandas.

#### 4.2 Usos del suelo y valores isotópicos de las fuentes en zona de influencia a ruta

La metodología presentada y la técnica de clasificación semiautomática utilizando el complemento SCP muestran un alto potencial para realizar una clasificación de cobertura terrestre en esta región, obteniendo a partir de la matriz de confusión una exactitud global cercana al 92%. En lo concerniente al índice de Kappa, se obtuvo un valor de 0.85, lo cual indica una exactitud aceptable que se aproxima a las condiciones reales (Viera y Garret 2005). En este sentido, las clases fueron bien definidas y se logra ver claramente la disociación entre las mismas. En futuras aproximaciones se recomienda hacer un análisis de sensibilidad de hiperparámetros con el propósito de seleccionar los mejores clasificadores comparando entre diferentes métodos de clasificación (Random Forest, Máquinas de Soporte Vectorial y Redes Neuronales Artificiales) (Lemos y Rodas, 2020; Koehrsen, 2018).

Los usos de suelo dominantes en el área de estudio fueron campo natural y monte nativo. Consistentemente este resultado es el reflejo de lo que ocurre en todo el territorio uruguayo, siendo el campo natural y monte nativo los ecosistemas predominantes (Díaz et al., 2008). En Uruguay, el uso de suelo campo natural está representado por las praderas naturales, las cuales presentan valores únicos de biodiversidad con más de tres mil especies de plantas vasculares de clima templado y subtropical (Bilenca y Miñarro, 2004), destacándose por la coexistencia de gramíneas C3 y C4 (Jaurena et al., 2011). La presencia del sobrepastoreo en el territorio uruguayo en los últimos años llevó a un enmalezamiento con sub-arbustivas leñosas y gramíneas entre ellas *Paspalum notatum* y *Axonopus spp.* (Panario, 1994). Estas especies son plantas C4 (Azpitarte, 1999). Esta alta abundancia de este tipo de suelo implica disponibilidad de fuentes C4 y esto se vio reflejado en el amplio rango de variación en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las fuentes de alimento examinadas y consistentemente de los mamíferos encontrados.

El rango de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  para las especies de mamíferos que se obtuvieron en este trabajo fueron similares a los rangos reportados en otros trabajos de mamíferos incluyendo omnívoros, carnívoros y herbívoros ( $\delta^{13}\text{C}$  desde  $-26.5\text{‰}$  a  $-13.6\text{‰}$  y en  $\delta^{15}\text{N}$  desde  $7.1\text{‰}$  a  $14.4\text{‰}$   $\delta^{15}\text{N}$ ). En este sentido se confirma la gran diversidad de recursos que se utilizan por esta fauna y su plasticidad trófica (Magioli et al 2023; Ribeiro et al 2019; Galetti et al., 2016).

En cuanto a las fuentes de recursos, se observó un patrón similar a lo que ocurre en Symes et al. (2013), mostrando diferencias entre los valores base isotópicos de las fuentes de vegetación. Esta gran variación isotópicas en las fuentes basales se reflejaron en las especies de mamíferos que se encuentran en estos tipos de vegetación, con valores  $\delta^{13}\text{C}$  más altos en especies que habitaron pastizales C4 en comparación con los que habitaban monte nativo dominado por C3.

#### 4.3 Amplitudes y solapamientos de nichos

Los resultados de esta tesis muestran que las especies de mamíferos asociados a la ruta presentaron diferencias en las composiciones isotópicas lo cual se vio reflejado en amplitudes de nicho diferentes y en una utilización de recursos diferente entre las especies de mamíferos. Particularmente, se observó en general un alto grado de amplitud de nichos tróficos isotópicos, reflejado en los amplios rangos de  $\delta^{13}\text{C}$  en la fauna estudiada. Este resultado sugeriría un uso flexible del medio ambiente que puede ser importante para la persistencia de la especie, frente a altos niveles de transformación antropogénica y estocasticidad ambiental (Monadjem 1999; Feeley y Terborgh, 2008). Trabajos anteriores han confirmado la hipótesis de la alta plasticidad trófica en mamíferos terrestres como *Puma concolor* (Puma) y en *Hydrochoerus hydrochaeris* (Carpincho) identificando una alimentación basada en presas tanto de ambientes naturales caracterizadas por vegetación C3 como modificados caracterizados por una vegetación de tipo C4 (Magioli et al., 2014, 2019). Este hecho de una alta diversidad de presas permitiría incluir alimentos no preferenciales cuando la abundancia de su alimento preferencial no es abundante en el área. Es por esto, que es de suma importancia tener conocimiento acerca del impacto de las actividades

antropogénicas y el cambio en el uso de recursos y hábitats por la vida silvestre, siendo esto esencial para el desarrollo de nuevas estrategias de conservación (Bennett et al., 2006).

Los nichos isotópicos de los mamíferos pueden variar según la disponibilidad de alimentos, las preferencias alimenticias de las especies y la complejidad del hábitat, siendo esto un factor importante a considerar (Ribeiro et al. 2019). Los resultados de este trabajo mostrando rangos similares de variación de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en mamíferos y colectados entre las épocas de verano-primavera y de otoño-invierno son consistentes con una homogeneidad en los recursos consumidos en las distintas épocas del año. Esto podría ser considerado como un recurso estable a lo largo del tiempo. Consecuentemente, asumiendo que los recursos consumidos son representativos, se puede sugerir una estabilidad temporal en términos de disponibilidad del alimento es posible que los nichos isotópicos también sean relativamente estables en el tiempo (Ribeiro et al. 2019), lo cual ayudaría a explicar rangos similares isotópicos temporales.

Esta tesis mostró que el Tatú (*Dasyopus novemcinctus*) seguido del Zorrillo (*Conepatus chinga*) presentaron los nichos tróficos isotópicos más amplios en comparación con el Hurón (*Galictis cuja*) que presentó los nichos más estrechos. La mayor abundancia de recursos alimenticios podría influir en amplitudes mayores de nichos tróficos (Ribeiro et al., 2019). Una especie puede mantener estabilidad poblacional al tener un nicho trófico más amplio (Bearhop et al., 2004), lo que explicaría la mayor abundancia de *Conepatus chinga* en el área de estudio, en contraste con *Galictis cuja*. Consistentemente con este trabajo se ha observado una alta variación de  $\delta^{13}\text{C}$  en especies como el zorro (*Cerdocyon thous*, *Lycalopex gymnocercus*), la comadreja (*Didelphis albiventris*) y los zorrillos, lo que sugiere una diversidad de fuentes alimenticias en su dieta (Galetti et al., 2016; Magioli et al., 2022). Esto demuestra su capacidad de adaptación y selección de hábitats diversos en el ambiente que pueden tener mamíferos medianos y grandes.

Por otro lado, Kasper et al. (2016), estudiaron las mismas especies en el Sur de Brasil a partir de un estudio de contenido estomacal, el ecosistema estaba representado por pastizales pampeanos en el sur y formaciones de Mata Atlántica en el norte. Consistentemente con los resultados de esta tesis, los nichos tróficos más amplios se registraron en *Conepatus chinga* y *Lycalopex gymnocercus* con valores intermedios, mientras que el nicho más estrecho se encontró para la especie *Galictis cuja* (Kasper et al., 2016) sugiriendo que esta última especie puede ser sensible a cambios en la fuente de alimento a diferencia del resto de las especies al tener un hábito trófico especialista alimentándose principalmente de micromamíferos.

El análisis de nichos tróficos identificó un gran solapamiento entre las especies de Tatú (*Dasypus novemcinctus*), Zorrillo (*Conepatus chinga*), Zorro. sp, Zorro de monte (*Cerdocyon thous*). Esta alta superposición de nichos isotópicos puede ocurrir por estar en un área relativamente productiva con una alta disponibilidad de recursos (DINAMA, 2018), llevando a estabilidad y gran solapamiento trófico entre las especies. En este sentido, este trabajo confirma la idea de que una mayor partición de recursos en mamíferos sería esperable en sistemas con baja disponibilidad de alimento llevando a una competencia por recursos limitados (Porter et al., 2022). Complementariamente, algunos posibles mecanismos de coexistencia que se ha citado en otras comunidades de mamíferos terrestres con el objetivo de disminuir la competencia incluyen la utilización de recursos diferentes, o bien en el caso de un solapamiento trófico alto una utilización espacial o temporal de los recursos diferente (Di Bitetti et al., 2009; De Satge et al., 2017). En este sentido, es necesario continuar con estudios de campo que caractericen patrones de distribución de las especies y disponibilidad de alimentos con el fin de continuar el entendimiento ecológico de estas especies.

Las especies de Zorro (*Cerdocyon thous*, *Lycalopex gymnocercus*), poseen una gran superposición de sus nichos tróficos isotópicos (mayor al 60%), sugiriendo una similitud en las fuentes de alimento. En trabajos anteriores como Kasper et al. (2016) donde se analiza contenido estomacal de ambas especies, se muestra que estas son omnívoras y se alimentan con los mismos recursos. Estos resultados sugieren que

puede existir una división temporal y también una división a nivel de selección de hábitat (una en pastizales y otra en bosques) para su coexistencia o bien una alta disponibilidad de fuentes de alimento. Esta división hace posible la coexistencia de especies que comparten recursos limitados (Jones et al., 2001). Esto se ha demostrado en otros trabajos de la región (Di Bitetti et al., 2009) que indican que *Lycalopex gymnocercus* tenía diferentes patrones de actividad en diferentes áreas, siendo en su mayoría nocturno cuando no había ninguna otra especie de zorro presente, y mostrando actividad diurna cuando vive en simpatria con *Cerdocyon thous*.

#### 4.4 Estructura trófica: composición de las dietas

Se identificó una estructura trófica que abarcó hasta cuatro niveles tróficos para el área de estudio asociado a la ruta número 9. Otros trabajos en mamíferos terrestres en zonas tropicales han identificado una estructura que abarca dos o hasta tres niveles tróficos (Galetti et al., 2016; Hyodo et al., 2010; Ribeiro et al., 2019). En este sentido, los grados de omnívora altos podrían ayudar a explicar los altos niveles tróficos identificados (Post 2002).

La especie comadreja (*Didelphis albiventris*) ocupó el nivel trófico 3 confirmando una alimentación basada en invertebrados, pequeños vertebrados y partes de plantas tal como muestran los modelos de mezcla esto concuerda con otros estudios de dieta (Santori y Moraes 2006). Consistentemente, trabajos anteriores en la región han mostrado que especies marsupiales se concentraron en un espacio isotópico relativamente pequeño y posición trófica alta, probablemente dependiendo de fuentes con niveles tróficos relativamente altos (p. ej., hongos, invertebrados, pequeños vertebrados (Ribeiro et al., 2019).

Las especies Guazubirá (*Subulo gouazoubira*) un herbívoro y la Mulita (*Dasypus hybridus*) un insectívoro presentaron los niveles tróficos más bajos. Esto se ve reflejado en los modelos de mezcla *Subulo gouazoubira*, el cual posee una gran proporción de plantas C3 en su dieta, lo que lo caracteriza como un consumidor

primario. El presente trabajo reafirma que especies de mamíferos terrestres pueden incluir en su dieta una gran composición de ítems incluyendo especies de plantas de diversas formas fotosintéticas ya sea C3 y C4 tal como se ha encontrado en trabajos previos (Symes et al., 2013; Magioli et al., 2023). De acuerdo con nuestros resultados isotópicos las vías fotosintéticas de vegetación C3 y C4 forman parte de la red alimentaria estudiada contribuyendo en la dieta de los consumidores primarios.

Por otro lado, el Hurón (*Galictis cuja*) un carnívoro y el Tatú (*Dasypus novemcinctus*) un omnívoro-insectívoro presentaron los niveles tróficos más altos. *Galictis cuja* fue la especie con más proporción de micromamíferos (consumidores secundarios) en su dieta acorde a lo que dicen otros estudios (Kraus y Rodel 2004; Sade et al., 2012), esto puede ayudar a explicar su posición en la cima de la red trófica. Es importante destacar que el hurón, presenta una posición trófica elevada debido a ser un lactante, lo que resulta en valores elevados de  $\delta^{15}\text{N}$ . Esto se vio reflejado en todas las crías recolectadas en este estudio. Esta variación en los niveles tróficos entre lactantes y adultos puede deberse a diferencias en las fuentes de alimentación y los requerimientos nutricionales en etapas tempranas de desarrollo (Newsome et al., 2009; Valenzuela et al., 2010).

La otra especie con elevada proporción de micromamíferos fue el zorrillo (*Conepatus chinga*), esta especie tiene una dieta insectívoro-omnívora (Cuéllar y Noss, 2003), pero también se ha observado que se alimenta de carroña (Valenzuela y Leichtle, 2015), lo que podría demostrar su alta proporción de micromamíferos o restos de animales más grandes en su dieta. Por otro lado, *Dasypus novemcinctus* también se sitúa en una de las posiciones más altas sugiriendo una alta proporción de micromamíferos en su dieta (Parera, 2002), como se muestra en el modelo de mezcla, lo que le puede dar esta posición más alta.

Algo particular que se puede observar es que las dos especies catalogadas como insectívoros se ubicaron en las posiciones tróficas extremas, registrando a la mulita (*Dasypus hybridus*) con posición trófica 2 sugiriendo una dieta basada en consumidores primarios mientras que el tatú (*Dasypus novemcinctus*) con una

posición trófica de 3.5 sugiriendo un comportamiento alimenticio de consumidores secundarios. Consistentemente, trabajos anteriores muestran que la alimentación del Tatú incluye en su dieta insectos, anfibios, reptiles, huevos y pichones de aves, así como crías de micromamíferos, y en menor medida puede ingerir frutos, raíces y semillas (Parera, 2002). Para el caso de la mulita, los ítems principales de la dieta incluyen material vegetal, seguidos por hormigas y coleópteros (Abba et al., 2011; Stumm et al., 2023). En otros trabajos se ha demostrado que las hormigas son más propensas a consumir recursos C3 tanto en regiones tropicales y templadas (Blüthgen et al., 2003; Rosumek et al., 2018), inclinando la balanza del uso de recursos hacia un mayor consumo de carbono C3. Las hormigas aparecen en la dieta *Dasypus hybridus* en gran proporción lo que sugiere su posición trófica más basal, orientada a plantas C3 (Magioli et al., 2022).

Los nichos isotópicos ocupados por distintos gremios y diferentes especies no siempre se ajustan a las expectativas con respecto a la supuesta dieta y el comportamiento de las especies muestreadas. Por ejemplo, en el trabajo de Symes et al. (2013), observaron que pequeños mamíferos insectívoros ocuparon posiciones tróficas inferiores a especies omnívoras o granívoras, cuando se esperaba que ocuparan posiciones mayores. Es importante recordar que los análisis de isótopos de nitrógeno no cuantifican la cantidad de nitrógeno ingerido sino más bien la fuente de nitrógeno, es probable que incluso si estas especies presentan posiciones tróficas similares, los insectívoros aún pueden haber ingerido proporciones más altas de artrópodos que las especies de omnívoros (Peterson y Fry, 1987).

Otro efecto a considerar es el consumo de carroña por algunas especies. Trabajos anteriores han demostrado que al alimentarse de animales muertos, por el efecto de la descomposición y la actividad microbiana puedan ocasionar elevados valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en sus pelos de los consumidores (Keenan y DeBruyn 2019). Este efecto podemos observarlo por ejemplo en la especie *Procyon cancrivorus* (Wallace et al., 2010), haciendo que tal vez los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  no sean lo que más se asemeje a sus valores normales en vida, ya que la ruta es zona de alimentación para algunos animales por la alta proporción de carroña que se genera (Delgado et al., 2004;

Chacón, 2011). Por ejemplo, encontramos un alto número de registros de atropellamiento de *Cerdocyon thous*, esto coincide con los resultados obtenidos en investigaciones de otros países latinoamericanos (Delgado, 2007; Monroy et al., 2015). La actividad nocturna de la especie facilita el encandilamiento por los faros de vehículos; adicionalmente, el ser carroñero lo acerca a las rutas para alimentarse de otros animales muertos. La alta variación en los valores isotópicos de nitrógeno para esta especie podría ser explicados por la alimentación de carroña.

El acercamiento de algunos animales a las infraestructuras viales, y por lo tanto la mortalidad, puede ocurrir en algunos casos debido al valor relativo de uno o más recursos asociados con la ruta, incluidos los productos agrícolas derramados (cereales, granos, presas que hacen uso de esta, etc) (Dorsey, 2011), la mejora de la vegetación adyacente (Jaren et al., 1991) y mayor eficiencia de viaje (Andersen et al., 1991). Uno o más de estos factores podrían atraerlos directa o indirectamente (Murray et al., 2017).

#### 4.5 Vinculación del paisaje y composición isotópica de mamíferos asociados a rutas

En cuanto a la distribución espacial de las muestras, se observó que podría existir un patrón en forma de gradiente, en el cual aumentan los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  hacia la zona sur-oeste y disminuyen hacia la zona norte-este. Esto puede estar sesgado porque el mapa de distribución se generó con todas las especies las cuales tienen diferentes valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  y estas además están distribuidas uniformemente en la ruta estudiada. Para el caso de la especie zorrillo (*Conepatus chinga*), tampoco se observa un patrón espacial de distribución claro, se puede observar un aumento de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en la zona sur-oeste. Por otro lado, la falta de relación entre porcentajes de uso de suelo de monte nativo y las variaciones isotópicas de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en la especie de zorrillo (*Conepatus chinga*) podría explicarse por la alta variabilidad espacial y temporal que existe en los recursos (Yeakel et al 2016). Asimismo, el efecto de la escala de análisis también debe ser analizado ya que estudios anteriores han logrado identificar un efecto del tipo de suelo en la distribución

espacial isotópica considerando escalas mayores al de este estudio (Walsh y Tucker 2020).

Se ha logrado una primera aproximación en la predicción de las métricas tróficas mediante la aplicación de un algoritmo de aprendizaje automático en el contexto de la temática, con el objetivo de determinar la posibilidad de predecir los valores de isótopos estables ( $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ) a partir de variables ambientales. Los modelos realizados con las variables de respuesta posición trófica y área de elipse de nicho 95%, lograron una predicción aceptable, ya que superaron el 70% (Prasad et al, 2006). Entre las variables más importantes en ambos casos, se encontraron aquellas relacionadas con la proporción de un recurso en la dieta. En el caso de la posición trófica, se identificó el porcentaje de aves en la dieta, mientras que para el área de elipse de nicho del 95%, se identificó la proporción de insectos en la dieta. Sin embargo, para una mejor comprensión de cómo la proporción de la dieta de cada recurso alimenticio influye en la posición trófica y en el área de elipse de nicho de las especies, se sugiere incluir más recursos y realizar otro tipo de análisis en el futuro (ej. análisis estomacal de las especies). Es importante resaltar que el muestreo de recursos realizado, aunque abarcó una amplia gama isotópica, no fue exhaustivo. Es muy probable que se hayan dejado fuera numerosos recursos potenciales, como anfibios, reptiles, otros insectos, etc. En este estudio, se asume que se han considerado todas las posibles líneas de base dentro del área de movimiento de estos animales. Sin embargo, podría ser necesario realizar un muestreo adicional de los recursos locales, así como de distancias más amplias en caso de que alguna de estas especies se desplace a mayores distancias. Por otro lado, la falta de conocimiento sobre los "Factores de Enriquecimiento Trófico (TEF)" específicos para estas especies en particular implica que los resultados obtenidos se basan en el uso de TEF de otras especies. Teniendo en cuenta estas consideraciones, se podrían obtener resultados más completos y precisos en relación con la importancia de cada recurso alimenticio en la dieta de las especies estudiadas.

En la asociación entre los usos del suelo y los modelos utilizados, no se encontró ninguna relación debido a que el porcentaje de varianza explicada fue inferior al 50% (Prasad et al., 2006), lo que también ocurrió con los modelos lineales generalizados. Esta falta de asociaciones sugiere que se necesitan más datos, probablemente obtenidos in situ, para lograr predicciones más precisas. En este sentido, los datos recopilados mediante satélites no parecen ser adecuados para estos estudios a nivel local. Se sugiere la inclusión de variables como la materia orgánica del sedimento, así como la incorporación de otras variables relacionadas con el fraccionamiento de los isótopos en la estructura de la red. Por otro lado, también se podría construir modelos utilizando valores isotópicos de una sola especie.

A pesar del bajo rendimiento del modelo, se identificaron las variables de uso del suelo más relevantes para explicar los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , entre ellas el campo natural, el cultivo de invierno y el monte nativo. Cabe destacar que las variables de monte nativo y campo natural son el uso de suelo más representado en Uruguay y, por lo tanto, esto puede generar un sesgo en la predicción. Por otro lado, se sugiere realizar una evaluación más exhaustiva de la variable cultivo de invierno en el futuro, ya que podría estar relacionada con el tipo de cultivo (trigo, cebada, avena) y cómo estos afectan los valores isotópicos de los mamíferos presentes en la zona. Por otro lado, en campos de cultivo intensivos, es común observar que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  pueden ser más bajos en comparación con la vegetación natural. Esto se debe al uso de fertilizantes industriales, los cuales suelen tener valores de  $\delta^{15}\text{N}$  cercanos a cero (0 ‰) (Yoneyama, 1996). La aplicación de estos fertilizantes en los cultivos puede influir en los isótopos de nitrógeno presentes en los tejidos de las plantas, lo que a su vez afecta los niveles tróficos de los organismos que se alimentan de ellas.

## 5. Conclusiones

En este trabajo se logró caracterizar isotópicamente nueve especies de mamíferos y de las cuales se consiguió un número representativo de 57 muestras de pelo en total lo cual permitió realizar análisis estadísticos cuantificando aspectos de amplitud de nicho trófico de una forma robusta. Para este resultado fue fundamental realizar

colectas de campo registrando las posiciones geográficas y coleccionar al mismo tiempo fuentes de alimento en la zona adyacente.

Se encontraron evidencias que sugieren que tanto las vías fotosintéticas C3 y C4 junto con micromamíferos, aves e insectos del área en zona de influencia a rutas representan recursos relevantes para la fauna de mamíferos asociados. El área de estudio estuvo representada por *Galictis cuja* (Hurón) como predador mientras que la especie, *Subulo gouazoubira* (Guazubirá) representó el nivel de consumidor primario. Por otro lado, el análisis de nichos tróficos identificó un gran solapamiento entre las especies, lo cual sugeriría que mecanismos como repartición de recursos en espacio y tiempo podrían explicar esta coexistencia junto con la gran disponibilidad de alimento que podría existir en estas áreas, llevando a una baja competencia por recursos limitantes. En este sentido, los resultados de este trabajo confirman la utilización de estimaciones isotópicas en muestras de pelo de mamíferos atropellados para la evaluación de aspectos tróficos (Hobson, et al., 2000).

Este estudio identificó un amplio espectro de fuentes alimenticias utilizadas por mamíferos que co-ocurren en una zona de influencia a una ruta incluyendo recursos provenientes de vías fotosintéticas C3 como C4. Estos hallazgos resaltan la importancia de seguir investigando y monitoreando los impactos de la transformación del hábitat en la ecología de estas especies y sus interacciones, con el fin de promover la conservación y gestión adecuada de este ecosistema en constante cambio. Además, se abre la puerta a futuras investigaciones que puedan profundizar en los mecanismos detrás de la flexibilidad alimenticia de estas especies y su potencial adaptativo ante ambientes cambiantes. Este trabajo tiene el valor de cuantificar las dietas y mostrar su composición, esta información es crucial para saber si las especies pueden o no persistir en un determinado ambiente.

## 6. Perspectivas a futuro

Surgen perspectivas interesantes que permitirán enriquecer y profundizar en estos hallazgos a través de investigaciones futuras. Por un lado, sería de gran interés comparar los distintos usos de suelo, destacando aquellos donde prevalece la vía fotosintética C4 en contraste con los dominados por plantas C3. Este análisis podría arrojar una mayor comprensión sobre qué vía metabólica contribuye de manera más significativa a los valores isotópicos en estas especies. Para esto sería importante incluir más detalle en cuanto a cantidad y tipo de muestras en la colección de recursos de forma de tener estimaciones de dieta más exacta para las especies.

Por otro lado, para evaluar un posible impacto de estas rutas en las características de las especies, resultaría importante comparar el grado de comportamiento carnívoro de las especies recolectadas en las rutas con aquellas presentes en entornos más naturales. Un aumento en este comportamiento podría estar vinculado a la ingestión de carroña de las especies omnívoras como Zorrillos, Zorros, Mano pelada y Tatú, y explorar cómo esto podría influir en las cadenas tróficas de estos mamíferos.

Por último, sería de suma importancia contrastar estos datos con especies recolectadas en rutas con características diferentes. Esta comparación también podría revelar efectos generados por las rutas en las especies y contribuir a un entendimiento más integral de cómo las vías de transporte pueden estar impactando en el ecosistema en su conjunto.

## 7. Bibliografía

Abba, A. M., & Cassini, M. H. (2008). Ecology and conservation of three species of armadillos in the Pampas region, Argentina. In *Biology of the Xenarthra/Vizcaíno*, Sergio Fabián; Loughry, Jim.

Abba, A. M., Cassini, G. H., & Galliari, F. C. (2011). Nuevos aportes a la historia natural de la mulita pampeana *Dasyus hybridus* (Mammalia, Dasypodidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 101, 325-335.

Achaval, F., Clara, M. y Olmos, A. (2007). Mamíferos de la República Oriental del Uruguay. Montevideo: Biophoto

Andersen, R., Wiseth, B., Pedersen, P. H., & Jaren, V. (1991). Moose-train collisions: effects of environmental conditions. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 27, 79-84.

Andrews, K. M., & Gibbons, J. W. (2005). How do highways influence snake movement? Behavioral responses to roads and vehicles. *Copeia*, 2005(4), 772-782.

Ascensao, F., Clevenger, A. P., Grilo, C., Filipe, J., & Santos-Reis, M. (2012). Highway verges as habitat providers for small mammals in agrosilvopastoral environments. *Biodiversity and Conservation*, 21(14), 3681-3697.

Azpitarte Young, I. J. D., & Guelfi Garrido, M. J. (1999). Estudio comparativo de comunidades vegetales de pradera natural sobre suelos profundos y superficiales del basamento cristalino. (Tesis final, Facultad de Agronomía, Universidad de la República)

Baeza, S., Baldassini, P., Bagnato, C., Pinto, P., & Paruelo, J. (2014). Caracterización del uso/cobertura del suelo en Uruguay a partir de series temporales de imágenes MODIS. *Agrociencia (Uruguay)*, 18(2), 95-105.

Baldi, G., & Paruelo, J. M. (2008). Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. *Ecology and Society*, 13(2).

Baltensperger, A. P., Huettmann, F., Hagelin, J. C., & Welker, J. M. (2015). Quantifying trophic niche spaces of small mammals using stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) at two scales across Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 93(7), 579-588.

Barrientos, R., & Bolonio, L. (2009). The presence of rabbits adjacent to roads increases polecat road mortality. *Biodiversity and Conservation*, 18(2), 405-418.

Barthelmess, E. L., & Brooks, M. S. (2010). The influence of body-size and diet on road-kill trends in mammals. *Biodiversity and Conservation*, 19(6), 1611-1629.

Barri, F. R. (2010). Evaluación preliminar de la mortandad de mastofauna nativa por colisión con vehículos en tres rutas Argentinas. *Ecología aplicada*, 9(2), 161-165.

Baxter-Gilbert, J. H., Riley, J. L., Lesbarrères, D., & Litzgus, J. D. (2015). Mitigating reptile road mortality: fence failures compromise ecopassage effectiveness. *PLoS one*, 10(3), e0120537.

Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & MacLeod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of animal ecology*, 73(5), 1007-1012.

Bellamy, P. E., Shore, R. F., Ardeshir, D., Treweek, J. R., & Sparks, T. H. (2000). Road verges as habitat for small mammals in Britain. *Mammal Review*, 30(2), 131-139.

Ben-David, M., & Flaherty, E. A. (2012). Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of mammalogy*, 93(2), 312-328.

Bennett, A. F. (1991). Roads, roadsides and wildlife conservation: a review. *Nature conservation 2: the role of corridors*.

Bilenca, D., Codesido, M., González Fisher, C., & PÚrez Carusi, L. (2009). *Impactos de la actividad agropecuaria sobre la biodiversidad en la ecorregión pampeana: impactos de la expansión agrícola y de la intensificación de la agricultura y la ganadería de campo, con*

*algunas recomendaciones de manejo para su mitigación* (No. P01 INTA 18275). Grupo de Ecología de Agroecosistemas. Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (Argentina).

Bilenca, D., & Miñarro, F. (2004). Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.

Bissonette, J. A., & Adair, W. (2008). Restoring habitat permeability to roaded landscapes with isometrically-scaled wildlife crossings. *Biological conservation*, 141(2), 482-488.

Blüthgen, N., Gebauer, G., & Fiedler, K. (2003). Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. *Oecologia*, 137, 426-435.

Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A. & James, A.C (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 42: 411- 440.

Bowman, J., Ray, J. C., Magoun, A. J., Johnson, D. S., & Dawson, F. N. (2010). Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 88(5), 454-467

Börger, L., Franconi, N., De michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., ... Coulson, T. (2006).

Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine learning*, 45(1), 5-32.

Bruno, A. (2022). Evaluación de una metodología molecular para el análisis de la dieta del Guazubirá (*Mazama gouazoubira*) en un paisaje serrano de Lavalleja, Uruguay. Tesis de grado.

Burdon, F. J., McIntosh, A. R., & Harding, J. S. (2020). Mechanisms of trophic niche compression: Evidence from landscape disturbance. *Journal of Animal Ecology*, 89(3), 730-744.

Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346-352.

Canel, D., Scioscia, N. P., Denegri, G. M., & Kittlein, M. (2016). Dieta del zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) en la provincia de Buenos Aires. *Mastozoología neotropical*, 23(2), 359-370.

Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R., Sechrest, W., ... & Purvis, A. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309(5738), 1239-1241.

Carbaugh, B., Vaughan, J. P., Bellis, E. D., & Graves, H. B. (1975). Distribution and activity of white-tailed deer along an interstate highway. *The Journal of Wildlife Management*, 570-581.

Cerling, T. E., & Harris, J. M. (1999). Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, 120(3), 347-363.

Chacón, E. R. (2011). Atropello de vertebrados en una carretera secundaria en Costa Rica. *UNED Research Journal*, 3(1), 81-84.

Chuvieco, E. (1998). El factor temporal en teledetección: evolución fenomenológica y análisis de cambios. *Revista de teledetección*, 10(1-9).

Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.

Clark, D. B., Read, J. M., Clark, M. L., Cruz, A. M., Dotti, M. F., & Clark, D. A. (2004). Application of 1-M and 4-M resolution satellite data to ecological studies of tropical rain forests. *Ecological Applications*, 14(1), 61-74.

Clevenger, A.P., Chruszcz, B., & Gunson, K. (2001). Highway mitigation fencing reduces wildlife-vehicle collisions. *Wildlife Society Bulletin* 29, 646–653.

Codron, D., Codron, J., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., de Ruiter, D., & Brink, J. S. (2007). Stable isotope characterization of mammalian predator–prey relationships in a South African savanna. *European Journal of Wildlife Research*, 53(3), 161-170.

Coffin, A. W. (2007). From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15: 396–406.

Coitiño, H., Montenegro, F., & Guerrero, J. C. (2018). Uruguay y el impacto de las carreteras: contexto y perspectivas a futuro. Bager, A. *Infraestructura viária & biodiversidade: métodos e diagnósticos*. Lavras: UFLA, 244-269.

Cook, T. C., & Blumstein, D. T. (2013). The omnivore's dilemma: Diet explains variation in vulnerability to vehicle collision mortality. *Biological Conservation*, 167, 310–315. doi:10.1016/j.biocon.2013.08.016

Cravino Mol, A. (2014.). El ensamble de carnívoros (Orden Carnívora) del área protegida Parque Nacional San Miguel (Rocha, Uruguay) :uso de hábitat, dieta y valor indicador. Tesis de grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias.

Crawford, K., McDonald, R. A., & Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, 38(1), 87-107.

Cuéllar, E., & Noss, A. (2003). Mamíferos del chaco y de la chiquitania de Santa Cruz, Bolivia (No. 599.0984 C965). Fan.

Curran, P. J. (1985). *Principles of remote sensing*. Longman Inc.

Cushman, S. A., & Huettmann, F. (Eds.). (2010). *Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation* (pp. 349-368). Tokyo: Springer.

Darimont, C. T., & Reimchen, T. E. (2002). Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in gray wolf diet. *Canadian Journal of zoology*, 80(9), 1638-1642.

Demény, K., McLoon, M., Winesett, B., Fastner, J., Hammerer, E., & Pauli, J. N. (2019). Food subsidies of raccoons (*Procyon lotor*) in anthropogenic landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 97(7), 654-657.

Delgado, J. D., Arévalo, J. R., & Fernández-Palacios, J. M. (2004). Consecuencias de la fragmentación viaria: efectos de borde de las carreteras en la laurisilva y el pinar de Tenerife. Libro Ecología Insular, capítulo 4 (Consecuencias de la fragmentación viaria).

De Almeida Jácomo, A. T., Silveira, L., & Diniz-Filho, J. A. F. (2004). Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology*, 262(1), 99-106.

DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.

De Fries, R. S., Hansen, M., Townshend, J. R. G., & Sohlberg, R. (1998). Global land cover classifications at 8 km spatial resolution: The use of training data derived from Landsat imagery in decision tree classifiers. *International Journal of Remote Sensing*, 19(16), 3141-3168.

De Satgé, J., Teichman, K., & Cristescu, B. (2017). Competition and coexistence in a small carnivore guild. *Oecologia*, 184, 873-884.

DINAMA, OSE, DINARA, IDR, CURE (2018). Estado ambiental de las lagunas costeras de Rocha y Castillos y de sus principales tributarios. Informe Ambiental.

Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P., & Ledec, G. (1995). Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe (p. 135). Washington, DC, USA: Banco Mundial.

Dias, D. M., & Bocchiglieri, A. (2015). Dieta de carnívoros (Mammalia, Carnivora) em um remanescente de Caatinga, Nordeste do Brasil. *Bioikos-Título não-corrente*, 29(1), p. 13-20.

Díaz, R., Jaurena, M., & Ayala, W. (2008). Impacto de la intensificación productiva sobre el campo natural en Uruguay. *Rev INIA*, 14, 16-21.

Di Bitetti, M. S., Di Blanco, Y. E., Pereira, J. A., Paviolo, A., & Pérez, I. J. (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and

pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90(2), 479-490.

Duncan, C., Nilsen, E. B., Linnell, J. D., & Pettoirelli, N. (2015). Life-history attributes and resource dynamics determine intraspecific home-range sizes in Carnivora. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 1(1), 39-50.

Donadio, E., Di Martino, S., Aubone, M., & Novaro, A. J. (2004). Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 56(4), 709-718.

Dorsey, B. P. (2011). Factors affecting bear and ungulate mortalities along the Canadian Pacific Railroad through Banff and Yoho National Parks (Doctoral dissertation, Montana State University-Bozeman, College of Agriculture).

Eckrich, C. A., Albeke, S. E., Flaherty, E. A., Bowyer, R. T., & Ben-David, M. (2020). rKIN: Kernel-based method for estimating isotopic niche size and overlap. *Journal of Animal Ecology*, 89(3), 757-771.

Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1393– 1405.

Emmon, L. H., and F. Feer. 1999. Neotropical Rainforest mammals: a field guide. University of Chicago Press, Chicago, xvi + 307 pp.

Farias, A. A., & Kittlein, M. J. (2008). Small-scale spatial variability in the diet of pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*) and human-induced changes in prey base. *Ecological Research*, 23(3), 543-550.

Feeley, K. J., & Terborgh, J. W. (2008). Direct versus indirect effects of habitat reduction on the loss of avian species from tropical forest fragments. *Animal Conservation*, 11(5), 353-360.

Fonseca, G. A. B., Redford, K. H., & Pereira, L. A. (1982). Notes on *Didelphis albiventris* of Central Brazil. *Ciência e Cultura*, 34, 1359-1362.

Ford, A. T., & Fahrig, L. (2007). Diet and body size of North American mammal road mortalities. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 12(7), 498–505. doi:10.1016/j.trd.2007.07.002

Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521). New York: Springer.

Galetti, M., Rodarte, R. R., Neves, C. L., Moreira, M., & Costa-Pereira, R. (2016). Trophic niche differentiation in rodents and marsupials revealed by stable isotopes. *PLoS One*, 11(4), e0152494.

García, V. B., & Kittlein, M. J. (2005). Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology*, 70(4), 218-226.

Guerrero, S.; Badii, M.H.; Zalapa, S.S. & Flores, A.E. (2002). Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del Estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 86:119-37

Guerrero, R., & Berlanga, M. (2000). Isótopos estables: Fundamento y aplicaciones. *Actualidad Sem*, 30, 17-23.

Grattarola, F., Hernández, D., Duarte, A., Gaucher, L., Perazza, G., González, S., & Rodríguez-Tricot, L. (2016). Primer registro de yaguarundi (*Puma yagouaroundi*) (Mammalia: Carnivora: Felidae) en Uruguay, con comentarios sobre monitoreo participativo. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 25, 85-91.

González, E. M., & Martínez Lanfranco, J. A. (2010). Mamíferos de Uruguay: guía de campo e introducción a su estudio y conservación (No. 559 (899) GON).

Hastie, T. J., R. J. Tibshirani, and J. H. Friedman. (2001). *The elements of statistical learning: data mining, inference, and prediction*. Springer Series in Statistics. Springer, New York, New York, USA.

Henle, K., Davies, K. F., Kleyer, M., Margules, C., & Settele, J. (2004). Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity & Conservation*, 13(1), 207-251.

Hobson, K. A., McLellan, B. N., & Woods, J. G. (2000). Using stable carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) isotopes to infer trophic relationships among black and grizzly bears in the upper Columbia River basin, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 78(8), 1332-1339.

Holá, M., Ježek, M., Kušta, T., & Košatová, M. (2015). Trophic discrimination factors of stable carbon and nitrogen isotopes in hair of corn fed wild boar. *PLoS one*, 10(4), e0125042.

Holt, R. D. (1993). Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. *Species diversity in ecological communities*, 77-88.

Hopkins, G. W., Thacker, J. I., Dixon, A. F. G., Waring, P., & Telfer, M. G. (2002). Identifying rarity in insects: the importance of host plant range. *Biological Conservation*, 105(3), 293-307.

Hopkins III, J. B., Whittington, J., Clevenger, A. P., Sawaya, M. A., & St. Clair, C. C. (2014). Stable isotopes reveal rail-associated behavior in a threatened carnivore. *Isotopes in environmental and health studies*, 50(3), 322-331.

Hutchinson, G. E. (1957). *A treatise on limnology. Vol 1: Geography, physics and chemistry.* John Wiley & Sons.

Hyodo, F., Matsumoto, T., Takematsu, Y., Kamoi, T., Fukuda, D., Nakagawa, M., & Itioka, T. (2010). The structure of a food web in a tropical rain forest in Malaysia based on carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Journal of Tropical Ecology*, 26(2), 205-214.

Jackson AL, Inger R, Parnell AC, & Bearhop S (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol*, 80: 595-602.

Jaurena, M., Bentancur, O., Ayala, W., & Rivas, M. (2011). Especies indicadoras y estructura de praderas naturales de basalto con cargas contrastantes de ovinos. *Agrociencia (Uruguay)*, 15(1), 103-114.

Jaren, V., Andersen, R., Ulleberg, M., Pedersen, P. H., & Wiseth, B. (1991). Moose-train collisions: the effects of vegetation removal with a cost-benefit analysis. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 27, 93-99.

Jones, M., Mandelik, Y., & Dayan, T. (2001). Coexistence of temporally partitioned spiny mice: roles of habitat structure and foraging behavior. *Ecology*, 82(8), 2164-2176.

Kadye, W. T., Redelinghuys, S., Parnell, A. C., & Booth, A. J. (2020). Exploring source differences on diet-tissue discrimination factors in the analysis of stable isotope mixing models. *Scientific reports*, 10(1), 1-17.

Kasper, C. B., Peters, F. B., Christoff, A. U., & de Freitas, T. R. O. (2016). Trophic relationships of sympatric small carnivores in fragmented landscapes of southern Brazil: niche overlap and potential for competition. *Mammalia*, 80(2), 143-152.

Kearney, M. (2006). Habitat, environment and niche: what are we modelling?. *Oikos*, 115(1), 186-191.

Kissling, W. D., Dalby, L., Fløjgaard, C., Lenoir, J., Sandel, B., Sandom, C., ... & Svenning, J. C. (2014). Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. *Ecology and evolution*, 4(14), 2913-2930.

Koehrsen, W. (2018). Hyperparameter tuning the random forest in python. *Towards Data Science*.

Kraus, C., & Rödel, H. G. (2004). Where have all the cavies gone? Causes and consequences of predation by the minor grison on a wild cavy population. *Oikos*, 105(3), 489-500.

Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J., Neter, J., & Wasserman, W. (2004). *Applied linear regression models* (Vol. 4, pp. 563-568). New York: McGraw-Hill/Irwin.

Landis, J. R., & Koch, G. G. (1977). The measurement of observer agreement for categorical data. *biometrics*, 159-174.

Layman, C. A., Quattrochi, J. P., Peyer, C. M., & Allgeier, J. E. (2007). Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology letters*, 10(10), 937-944.

Lemos García, N., & Rodas Arias, S. (2020). Desarrollo de una herramienta para la detección de nubes precipitables en imágenes meteorológicas GOES-16 usando técnicas de Machine Learning. Trabajo de grado, Universidad del Valle, Colombia.

Lessa, L. G., & da Costa, F. N. (2010). Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology*, 75(1), 10-16.

Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R news*, 2(3), 18-22.

Lima, A. M., Silva, I. R., Neves, J. C., Novais, R. F., Barros, N. F., Mendonça, E. S., ... & Leite, F. P. (2006). Soil organic carbon dynamics following afforestation of degraded pastures with eucalyptus in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 235(1-3), 219-231.

Macdonald, D. W., & Courtenay, O. (1996). Enduring social relationships in a population of crab-eating zorros, *Cercopithecus thous*, in Amazonian Brazil (Carnivora, Canidae). *Journal of Zoology*, 239(2), 329-355.

Magioli, M., Moreira, M. Z., Ferraz, K. M. B., Miotto, R. A., de Camargo, P. B., Rodrigues, M. G., ... & Setz, E. F. (2014). Stable isotope evidence of *Puma concolor* (Felidae) feeding patterns in agricultural landscapes in southeastern Brazil. *Biotropica*, 46(4), 451-460.

Magioli, M., Bovo, A. A. A., Alberici, V., & de Barros, K. M. P. M. (2019). The use of hair traps as a complementary method in mammal ecology studies. *Mammalia*, 83(2), 144-149.

Magioli, M., Moreira, M. Z., Fonseca, R. C. B., Ribeiro, M. C., Rodrigues, M. G., & Ferraz, K. M. P. M. D. B. (2019). Human-modified landscapes alter mammal resource and habitat use and trophic structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(37), 18466-18472.

Magioli, M., Villar, N., Jorge, M. L., Biondo, C., Keuroghlian, A., Bradham, J., ... & Galetti, M. (2021). Dietary expansion facilitates the persistence of a large frugivore in fragmented tropical forests. *Animal Conservation*.

Magioli, M., Attias, N., Massocato, G., Kluyber, D., Moreira, M. Z., Ferraz, K. M. P. M. D. B., ... & Desbiez, A. L. (2023). What a few hairs can tell us about the resource use of giant armadillos. *Integrative Zoology*, 18(1), 129-142.

Manlick, P. J., & Pauli, J. N. (2020). Human disturbance increases trophic niche overlap in terrestrial carnivore communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(43), 26842-26848.

Mas, J.F, Reyes Díaz-Gallegos, J., & Pérez Vega, A. (2003). Evaluación de la confiabilidad temática de mapas o de imágenes clasificadas: una revisión. *Investigaciones geográficas*, (51), 53-72.

McCutchan Jr, J. H., Lewis Jr, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390.

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.

Meehan, T.D. et al. (2003) Variation in hydrogen stable-isotope ratios between adults and nestling Cooper's hawks. *Condor* 105, 567–572.

McKinney, M. L. (1997). Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annual review of ecology and systematics*, 28(1), 495-516.

McLaren, A. A., Crawshaw, G. J., & Patterson, B. R. (2015). Carbon and nitrogen discrimination factors of wolves and accuracy of diet inferences using stable isotope analysis. *Wildlife Society Bulletin*, 39(4), 788-796.

Mizukami, R. N., Goto, M., Izumiyama, S., Hayashi, H., & Yoh, M. (2005). Estimation of feeding history by measuring carbon and nitrogen stable isotope ratios in hair of Asiatic black bears. *Ursus*, 16(1), 93-102.

Monadjem, A. R. A. (1999). Geographic distribution patterns of small mammals in Swaziland in relation to abiotic factors and human land-use activity. *Biodiversity & Conservation*, 8, 223-237.

Monroy, M. C., De La Ossa-Lacayo, A., & De La Ossa, J. (2015). Tasa de atropellamiento de fauna silvestre en la vía San Onofre–María la baja, Caribe Colombiano. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 1(27), 88-95.

Monserud, R. A., & Leemans, R. (1992). Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic. *Ecological modelling*, 62(4), 275-293.

Montalvo C.I., M.E. Pessino, F.C. Bagatto & C.I. Montalvo, 2008. Taphonomy of the bones of rodents consumed by Andean hog-nosed skunks (*Conepatus chinga*, Carnivora, Mephitidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science* 35: 1481-1488

Morales, P., & Cienfuegos, E. (2001). Metrología de isótopos estables y materiales de referencia utilizados para la determinación isotópica de carbono, nitrógeno, oxígeno, hidrógeno, y azufre.

Murray, M. H., Fassina, S., Hopkins III, J. B., Whittington, J., & St. Clair, C. C. (2017). Seasonal and individual variation in the use of rail-associated food attractants by grizzly bears (*Ursus arctos*) in a national park. *PLoS One*, 12(5), e0175658.

Mychajliw, A. M., Almonte, J. N., Martinez, P. A., & Hadly, E. A. (2022). Stable isotopes reveal seasonal dietary responses to agroforestry in a venomous mammal, the Hispaniolan solenodon (*Solenodon paradoxus*). *Ecology and Evolution*, 12(3), e8761.

Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.

Newsome, S. D., Etnier, M. A., Monson, D. H., & Fogel, M. L. (2009). Retrospective characterization of ontogenetic shifts in killer whale diets via  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis of teeth. *Marine Ecology Progress Series*, 374, 229-242.

Newsome, S. D., Ralls, K., Van Horn Job, C., Fogel, M. L., & Cypher, B. L. (2010). Stable isotopes evaluate exploitation of anthropogenic foods by the endangered San Joaquin kit fox (*Vulpes macrotis mutica*). *Journal of Mammalogy*, 91(6), 1313-1321.

Newsome, T. M., & Ripple, W. J. (2015). A continental scale trophic cascade from wolves through coyotes to foxes. *Journal of Animal Ecology*, 84(1), 49-59.

Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T., & Kratina, P. (2018). Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 278-291.

Nin, M., Soutullo, A., Rodríguez-Gallego, L., & Di Minin, E. (2016). Ecosystem services-based land planning for environmental impact avoidance. *Ecosystem services*, 17, 172-184.

Novaro A.J., M.C. Funes & R.S. Walker. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92: 25- 33

Overman, N.C. & Parrish, D.L. (2001) Stable isotope composition of walleye: d15N accumulation with age and area-specific differences in d13C. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1253–1260

O'Connell, T. C., & Hedges, R. E. M. (1999). Investigations into the effect of diet on modern human hair isotopic values. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 108(4), 409-425.8.

Panario, D. (1994). Evolución y tendencia de la vegetación nativa uruguaya I: la pradera (No. 631.4 URU).

Pautasso, A. A. (2002). Distribución, historia natural y conservación de mamíferos neotropicales. *Mastozoología Neotropical* 9(1):64-69.

Parera, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Buenos Aires: El Ateneo

Paruelo, J. M., Guerschman, J. P., Pineiro, G., Jobbagy, E. G., Verón, S. R., Baldi, G., & Baeza, S. (2006). Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia Uruguay*, 10(2), 47-61.

Peters, R. H., & Wassenberg, K. (1983). The effect of body size on animal abundance. *Oecologia*, 60(1), 89-96.

Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 293-320.

Pianka, E.R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:53-74

Piastri Lombardo, S. M. (2022). Estructura y composición del Banco de Semillas del Suelo en campo natural y áreas forestadas. Tesis de maestría, Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Agronomía.

Post, D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703–718.

Porter, C. K., Golcher-Benavides, J., & Benkman, C. W. (2022). Seasonal patterns of dietary partitioning in vertebrates. *Ecology Letters*, 25(11), 2463-2475.

Prasad, A. M., Iverson, L. R., & Liaw, A. (2006). Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 9, 181-199.

Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlishaw, G., & Mace, G. M. (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1456), 1947-1952.

Ribeiro, J. F., Guaraldo, A., Nardoto, G. B., Santoro, G., & Vieira, E. M. (2019). Habitat type and seasonality influence the isotopic trophic niche of small mammals in a neotropical savanna. *Hystrix*, 30(1), 30.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... & Schmitz, O. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.

Rodríguez-Gallego, L., Masciadri, S., & Nin, M. (2012). Modern vegetation and pollen relationships in four southwestern atlantic coastal lagoons. *Estuaries and coasts*, 35(3), 785-798.

Roemer, G.W.; Gompper, M.E. & Valkenburgh, B.V. (2009).The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience*, 59(2):165-73

Rojas, A. G. T., & Huerta, Y. C. (2000). Degradación de suelos forestales y programas de reforestación. *Foresta Veracruzana*, 2(1), 41-50.

Rosenfield, G. H., & Fitzpatrick-Lins, K. (1986). A coefficient of agreement as a measure of thematic classification accuracy. *Photogrammetric engineering and remote sensing*, 52(2), 223-227.

Rosumek, F. B., Blüthgen, N., Brückner, A., Menzel, F., Gebauer, G., & Heethoff, M. (2018). Unveiling community patterns and trophic niches of tropical and temperate ants using an integrative framework of field data, stable isotopes and fatty acids. *PeerJ*, 6, e5467.

Rubenstein, D. R., & Hobson, K. A. (2004). From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in ecology & evolution*, 19(5), 256-263.

Ruiz-Capillas, P., Mata, C., & Malo, J. E. (2013). Road verges are refuges for small mammal populations in extensively managed Mediterranean landscapes. *Biological conservation*, 158, 223-229.

Sabino-Marques, H., & Mira, A. (2011). Living on the verge: are roads a more suitable refuge for small mammals than streams in Mediterranean pastureland?. *Ecological research*, 26(2), 277-287.

Sade, S., Rau, J. R., & Orellana, J. I. (2012). Dieta del quique (*Galictis cuja* Molina 1782) en un remanente de bosque valdiviano fragmentado del sur de Chile. *Gayana (Concepción)*, 76(2), 112-116.

Santori, R. T., Lessa, L. G., & Astúa, D. (2012). Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação* (NC Cáceres, ed.). Ed. UFMS. Campo Grande, 385-406.

Santori, R.T., Astúa de Moraes, D., 2006. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. In: Monteiro-Filho, D.E., Cáceres, N.C. (Eds.), *Os Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Evolução*. Editora UFMS, Campo Grande. Mato Grosso do Sul, Brazil, pp. 241–254

Santos, M. D. F., & Hartz, S. M. (1999). The food habits of *Procyon cancrivorus* (Carnivora, Procyonidae) in the Lami Biological Reserve, Porto Alegre, Southern Brazil. *Mammalia (Paris)*, 63(4), 525-530.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, 185(4145), 27-39.

Schwertl, M., Auerswald, K., & Schnyder, H. (2003). Reconstruction of the isotopic history of animal diets by hair segmental analysis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 17(12), 1312-1318.

Serrón, A. (2019). Atropellos de mamíferos en la Región Este de Uruguay y su relación con atributos del paisaje. Tesis de grado. Facultad de Ciencias (UdelaR), Uruguay.

Serrón, A., Coitiño, H., & Segura, Á. (2020). Atropellos de mamíferos en la Región Este de Uruguay y su relación con los atributos del paisaje. *Innotec*, (20), 139-157.

Symes, Craig T.; Wilson, John W.; Woodborne, Stephan M.; Shaikh, Zara S.; Scantlebury, Michael (2013). Resource partitioning of sympatric small mammals in an African forest-grassland vegetation mosaic. *Austral Ecology*, 38(6), 721–729. doi:10.1111/aec.12020

Silva, C., Simões, MP, Mira, A. & Santos, SM (2019). *Factores que influyen en las muertes de depredadores: la disponibilidad de presas en los bordes de las carreteras*. *Revista de Gestión Ambiental*, 247, 644–650. doi: 10.1016 / j.jenvman.2019.06.083.

Sobel, J. M., & Streisfeld, M. A. (2015). Strong premating reproductive isolation drives incipient speciation in *Mimulus aurantiacus*. *Evolution*, 69(2), 447-461.

Soininen, E. M., Gauthier, G., Bilodeau, F., Berteaux, D., Gielly, L., Taberlet, P., ... & Yoccoz, N. G. (2015). Highly overlapping winter diet in two sympatric lemming species revealed by DNA metabarcoding. *PLoS one*, 10(1), e0115335.

Sponheimer, M., T. Robinson, L. Ayliffe, B. Roeder, J. Hammer, B. Passey, A. West, T. Cerling, D. Dear-ing, and J. Ehleringer. 2003. Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair  $\delta^{15}\text{N}$  values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology* 13:80–87.

Stanek, A. E., Wolf, N., Welker, J. M., & Jensen, S. (2019). Experimentally derived incorporation rates and diet-to-tissue discrimination values for carbon and nitrogen stable isotopes in gray wolves (*Canis lupus*) fed a marine diet. *Canadian Journal of Zoology*, 97(12), 1225-1230.

Strasburg, J. L. (2006). Conservation biology: roads and genetic connectivity. *Nature*, 440(7086), 875

Stumm, G. D., Gallo, J. A., Abba, A. M., & González, E. M. (2023). Aportes al conocimiento de los hábitos alimentarios de la mulita pampeana (*Dasyus septemcinctus hybridus*) en la República Oriental del Uruguay. *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos*, 5.

Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K., Lertzman, K.P., (2000). Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology*. 4 (1), 16.

Sutoh M, Koyama T, Yoneyama T (1987) Variations of natural  $^{15}\text{N}$  abundances in the tissues and digesta of domestic animals. *Radioisotopes* 36:74–77.

Symes, C. T., Wilson, J. W., Woodborne, S. M., Shaikh, Z. S., & Scantlebury, M. (2013). Resource partitioning of sympatric small mammals in an African forest-grassland vegetation mosaic. *Austral Ecology*, 38(6), 721-729.

Syväranta, J., Lensu, A., Marjomäki, T. J., Oksanen, S., & Jones, R. I. (2013). An empirical evaluation of the utility of convex hull and standard ellipse areas for assessing population niche widths from stable isotope data. *PLoS one*, 8(2), e56094.

Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia*, 57(1-2), 32-37.

Townshend, J., Justice, C., Li, W., Gurney, C., & McManus, J. (1991). Global land cover classification by remote sensing: present capabilities and future possibilities. *Remote Sensing of Environment*, 35(2-3), 243-255.

Valenzuela, L. O., Sironi, M., & Rowntree, V. J. (2010). Interannual Variation in the Stable Isotope Differences Between Mothers and Their Calves in Southern Right Whales (*Eubalaena australis*). *Aquatic Mammals*, 36(2).

Valenzuela, J., & Leichtle, J. (2015). Interacción de dos carnívoros, Puma concolor y Conepatus chinga rex, en el Parque Nacional Volcán Isluga, Región de Tarapacá. *Biodiversidad*, 3, 82-84.

Van der Merwe, J., & Hellgren, E. C. (2016). Spatial variation in trophic ecology of small mammals in wetlands: support for hydrological drivers. *Ecosphere*, 7(11), e01567.

Viera, A. J., & Garrett, J. M. (2005). Understanding interobserver agreement: the kappa statistic. *Fam med*, 37(5), 360-363.

Vuillermoz, P. A. (2001). Dieta estacional y selección de presas del gato montés (*Oncifelis geoffroyi*) y zorro pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) en la Reserva de Vida Silvestre "Campos del Tuyú" (Bahía Samborombón). BcS Thesis, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Wallace, R., Gómez, H., Porcel, Z., Rumiz, D. (Eds). (2010). Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño

Walsh, L. L., & Tucker, P. K. (2020). Isotopic niche breadth of a generalist mesopredator increases with habitat heterogeneity across its range. *Ecosphere*, 11(12), e03314.

Wassenaar, L.I. & Hobson, K.A. (2000) Stable-carbon and hydrogen isotope ratios reveal breeding origins of red-winged blackbirds. *Ecological Application*. 10, 911–916

White, C. D., Longstaffe, F. J., & Law, K. R. (1999). Seasonal stability and variation in diet as reflected in human mummy tissues from the Kharga Oasis and the Nile Valley. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147(3-4), 209-222.

White, A. J., Poulin, R. G., Wissel, B., Doucette, J. L., & Somers, C. M. (2012). Agricultural land use alters trophic status and population density of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on the North American Great Plains. *Canadian journal of zoology*, 90(7), 868-874.

Willington, E. A., Nolasco, M., & Bocco, M. (2013). Clasificación supervisada de suelos de uso agrícola en la zona central de Córdoba (Argentina): comparación de distintos algoritmos sobre imágenes Landsat. In V Congreso Argentino de Agrolinformática (CAI)-JAIIO 42 (2013).

Yeakel, J. D., Bhat, U., Elliott Smith, E. A., & Newsome, S. D. (2016). Exploring the isotopic niche: Isotopic variance, physiological incorporation, and the temporal dynamics of foraging. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 1.

Yoneyama, T. (1996). Characterization of natural <sup>15</sup>N abundance of soils. *Mass spectrometry of soils.*, 205-223.

Yuan, Y., Lee, J. J., & Hilsenbeck, S. G. (2019). Model-assisted designs for early-phase clinical trials: simplicity meets superiority. *JCO Precision Oncology*, 3, 1-12.

Zapata, S. C., Travaini, A., Delibes, M., & Martínez-Peck, R. (2005). Annual food habits of the lesser grison (*Galictis cuja*) at the southern limit of its range. *Mammalia* 69(1):85-88

Zeballos, H., López, E., & Morales, A. (1998). Mamíferos de Chiguata, hábitat y hábitos. Revista del Departamento Académico de Biología (BIOS), 2, 101-114.

## 8. Anexo

Tabla 1. Se muestran la cantidad total de muestras (N), valores medios, el desvío estándar (DS) y los rangos para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en recursos alimenticios y mamíferos consumidores colectados en 2020 - 2022 y durante el período de febrero – octubre. Los valores isotópicos están reportados en partes por mil (‰).

Categoría	N	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
		Media	Des. Est	Rangos	Media	Des. Est	Rangos
<b>Fuentes de recursos</b>							
<i>Plantas C4</i>	4	-14.81	0.74	(-13.78) – (-15.47)	1.01	1.06	0.17 – 2.55
<i>Plantas C3</i>	32	-29.59	1.28	(-26.64) - (-32.53)	2.33	2.35	(-1.37) - -7.98
<i>Frutos</i>	5	-28.07	1.84	(-25.89) - (-30.79)	0.76	4.09	(-4.83) - -5.41
<i>Insectos</i>	6	-19.33	4.48	(-14.02) – (-25.38)	8.13	4.87	3.50 - 15.50
<i>Aves</i>	6	-20.36	1.72	(-18.18) - (-23.29)	9.67	4.00	2.29 - 12.72
<i>Mamíferos pequeños</i>	2	-17.55	2.94	(-15.47)- (-19.63)	8.65	2.46	6.92 - 10.39
<b>Mamíferos</b>							
<i>Carnívoros</i>							<b>Pos.trófica</b>

<i>Hurón (Galictis cuja)</i>	1	-15.50	0	-15.50	13.05	0	13.05	<b>3.76</b>
<i>Hurón (Galictis cuja) cría</i>	3	-16.69	1.01	(-17.49) - (-15.55)	13.83	0.69	13.09 - 14.44	<b>3.99</b>
<i>Zorrillo (Conepatus chinga)</i>	16	-18.07	1.84	(-19.90) - (-13.68)	10.82	1.07	9.03 - 11.66	<b>3.10</b>
<b>Insectívoro</b>								
<i>Tatú (Dasypus novemcinctus)</i>	3	-19.49	1.89	-19.49	12.34	1.70	12.34	<b>3.94</b>
<i>Mulita (Dasypus hybridus)</i>	1	-16.77	0	-16.77	8.74	0	8.74	<b>2.17</b>
<b>Omnívoros</b>								
<i>Comadreja (Didelphis albiventris)</i>	3	-20.43	1.60	(-21.62) - (-18.07)	11.49	0.74	10.45 - 12.08	<b>3.30</b>
<i>Mano Pelada (Procyon cancrivorus)</i>	2	-21.35	1.68	(-22.54) - (-20.17)	12.33	0.29	12.13 - 12.54	<b>3.54</b>
<i>Zorro de Monte (Cerdocyon thous)</i>	9	-18.82	0.99	(-20.58) - (-17.40)	10.46	0.82	9.26 - 12.07	<b>2.99</b>
<i>Zorro de Monte (Cerdocyon thous) cría</i>	2	-21.33	0	-21.33	11.63	0	11.63	<b>3.34</b>
<i>Zorro de Campo (Lycalopex gymnocercus)</i>	2	-18.66	0.03	(-18.68) - (-18.64)	10.68	0.52	10.32 - 11.05	<b>3.06</b>
<i>Zorro sp.</i>	15	-20.02	1.78	(-22,52) - (-14.80)	11.23	0.83	8.95 - 11.96	<b>3.22</b>
<b>Herbívoros</b>								
<i>Guazubirá (Subulo gouazoubira)</i>	1	-26.59	0	-26.59	7.08	0	7.08	<b>2.86</b>

Tabla 2. Porcentaje de cada clase de uso de suelo resultado del modelo de clasificación supervisada para cada buffer circular de 4km por especie de mamífero.

<b>Especie</b>	<b>Agua (%)</b>	<b>Zona inundable (%)</b>	<b>Forestación (%)</b>	<b>Monte nativo (%)</b>	<b>Área urbana (%)</b>	<b>Cultivo invierno (%)</b>	<b>Cultivo verano (%)</b>	<b>Suelo desnudo (%)</b>	<b>Campo natural (%)</b>	<b>Doble cultivo (%)</b>	<b>Total general (%)</b>
Comadreja	0.27	0.68	2.73	14.07	3.34	7.65	0.07	0.26	70.92	0.00	100.00
Guazubirá	0.12	0.32	1.02	28.61	0.77	14.90	0.36	0.01	51.44	2.45	100.00
Hurón	0.26	0.46	0.68	17.68	1.29	11.87	0.37	0.06	67.32	0.00	100.00
Mano Pelada	0.23	0.56	4.01	20.50	1.62	12.36	0.22	0.08	60.09	0.33	100.00
Tatú Peludo	0.31	0.91	0.57	21.66	1.00	8.15	0.16	0.05	67.20	0.00	100.00
Zorrillo	0.71	0.75	1.21	20.09	1.25	13.84	0.70	0.09	61.21	0.15	100.00
Zorro de Campo	0.46	1.28	2.84	23.42	1.74	7.51	0.04	0.11	62.60	0.00	100.00
Zorro de Monte	1.21	1.17	1.04	27.37	1.03	7.01	0.26	0.03	60.21	0.67	100.00
Zorro sp	0.37	0.86	1.59	22.21	1.95	10.79	0.49	0.10	61.11	0.53	100.00
<b>Total general</b>	<b>0.64</b>	<b>0.86</b>	<b>1.41</b>	<b>22.18</b>	<b>1.46</b>	<b>10.51</b>	<b>0.41</b>	<b>0.08</b>	<b>62.07</b>	<b>0.37</b>	<b>100.00</b>

Tabla 3. Variables ambientales cedidas por el Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio (LDSGAT-FCIEN), utilizadas para la predicción de métricas tróficas a partir del modelo Random Forest.

Código	Variable	Código	Variable
B1	Temperatura media anual	ETR	Evapotranspiración real
B2	Intervalo Diurno Promedio (Media de la temperatura mensual (temp máx. Mín.))	HAN	Humedad media anual
B3	Isoterma (BIO2 / BIO7) (* 100)	HTC	Humedad del trimestre más cálido (Enero, Febrero, Marzo)
B4	Temperatura Estacionalidad (desviación estándar * 100)	HTF	Humedad del trimestre más frío (Julio, Agosto, Setiembre)
B5	Temperatura máxima del mes más cálido	HEL	Helada media
B6	Temperatura Mínima del Mes Más Frío	BH_VER	Balance hídrico en Verano
B7	Temperatura Rango anual (BIO5-BIO6)	BN_OTO	Balance hídrico en Otoño
B8	Temperatura media del trimestre más húmedo	BH_INV	Balance hídrico en Invierno
B9	Temperatura media del trimestre más seco	BH_PRI M	Balance hídrico en Primavera
B10	Temperatura media del trimestre más cálido	BH_AN	Balance hídrico medio anual
B11	Temperatura media del trimestre más frío	ESC	Escabrosidad, diferencia de alturas
B12	Precipitación anual	PEND	Pendiente en porcentaje

B13	Precipitación del mes más húmedo	ALT	Altura en metros
B14	Precipitación del mes más seco	OR	Orientación sur o norte (Está en ángulos (0 es el norte) y varia en sentido horario
B15	Precipitación Estacionalidad (Coeficiente de Variación)	DR	Distancia a ríos
B16	Precipitación del trimestre más húmedo	DCO	Distancia a la costa
B17	Precipitación del trimestre más seco	NDVI	Índice de vegetación de diferencia normalizada
B18	Precipitación del trimestre más cálido	PS	Profundidad del suelo
B19	Precipitación del trimestre más frío	TS	Textura del suelo
PMAX_ MED	Precipitaciones máximas media	RS	Rocosisdad del suelo
RAD	Radiación solar global media (En base a los 12 puntos de estimativos, basados en climatología de largo plazo del , se elabora la distribución espacial aproximada sobre todo el territorio uruguayo del promedio mensual de los acumulados diarios de energía solar por metro cuadrado en plano horizontal a nivel de suelo)	DR	Distancia a rutas (distancia del píxel a la ruta nacional o departamental más próxima medida en km. Cuando la ruta pasa por el píxel el valor es 0. Cobertura de rutas de las cartas topográficas 1.50.000 digitalizadas)
ETP	Evapotranspiración potencial	DC	Distancia a caminos (distancia del píxel al camino departamental (caminos rurales) más próximos medidos en km. Cuando la ruta pasa por el píxel el valor es 0. Cobertura de rutas de las cartas topográficas 1.50.000 digitalizadas)
IS	Inundabilidad del suelo		

