



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“Patrones macroecológicos con control
Filogenético”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

IRMA GONZÁLEZ GONZÁLEZ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS:
DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ

2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Datos del Jurado

1. Datos del alumno
González
González
Irma
50 33 50 82
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
099519300

2. Datos del tutor
Dra
Ella Gloria
Vázquez
Domínguez

3. Datos del sinodal 1
Dr
Héctor Takeshi
Arita
Watanabe

4. Datos del sinodal 2
Biól
José Gerardo
Rodríguez
Tapia

5. Datos del sinodal 3
Dra
Mercedes Pilar
Rodríguez
Moreno

6. Datos del sinodal 4
Dr
David
Valenzuela
Galván

7. Datos del trabajo escrito
Patrones macroecológicos con control filogenético
58 p
2007

Agradecimientos

Agradezco a la Dra. Ella Vázquez Domínguez por ser mi asesora en este trabajo.

A Biól. Gerardo Rodríguez Tapia por su inmensa ayuda, consejos y comentarios.

A mis sinodales Dr. Héctor T. Arita Watanabe, Dr. David Valenzuela Galván y Dra. Pilar Rodríguez Moreno por sus revisiones y comentarios.

A todos los que forman parte del Laboratorio de Macroecología del Instituto de Ecología de la UNAM, en especial a Tania Garrido por haber recorrido juntas el camino para realizar este trabajo, por sus comentarios y discusiones, sobre todo por todos los buenos momentos.

A la Facultad de Ciencias de la UNAM y a todos los maestros que me transmitieron más allá de sus conocimientos, la pasión por esta carrera.

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

A mi mamá,

A mi hermana,

A Ker

*“il n’ y a ni bonheur ni malheur en ce monde, il y a la
comparaison d’un état a l’autre, voilà tout, celui- là seul qui a
éprouvé l’extreme infortune est apte a ressentir l’extreme
félicité...vivez donc est soyez heureux...et n’oubliez jamais:
toute la sagesse humaine sera dans ces deux mots:
Attendre et espérer...”*

Alexandre Dumas

ÍNDICE

RESUMEN	<i>i</i>
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Biodiversidad	1
1.2 Macroecología	1
1.3 Patrones globales en Macroecología	2
1.3.1 Relación especies-área	2
1.3.2 Relación entre la riqueza local y regional	3
1.3.3 Distribución de frecuencias de masa corporales	3
1.3.4 Distribución de frecuencias de áreas de distribución	4
1.3.5 Relación entre la masa corporal y el área de distribución	4
1.3.6 Gradiente latitudinal	5
1.3.6.1 Efecto Rapoport	6
1.3.6.2 Regla de Bergmann	6
1.3.7 Otros patrones	7
1.3.8 Especificidad ecológica	8
1.4 Orden Carnivora	9
1.5 Control filogenético	11
2. OBJETIVOS	12
2.1 Objetivo general	12
2.2 Objetivos particulares	12
3. MATERIAL Y MÉTODO	13
3.1 Área de distribución	15
3.1.1 Extensión latitudinal	15
3.1.2 Área de ocurrencia	16
3.2 Masa corporal, dieta y hábito	17
3.3 Patrones y gradientes de diversidad	19
3.4 Análisis estadísticos	22

4. RESULTADOS	24
4.1 Patrón latitudinal de riqueza	
4.2 Distribución de frecuencias	25
4.2.1 Área de distribución	25
4.2.2 Masa corporal	28
4.2.3 Especificidad ecológica	30
4.3 Patrones latitudinales	31
4.4. Control filogenético	37
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	39
6. BIBLIOGRAFÍA	47
7. ANEXOS	52

RESUMEN

Diversos estudios macroecológicos han evaluado patrones y gradientes de diversidad, la mayoría a escalas geográficas regionales y a escalas taxonómicas superiores, encontrando tanto resultados positivos como negativos (i.e., se cumple o no el patrón). En el presente estudio evalué para 70 especies de carnívoros terrestres (Fisípedos) del continente Americano, el patrón latitudinal de riqueza, el efecto o regla Rapoport, la regla de Bergmann y el patrón latitudinal de especialización ecológica, bajo la óptica de contrastes filogenéticamente independientes. Estimé cuatro atributos intrínsecos a cada especie: el área de distribución, la masa corporal y la especialización ecológica con base en dieta y hábitos, considerando dos medidas de tamaño de área: la extensión latitudinal (km) y el área de ocurrencia (km²). Además utilicé un superárbol filogenético publicado para Carnivora. Evalué los patrones con y sin control filogenético, esto último utilizando la metodología propuesta por Cardillo (2002), pero modificada considerando dos restricciones para las comparaciones pareadas de especies: el solapamiento de las áreas de distribución menor o igual a 40% y una separación entre áreas de al menos 8° de latitud. Encontré que la mayoría de las especies estudiadas tienen áreas de distribución preferentemente de pequeñas a intermedias (entre 1,000-5,000 km, 50% de las especies y entre 1-13 km², 30 %). Predominan (50%) los tamaños corporales pequeños (alrededor de 5 kg). A pesar de que consideré seis tipos de dieta, encontré que la mayoría de los carnívoros son predominantemente carnívoros y de los cinco tipos de hábitos predominó el terrestre. Encontré que para los carnívoros terrestres del continente Americano no se presenta ninguno de los patrones analizados, ni antes ni después del control filogenético. Al evaluar la correlación entre las dos formas de medir el área de distribución encontré que están positiva y significativamente correlacionadas, por lo que el utilizar una u otra forma de medir el área de distribución no está afectando los resultados. Asimismo, la masa corporal y el área de distribución también están positiva y significativamente correlacionadas independientemente de la forma de medir el área de distribución.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Biodiversidad

La biodiversidad es la riqueza total en composición y número de manifestaciones de formas de vida que existen en la naturaleza. Incluye la abundancia en genes, poblaciones, especies, comunidades, ecosistemas y los procesos ecológicos de que son parte (Gaston, 2000).

Asimismo, la biodiversidad está distribuida heterogéneamente a lo largo de la Tierra, algunos ambientes tienen una mayor variación biológica como los bosques tropicales o los arrecifes de coral; otros son comparativamente más pobres como son los desiertos o las regiones polares (Gaston, 2000). Además, existe una mayor riqueza de especies distribuida en ciertas regiones, como en los trópicos, que en general son las regiones más diversas. En particular, en el continente Americano se encuentran tres de los países ubicados entre los cuatro primeros lugares de los países con el mayor número de especies de mamíferos, en primer lugar Brasil (565), en segundo lugar **México (507)** y en cuarto lugar Colombia (471), (Semarnap, 1998). Al comparar países no tropicales con países tropicales se puede ver que a pesar de tener áreas geográficas similares, la riqueza de especies varía considerablemente; por ejemplo, Costa Rica, país neotropical posee 205 especies de mamíferos mientras que Francia, país no tropical sólo tiene 93 especies, a pesar de que ambos países tienen una superficie similar (Primmack et al., 2001).

Las formas de vida que constituyen la biodiversidad presentan una enorme complejidad y diversidad; cada especie tiene diferentes requerimientos para establecerse y subsistir, como variaciones en su abundancia espacial y temporal. (Brown y Maurer, 1989). Cada lugar de la Tierra es distinto y está habitado por un particular ensamble de especies. A pesar de dicha variación, se han podido reconocer patrones generales que permiten explicar la distribución de las especies y los procesos que determinan los ensambles de especies; particularmente, la Macroecología permite hacer este tipo de estudios e inferencias.

1.2 Macroecología

En 1989, Brown y Maurer tenían como objetivo entender y explicar cómo los ensambles de especies (utilizando aves y mamíferos de Norte América) se dividen el

espacio físico y el alimento a escalas grandes, para lo cual estudiaron los patrones y procesos que caracterizan el ensamble de biotas continentales. Sin embargo, la manipulación experimental a las escalas espaciales o temporales que se pretendían manejar era impráctica e imposible, por lo que era necesario un análisis estadístico de los patrones estudiados. Así surgió la Macroecología que más que un campo nuevo y distinto de la ciencia, era un programa de investigación en ecología; la Macroecología trabaja con base en patrones acumulativos estadísticos y en la cual, las “escalas grandes” se refiere a áreas de gran extensión y “escalas pequeñas” a áreas reducidas (Blackburn y Gaston, 2002).

En resumen, la Macroecología estudia y trata de explicar patrones de abundancia, de riqueza y diversidad de especies a grandes escalas geográficas y temporales, analiza datos ecológicos como masa corporal, densidad de especies y tamaño y forma de las áreas de distribución, información que determina la distribución de los recursos.

1.3 Patrones globales en Macroecología

Varios patrones globales de variación espacial de la biodiversidad han sido explorados, como la relación especies-área y la relación entre la riqueza local y regional (Cornell y Lawton, 1992); así como a lo largo de gradientes, tales como el gradiente latitudinal, el longitudinal, el de productividad y el de aridez (Gaston, 2000). Dichos gradientes están fuertemente relacionados con la variación en características físicas: variaciones en la latitud, altitud, aridez, salinidad, profundidad y otros. Los efectos de estos factores físicos en la limitación de la distribución de los organismos también es una evidencia de la relación entre adaptación y variación climática (Brown, 1988).

1.3.1 Relación especies-área

En general, la riqueza de especies aumenta a medida que se incrementa el área geográfica muestreada, patrón que se ha verificado a distintas escalas espaciales (Ruggiero, 2001). Además, algunos autores han propuesto varias explicaciones a este respecto: Rosenzweig (1995) sugiere que a medida que el área se incrementa aumenta el número de hábitats, y esto a su vez promueve un incremento en la riqueza de especies; Terborgh (1973) explica que los trópicos tienen una alta riqueza de

especies debido a que tienen una mayor extensión geográfica por lo que al disminuir ésta hacia los polos el número de especies también disminuye.

1.3.2 Relación entre la riqueza local y regional

Esta relación se explica por la influencia que tienen los factores regionales o locales sobre uno y otro. Así, se han descrito dos tipos de relaciones empíricas. Una de éstas es la que explica cómo la diversidad local aumenta de manera proporcional a la regional, sin llegar a la saturación pues las localidades de una región de alta diversidad son también ricas en especies y, al parecer, sólo los factores que afectan a la diversidad regional también afectan la diversidad local, lo que hace descartar los efectos de los factores locales. En la otra relación propuesta: aunque al principio la diversidad local aumenta conforme aumenta la diversidad regional, se llega a un punto en el cual la diversidad local deja de aumentar aún cuando la local siga en aumento, es decir que se llega a una asíntota. Esta saturación indica que no hay un vínculo entre la diversidad regional y local, por lo cual lo que determina la riqueza local son sólo los factores locales (Rodríguez y Vázquez-Domínguez, 2003).

1.3.3 Distribución de frecuencias de masas corporales

La distribución de las masas corporales ha sido estudiada para diferentes taxones (Brown y Maurer, 1989, Brown y Nicoletto, 1991; Maurer et al., 1992; Brown et al., 1993; Arita y Figueroa, 1999). Particularmente para mamíferos de América del Norte se ha encontrado que esta distribución está sesgada a la derecha, con un tamaño modal alrededor de los 100 g (Brown y Maurer, 1989; Blackburn y Gaston; 1998^a; 1998^b; Arita y Rodríguez 2001). Para carnívoros, también se ha encontrado esta distribución, pero sólo para las especies de Norte América (Brown y Maurer, 1989). Los datos para mamíferos sugieren que la distribución de frecuencias de las masas corporales varía con la escala espacial, es decir, con el tamaño de área estudiado (Brown y Maurer, 1989). Este patrón generalizado del tamaño de masas corporales parece no ser sólo un efecto estadístico (Brown y Nicoletto, 1991), pues la categoría modal corresponde al tamaño óptimo de un mamífero terrestre (100 g) propuesto por Brown et al. (1993), mientras que el hecho de que en las categorías de menor talla hay un menor número de individuos se explica por la existencia de un tamaño mínimo para un vertebrado endotérmico, determinado por cuestiones metabólicas (Schmidt-Nielsen,

1984). Finalmente, también el modelo teórico de Kozlowzki y Weiner (1997), quienes propusieron que el tamaño óptimo varía de especie en especie, se ajusta a la distribución de frecuencias de masas corporales que se han observado para diferentes grupos.

1.3.4 Distribución de frecuencias de áreas de distribución

Diferentes autores han evaluado la distribución de frecuencias del área de distribución de las especies lo mismo que la de masa corporal observada para varios taxones (Pagel et al., 1991; Arita, 1997; Cardillo et al., 2003) Han encontrado una distribución sesgada a la derecha donde se muestra que la mayoría de las especies tienen áreas de distribución pequeñas. Sin embargo, sobre todo cuando se trabaja con subgrupos, como para los diferentes órdenes de mamíferos, se ha encontrado que la distribución de frecuencias de sus áreas de distribución es más homogénea (Pagel et al.1991).

1.3.5 Relación entre la masa corporal y el área de distribución

Un patrón que se ha encontrado es la correlación entre el promedio de la masa corporal de especies y el tamaño de su área de distribución o extensión geográfica (Taylor y Gotelli, 1994). Brown (1981) predijo una relación positiva entre el tamaño corporal y el tamaño del área de distribución. Brown y Maurer (1987 y 1989) concuerdan en que el tamaño máximo posible de área o extensión geográfica de una especie está dado por restricciones espaciales (como el tamaño de un continente para las aves), mientras que el tamaño mínimo de masa corporal está dado por cuestiones metabólicas de las especies. De tal manera que el tamaño mínimo del área de distribución podría incrementar con el tamaño corporal porque las especies de un tamaño corporal grande tienen requerimientos relativamente grandes de ámbito hogareño. De tal manera que las especies de tamaño pequeño pueden tener una variedad de tamaños de área y las de tamaños grandes sólo uno. Gaston y Blackburn (1996) vieron que la relación "ideal" es de forma triangular (Fig 1): existe un límite superior que determina el tamaño máximo de área que una especie puede tener y que está determinada por el tamaño del área estudiada (AB), un segundo límite que determina el tamaño corporal mínimo de una especie (AC) y finalmente, el tercer límite es el que está indicando el tamaño de área de distribución que una especie debe tener

de acuerdo con su tamaño corporal, el cual tiende a aumentar conforme aumenta el tamaño corporal (BC).

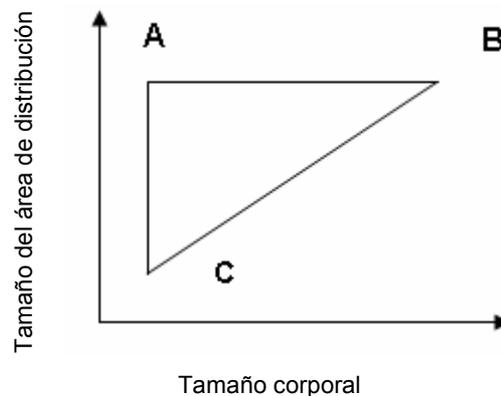


Fig. 1. Relación ideal de la relación entre el tamaño del área de distribución geográfica y el tamaño corporal de una especie (Gaston y Blackburn, 1996).

1.3.6 Gradiente latitudinal

El marcado incremento de la diversidad de los polos al Ecuador es tal vez el patrón más estudiado en trabajos biogeográficos. Esta variación está fuertemente relacionada con un pronunciado gradiente físico en radiación solar, temperatura, estaciones y otros factores (Brown, 1988). El promedio de riqueza de especies, en una muestra de área de tamaño dado, aumenta de las latitudes altas hacia las latitudes bajas (Chown y Gaston, 2000). Ello ha sido documentado para un amplio espectro de grupos taxonómicos, incluyendo grupos tan diferentes como protistas, árboles, hormigas, pájaros carpinteros y primates (Gaston et al., 1998), lo mismo que un amplio rango de escalas espaciales, en donde, considerando diferentes tamaños de área, los ensamblajes tropicales son comúnmente más diversos que los templados. Además este patrón es consistente en diferentes niveles de organización (de genes a ecosistemas), aunque la mayoría de los análisis tiene que ver con la biodiversidad medida como el número de especies observadas o estimadas que están en una cierta área (riqueza de especies).

Asociadas al gradiente latitudinal se han descrito dos efectos o reglas: la regla o efecto Rapoport y la regla de Bergmann

1.3.6.1 Efecto Rapoport

Stevens (1989) denominó regla Rapoport a la correlación positiva existente entre el tamaño de las áreas geográficas de las especies y la latitud. El efecto Rapoport predice, en su definición más general, que el tamaño del área geográfica de las especies aumentará hacia las latitudes más elevadas, probablemente reflejando adaptaciones a condiciones climáticas extremas que incrementan la tolerancia de las especies y permitiendo la dispersión hacia áreas más grandes.

Desde su descubrimiento hasta la actualidad, la regla o efecto Rapoport ha sido puesto a prueba para un número considerable de taxones y regiones, como lo muestran Gaston et al. (1998): árboles en Norte América, cactus columnares en Argentina, peces en los océanos Atlántico y Pacífico, mamíferos en Norte América, Sudamérica y Australia, entre otros ejemplos.

Sin embargo, se ha visto que no es una regla general, ya que aplica sólo para algunas regiones del planeta (norte del continente americano, sobre todo), para algunos grupos taxonómicos y los resultados pueden ser dependientes del método utilizado para evaluar la regla (Harcourt, 2000). Así, sólo algunos mamíferos de Sudamérica muestran este patrón, como son carnívoros, primates y murciélagos (Ruggiero, 1994), o cuando se consideran regiones del planeta específicas y no el total del planeta. Por ejemplo, Harcourt (2000) encontró que cuando se considera el planeta entero, excluyendo Madagascar y taxones superiores, se encuentra el efecto o regla Rapoport; asimismo, cuando se consideran regiones del planeta por separado y bajo ciertas restricciones, el efecto se mantiene.

1.3.6.2 Regla de Bergmann

La observación de que el tamaño corporal de las especies animales varía espacialmente fue hecha por primera vez por Carl Bergmann en 1847: “si tenemos dos especies de animales las cuales podrían sólo diferir uno del otro con respecto al tamaño ... la distribución geográfica de dos especies tendría que ser determinada por sus tamaños ... si hay géneros en los cuales se difiere sólo en tamaño, las especies más pequeñas demandarían un clima más cálido, a la extensión exacta de su diferencia de tamaño” (Blackburn et al., 1999; Blackburn y Hawkins, 2004). Aunque no es tan claro como uno esperaría, es obvio que en la totalidad las especies más grandes viven hacia latitudes altas y las pequeñas hacia latitudes bajas. Al igual que la regla Rapoport, la Regla de Bergmann puede no cumplirse para todos los grupos taxonómicos ni en todas las áreas geográficas (Blackburn et al., 1999). Además,

Blackburn et al. (1999) propusieron varias hipótesis para explicar los mecanismos asociados con esta regla. Una explicación es que, dado que la pérdida de calor es menor a mayor tamaño corporal, la conservación de calor en animales con tamaño corporal grande les permite habitar en regiones templadas. Por otro lado, la hipótesis de la escasez de alimento implica que las especies con masas corporales grandes tienen una resistencia mayor a la disminución en la disponibilidad de alimento, como sucede en las regiones templadas donde los recursos están limitados durante ciertas temporadas del año (e.g. invierno); dichas especies tienen mayor resistencia gracias a sus tasas metabólicas que son lentas. Asimismo, la hipótesis de la disponibilidad de recursos señala que en latitudes mayores hay una menor competencia por los recursos disponibles y ello permite que los organismos tengan tamaños grandes. Finalmente, hay dos hipótesis filogenéticas: que las especies con tamaños corporales grandes podrían ser resultado de colonizaciones al azar y una diversificación posterior y que, a latitudes altas, dichas especies podrían haber resultado de ventajas selectivas de características accidentalmente asociadas al tamaño corporal, lo que les permitió colonizar áreas mayores en altitudes altas.

1.3.7 Otros patrones o gradientes

a) *Gradiente altitudinal*: en general, para mamíferos, aves, reptiles, insectos y anfibios, la riqueza de especies en la cima de las montañas es generalmente menor que en la parte basal. Coincidiendo con esto, la disminución en la riqueza de especies con el incremento de la altitud es un incremento en la extensión altitudinal de las especies. Este patrón es análogo a la relación entre la extensión latitudinal de las especies y la latitud (“Regla Rapoport”; Stevens, 1992).

b) *Gradiente de productividad*: se ha encontrado que de bajos a altos niveles de disponibilidad de energía (productividad) el número de especies aumenta (Gaston, 2000); es decir, que a mayor productividad (medida de diferentes formas como temperatura, precipitación, evapotranspiración, entre otras), hay un mayor número de especies (Rodríguez y Vázquez-Domínguez, 2003).

c) *Gradiente de aridez*: aunque se sabe que los desiertos poseen pocas especies en comparación con otras regiones a latitudes y altitudes parecidas, hay pocas cuantificaciones cuidadosas en la variación de la riqueza de especies a lo largo de gradientes de aridez. Un problema de la variación en la disponibilidad de humedad se

relaciona casi siempre con otros factores, como la altitud y la proximidad a las costas, por ejemplo, en las montañas del suroeste de Estados Unidos y en otras regiones desérticas las especies de plantas alcanzan su más alta diversidad a altitudes intermedias. (Brown, 1988). Vallejo-Ramos (2006) encontró que la diversidad de la familia Cactaceae en la Región del Desierto Chihuahuense es muy alta, con un incremento en la diversidad hacia el sur del Desierto, zona que corresponde a una latitud intermedia (23°N y 24°N), además encontró que esta diversidad está fuertemente relacionada con las condiciones climáticas y el factor edáfico, los cuales generan una alta especialización de la flora del Desierto Chihuahuense.

d) Gradiente de salinidad: en las regiones costeras, diversos organismos marinos presentan gradientes locales de diversidad asociados a decrementos o incrementos de salinidad. Casi invariablemente, la diversidad disminuye al disminuir la concentración de solutos disueltos del agua marina normal, de aproximadamente 35 ppm (3.5%). La diversidad de especies dulceacuícolas también disminuye una vez que la concentración excede alrededor del 2%. Una consecuencia de estas relaciones es que los estuarios y otros hábitats salobres donde el mar y agua dulce se mezclan, típicamente tienen baja diversidad de especies, aunque esas aguas pueden ser altamente productivas y albergar altas densidades de poblaciones de algunas especies (Brown, 1988).

1.3.8 Especificidad ecológica: dietas y hábitos

El tipo de hábito o de dieta de las especies animales son considerados como medidas alternativas de diversidad y proporcionan información amplia sobre cada especie ya que están relacionados con el tamaño corporal, el ámbito hogareño, la morfología, etc. Por ejemplo, cuando se estima la diversidad de dietas y se relaciona con el tamaño corporal, se puede hacer una comparación de la cantidad de biomasa entre regiones distintas y se puede evaluar, aunque de manera indirecta, la diversidad fisiológica y morfológica, que están fuertemente relacionadas con la diversidad de hábitos y masa corporal (Eisenberg, 1981).

Además, los recursos y el ambiente varían latitudinalmente, por lo que dependiendo del lugar donde habiten las especies será la dieta y el hábito que tengan, ya que estos dos atributos están asociados a las condiciones físicas y ecológicas que tiene cada región geográfica. Si una región presenta ligeras variaciones climáticas, ello

permite que los organismos se especialicen en cuanto al aprovechamiento de recursos y en ocasiones se reduce el tamaño de su nicho (Pianka, 1966; Stevens, 1989).

1.4 Orden Carnivora

Los carnívoros han fascinado al hombre desde siempre; conforman el 10% de los géneros de la clase Mammalia y sólo alrededor del 2% de toda la biomasa de mamíferos. El orden Carnívora se caracteriza por una gran variación morfológica, ecológica y conductual. Los rangos de tamaño corporal van desde los 100 g como la comadreja (*Mustela nivalis*) hasta el gigante oso polar (*Ursus maritimus*) que pesa alrededor de 800 kg. La tasa de reproducción puede ser tan baja como de una sola camada cada cinco o siete años, como en algunos osos negros, o tan grande como tres camadas por año con ocho crías por vez, como en algunas poblaciones de mangostas enanas. Las especies del orden Carnivora están distribuidas en todo el mundo, se encuentran en todos los hábitat o tipo de vegetación, desde praderas, bosque caducifolio, desierto, selva tropical, hasta aguas oceánicas. Sus territorios pueden ser bastante pequeños (olingos: *Bassaricyon pauli* y *Bassaricyon lasius* alrededor de 2,000 km²) hasta extremadamente grandes (*Puma concolor* con alrededor de 24 millones de km²), con extensiones geográficas alrededor del mundo (Gittleman et al., 2001).

Carnivora significa literalmente “consumidores de carne”. De tal manera que el nombre ordinal describe un atributo o aspecto de un nicho que algunos pero no todos los miembros del orden Carnivora ocupan (Eisenberg, 1989; Gittleman, 1989) y esto está relacionado con la presencia de carnasiales, adaptación justo para la carnivoría pues aún las especies que no comen carne o muy poca tienen estos dientes (Wilson y Reeder, 2005; D. Valenzuela, comunicación personal). La mayoría de las especies se alimenta de vertebrados, pero algunos tienen una dieta omnívora. Asimismo, también difieren mucho en su forma y hábitos, la mayoría son predominantemente terrestres, pero hay especies adaptadas a otras formas de vida: arbórea: Olingo leonado (*Bassaricyon alleni*), subterránea: zorrillo rayado (*Mephitis mephitis*) o acuática: nutria de río tropical (*Lontra longicaudis*).

De las 4,629 especies de la clase Mammalia, el orden Carnivora ocupa el 4º lugar de riqueza de mamíferos con alrededor de 286 especies, distribuidas en 126 géneros y 15 familias (Felidae, Viverridae, Eupleridae, Nandinidae, Herpestidae, Hyenidae, Canidae, Ursidae, Procyonidae, Mustelidae, Mephitidae, Ailuridae,

Otariidae, Odobenidae y Phocidae), detrás de Rodentia (2,021 especies), Chiroptera (925) e Insectivora (428) (Wilson y Reeder, 2005).

Este grupo es muy susceptible a cambios ambientales; la disminución de sus poblaciones producto de la fragmentación del hábitat induce a la pérdida de la variabilidad genética, repercutiendo en su capacidad de adaptación, y por lo tanto en su sobrevivencia. Las distribuciones históricas de este grupo son, en general, muy amplias, por lo que la reducción de las poblaciones de carnívoros determina que las especies pierdan una parte importante de individuos y, por lo tanto, una parte de su área de distribución y que se encuentren significativamente amenazadas o extintas (Gittleman et al., 2001).

Este estudio se basa en los carnívoros fisípedos del continente Americano, los cuales se ubican casi siempre en un solo orden o como un suborden en oposición con los Pínnipedos, o carnívoros acuáticos. Los carnívoros terrestres están clásicamente divididos en dos grupos: Arctoidea y Canoidea.

Arctoidea (Feloidea), que incluye las familias Viverridae, Hyanidae, Eupleridae, Nandinidae, Herpestidae y Felidae (civets, mangostas, hienas y gatos). Las civetas (Viverridae) son considerados los más conservados ya que presentan caracteres ancestrales. En el continente Americano se encuentra la familia Felidae (gatos), que tienen miembros altamente especializados en el hábito carnívoro. Tienen su origen en hábitat cubiertos por bosques, y la mayoría de las formas conservan la habilidad trepadora. Asimismo, la mayoría de los felinos están especializados para ocultarse y atrapar rápidamente a su presa, mientras que tienen tendencia a vivir y cazar en solitario (Gittleman et al., 2001).

El resto de los carnívoros se agrupan en un ensamble ampliamente heterogéneo: el grupo Canoidea, que incluye las familias Ursidae, Mustelidae, Canidae, Mephitidae, Procyonidae y Ailuridae, todas salvo la última presentes en América. Los miembros de la familia Canidae tienen extremidades adaptadas para correr y perseguir a sus presas por grandes distancias; su distribución es global excepto en algunas regiones como las Filipinas, Madagascar o la Polinesia, entre otras. Opuestos a esta familia, los miembros de la familia Ursidae caminan apoyando la planta completa de las patas y tienen movimientos lentos, pero tienen gran habilidad para trepar. La familia Procyonidae tiene miembros semiarborícolas; los géneros existentes están confinados al continente Americano. También los mustélidos (comadreja, zorrillos, entre otros) que están ampliamente distribuidas excepto en Madagascar y Australia. El ancestro fue probablemente un mamífero insectívoro que gradualmente se especializó para cazar presas cada vez más grandes (Wilson y Reeder, 2005).

1.5 Control filogenético

Los estudios tradicionales en Macroecología no toman en cuenta la ancestría de los grupos taxonómicos estudiados, sin embargo, Harvey en 1996 señaló que se debe utilizar información filogenética en los estudios en Ecología, “para llegar a entender el rasgo o característica que permite a los diferentes grupos taxonómicos ser exitosos en las diferentes circunstancias ecológicas”. Ello porque las especies cercanamente emparentadas comparten no sólo características ecológicas sino también características heredables, por lo cual, los análisis filogenéticos controlados permiten eliminar los efectos que podrían confundir por ser compartidos por ancestría y no ser efectos puramente ecológicos (Barracough et al., 1998). Esto es, organismos filogenéticamente cercanos tienden a parecerse entre sí y pueden tener – o tienen - estrategias similares para su existencia (Rezende y Garland, 2003).

El control filogenético es un método estadístico, el cual tiene como finalidad que las especies a comparar sean puntos independientes, es decir, que dada su relación ancestral, los patrones que éstas siguen sean estadísticamente independientes de su ancestría común.

La utilización de los contrastes filogenéticamente independientes se ha incrementado, dado que al llevarlos a cabo se ha observado que diversos patrones macroecológicos no se cumplen o se mantienen. Esto puede ser resultado del método filogenético empleado (Diniz-Filho, 2002), por el lugar evaluado (Blackburn et al., 2004), o por el taxón estudiado. Recientemente se han realizado estudios bajo contraste filogenético de diferentes grupos taxonómicos, tales como peces (Taylor y Gotteli, 1994), víboras (Reed, 2003), lagartijas (Cruz et al., 2005), marsupiales (Johnson et al., 2002), mamíferos (Diniz-Filho y Balestra, 1998; Bininda-Emonds, 2000; Diniz-Filho, 2002) o aves (Owens et al, 1999; Cardillo, 1999 y 2002).

Capítulo 1

2. OBJETIVOS

General

El objetivo del presente estudio consiste en evaluar los patrones y gradientes de diversidad de los carnívoros terrestres (Fisípedos) de América, usando dos medidas de tamaño de área y bajo la óptica de contrastes filogenéticamente independientes.

Particulares

- Evaluar los patrones:
 - latitudinal de riqueza
 - efecto Rapoport,
 - regla de Bergmann
 - latitudinal de especificidad ecológica

Realizar la evaluación de los patrones mencionados, bajo un control filogenético.

3. MATERIALES Y MÉTODO

Para realizar este estudio, busqué la filogenia mejor resuelta para los carnívoros terrestres (Fisípedos) del continente Americano; es decir, una filogenia molecular y resuelta a nivel de especie, además de que fuera de libre acceso. Por tal motivo, elegí una parte del superárbol filogenético de los carnívoros de todo el mundo reportado por Bininda-Emonds et al. (1999), utilizando la topología que corresponde a las 70 especies de carnívoros terrestres del continente americano (excluyendo especies insulares, Fig. 2, Anexo I).

Para cada especie estudié cuatro de sus atributos intrínsecos: el área de distribución, la masa corporal y la especialización ecológica considerada como tipo de dieta y tipo de hábito.

Para obtener los datos de masa corporal, hábito y dietas de las 70 especies estudiadas, utilicé la base de datos de los Mamíferos de Norte América, elaborada por el laboratorio de Macroecología del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México, para la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (SNIB-CONABIO; Arita y Rodríguez, 2004; disponible en la página web: www.conabio.gob.mx). Esta base de datos fue elaborada digitalizando los mapas de distribución histórica de 744 especies de mamíferos terrestres, sin incluir a las especies insulares e introducidas, teniendo como base los mapas propuestos por Hall (1981) y actualizados hasta el 2000. En esta base de datos se cuenta con cinco familias del orden Carnivora: Canidae, Felidae, Mustelidae, Procyonidae y Ursidae, que representan 51 especies de carnívoros terrestres distribuidos a lo largo de Alaska y norte de Canadá hasta Panamá.

No se encontraban en la base de datos diecinueve especies incluidas en la filogenia, dado que son especies sudamericanas que no habían sido contempladas para formar parte de la base de datos original, por lo cual, hice una extensa revisión bibliográfica en Eisenberg (1981 y 1989), Nowak (1997), Diniz-Filho (2002) y de la red (www.animaldiversity.ummz.umich.edu, www.animaldiversity.org, www.Mammalianspecies.org).

Para el atributo del área de distribución usé, en Arc-view versión 3.1, los mapas de la Base de datos SNIB-CONABIO (Arita y Rodríguez, 2004) y los mapas digitales de la distribución de los mamíferos del hemisferio occidental versión 1.0 de Patterson et al. (2003).

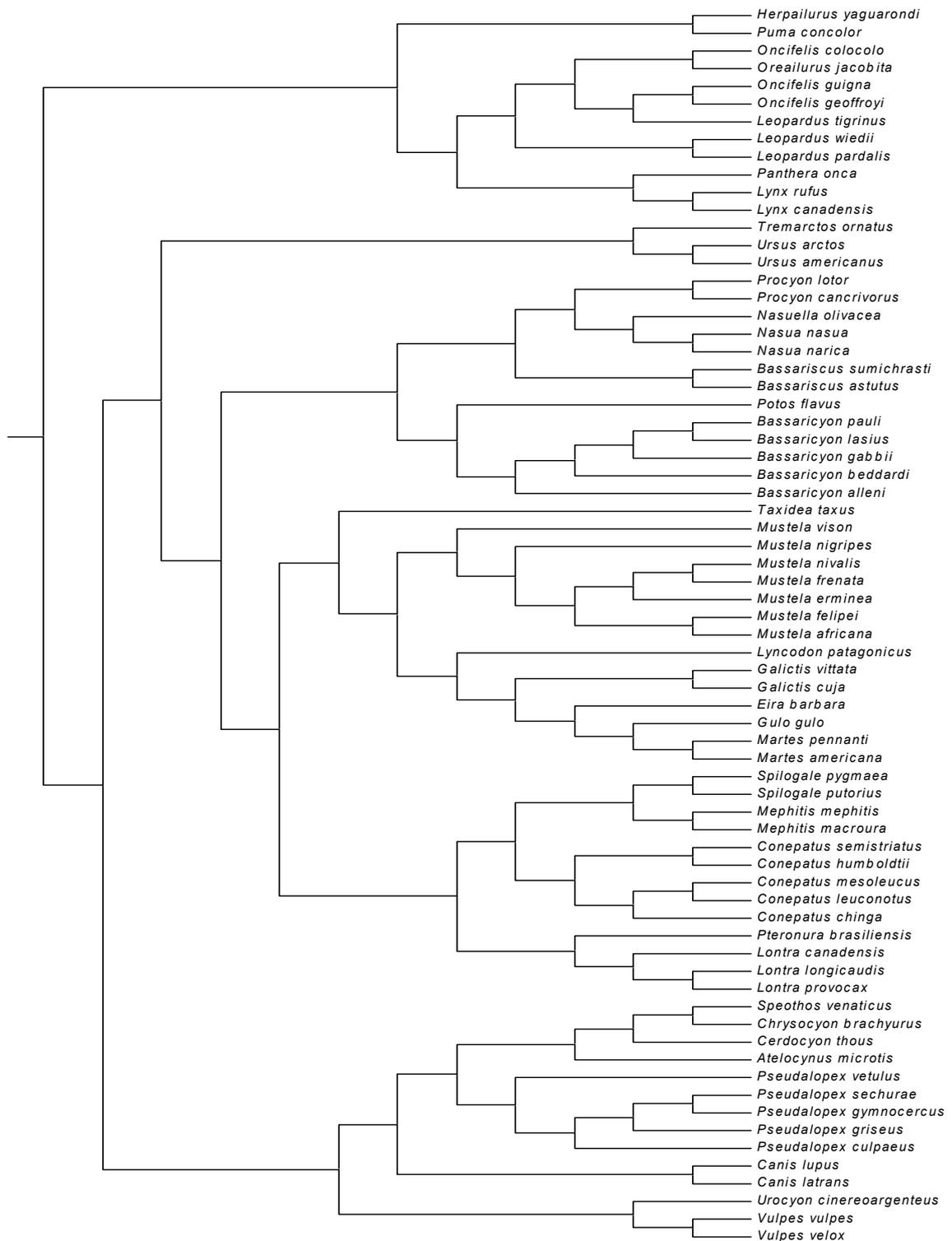


Fig. 2. Filogenia que muestra la topología de las 70 especies de carnívoros terrestres (Fisípedos) de América utilizada en este estudio. Basada en el superárbol filogenético reportado por Bininda-Emonds et al. (1999) para los carnívoros del mundo.

A continuación describo por separado la metodología que seguí para el estudio de cada atributo:

3.1 Área de distribución

Se pueden distinguir dos amplios objetivos en la medición de las áreas de distribución. Éstos están para cuantificar ya sea, la distancia lineal o el área entre los límites superiores de una ocurrencia de especies o el área en la cual se encontraría potencialmente a una especie. Estas dos cantidades se llaman, respectivamente, extensión latitudinal y área de ocurrencia. La extensión latitudinal es una medida lineal y es considerada una de las más simples, ya que el método para cuantificar el tamaño del área geográfica de una especie es midiendo la distancia lineal entre dos puntos en el límite de su ocurrencia; comúnmente estos límites son localidades latitudinalmente separadas. El área de ocurrencia es una medida del número de áreas donde se sabe que habita una especie; para obtener la medida del área de ocurrencia, en la mayoría de los estudios se divide el área a estudiar en cuadros, que forman una malla, en la cual el tamaño de la extensión geográfica es el número de unidades de la malla, es decir, el cuadro donde se ha reportado la especie; el tamaño de los cuadros varía ampliamente dependiendo del estudio y está usualmente determinado por fines prácticos (Gaston, 1994).

En este trabajo medí el área de distribución de dos formas: como extensión latitudinal (km) y como área de ocurrencia (km²). Para capturar la información y desplegar los mapas de las áreas de distribución de las especies de carnívoros utilicé el Sistema de Información Geográfica (SIG), ArcView 3.1 que tuvo como fuente la información capturada en una base de datos en Access. Los mapas utilizados para medir el área de distribución tienen una malla que divide al continente en cuadros de 0.5 grados por lado (55.5 km).

3.1.1 Extensión latitudinal

Para obtener las medidas del área de distribución como extensión latitudinal, medí directamente sobre el mapa de distribución de cada especie el valor máximo de latitud norte y el valor máximo de latitud sur. La diferencia de estos valores da la medida en grados, que se define como la extensión latitudinal. Para obtener el valor de ésta en kilómetros, se tomó en cuenta que la distancia correspondiente a un desplazamiento latitudinal es de (H. Arita, comunicación personal):

$$d_{1^\circ} = \pi R / 180 = 111.11 \text{ km}$$

donde R es el radio de la Tierra. Por lo tanto, calculé el equivalente de la extensión latitudinal en kilómetros, en función del número de grados abarcados por cada extensión latitudinal (Anexo 2).

3.1.2 Área de ocurrencia

Las distintas formas de proyectar la superficie terrestre sobre un plano pretenden ofrecer soluciones adecuadas a distintas necesidades; en ocasiones se busca una gran precisión en la localización de un punto, otras veces deben poderse medir áreas con ciertas garantías, como la exactitud. La elección de uno u otro sistema de proyección dependerá de la escala y el objetivo del mapa, así como el lugar, forma y tamaño de la zona a representar (Bosque et al., 1994).

Por tal motivo, para obtener los valores del área de distribución medida como área de ocurrencia, fue necesario cambiar la proyección de las distribuciones de una proyección Albers equal-area a una proyección Cilíndrica de áreas iguales (Cylindrical equal-area), con el programa ArcView 3.1. Considerando que la forma del área del distribución es irregular y diferente para cada especie, hice este cambio ya que en la mayoría de los casos donde las distribuciones incluyen bordes no abarcan cuadros completos de 0.5 grados, por lo que si se consideran como cuadros completos se estaría sobrestimando el valor en kilómetros cuadrados del área de distribución. Asimismo, busqué una proyección geográfica que mantuviera el valor del área del continente Americano -sin islas- más aproximado al valor real que es de 41,839,720 millones de kilómetros cuadrados; la proyección utilizada da un área de 39,833,686.9101 millones de km^2 (<http://go.hrw.com>), cuya diferencia con el valor real se explica por la deformación de los polos que se hace con la proyección cilíndrica de áreas iguales. La proyección Albers equal-area, muy utilizada también para los trópicos, da un valor del área de 39, 833,684.223 millones de km^2 , aunque parecido al valor de la proyección utilizada, es un valor ligeramente menor. La proyección cilíndrica de áreas iguales, además de dar un valor muy aproximado al valor real del área del continente, conserva las áreas y el Ecuador queda libre de la distorsión de forma.

Algunas de las principales características de esta proyección son:

- 1) los meridianos se mantienen como líneas rectas paralelas teniendo como separación la misma distancia entre ellas.

- 2) Los paralelos son líneas rectas paralelas separadas desigualmente, perpendiculares a los meridianos; el espacio entre estas líneas se va haciendo más cerrado hacia los polos.
- 3) Los polos son líneas rectas iguales en longitud al Ecuador.
- 4) La simetría se mantiene en cualquier meridiano o el Ecuador (Bugayevskiy y Snyder, 1995)

El valor en kilómetros cuadrados de cada cuadro completo e incompleto de las distribuciones los obtuve directamente al hacer el cambio de proyección; para cada distribución, el programa Arcview 3.1 asocia una tabla de los valores de todos los cuadros por separado; estos valores se adicionaron para obtener el valor total del área de distribución que representa su medida como área de ocurrencia (Anexo 2).

3.2 Masa corporal, dieta y hábito

Como se mencionó anteriormente, fue necesario completar la información de la base de datos que sirvió de referencia para este estudio para las especies de carnívoros sudamericanos, por medio de una extensa revisión bibliográfica (Eisenberg, 1989; Nowak, 1991 y de la red: www.mammalianspecies.org y www.animaldiversity.ummz.umich.edu). De esta revisión tomé el valor de la masa corporal del macho adulto; para las especies que presentaban más de un valor de masa corporal del macho adulto, obtuve el promedio de dichos valores. Otros datos de masa corporal para las especies sudamericanas las obtuve de Diniz-Filho y Mudim-Tôrres (2002).

Para los atributos de dieta y hábitos, se consideraron las categorías reportadas en Frisch-Jordán (1995) basadas en Eisenberg (1981), pero ampliando la información para las especies no incluidas en su estudio. Además, para hacer las categorías más precisas y/o corroborarlas, realicé una extensa revisión bibliográfica de Eisenberg (1989), Nowak (1991) y en internet (www.Medioambiente.gov.ar, www.animaldiversity.ummz.umich.edu), determinando seis categorías de dietas (Carnívoro, Carnívoro-omnívoro, Frugívoro-omnívoro, Insectívoro-omnívoro, Piscívoro y Omnívoro-carnívoro) y cinco categorías de hábitos (Terrestre, Semicavador, Semiarborícola, Arborícola y Semiacuático).

Categorías de dietas:

Las categorías de dietas consideran que la dieta de una especie no se encuentra restringida a un solo tipo de alimento, sino que generalmente combina varios tipos, sin embargo tiene un alimento “principal”, dicho alimento constituye el 60% de la dieta de la especie (Eisenberg, 1981).

- 1) Carnívoro (C): animales cuya presa principal son vertebrados terrestres de movilidad considerable. Ejemplo: el lince rojizo, *Lynx rufus*.
- 2) Carnívoro-omnívoro (CO): consumen vertebrados terrestres de gran movilidad, pero éstos no constituyen la parte principal de su dieta. El tipo de alimento varía según su disponibilidad, no hay un alimento predominante, pueden ingerir diferentes partes de las plantas como hojas, raíces o frutas e incluso pueden ser carroñeros. Ejemplo: la zorra gris, *Urocyon cinoargenteus*.
- 3) Frugívoro-omnívoro (FrO): animales que consumen grandes cantidades de frutas, pueden o no ingerir semillas y material vegetal y, cuando es posible, consumen invertebrados y pequeños vertebrados. Ejemplo: el cacomixtle, *Bassariscus sumichrasti*.
- 4) Insectívoro-omnívoro (IO): especies que se alimentan principalmente de artrópodos, pero también consumen moluscos y lombrices. Pueden incluir en su dieta frutas y hasta pequeños vertebrados. Ejemplo: la mofeta de cola larga, *Mephitis macroura*.
- 5) Piscívoro (P): animales cuya presa principal son vertebrados e invertebrados acuáticos de tamaño considerable (más de 3 g) como peces, crustáceos, cefalópodos y hasta aves acuáticas. Por lo general la presa es móvil y puede evadir a su depredador. Ejemplo: la nutria, *Lontra longicaudis*.
- 6) Omnívoro-carnívoro (OC): es esta categoría se incluyó a una sola especie, el oso pardo, *Ursus arctos*, que es considerado omnívoro dado que de la variedad de alimentos que consume ninguno representa por sí solo más del 60 % de su consumo principal. El resto de su dieta está constituida por vertebrados terrestres.

Categorías de hábitos:

- 1) Terrestre (T): esta categoría incluye especies especializadas para obtener su alimento en la superficie de la tierra. Pueden trepar, cavar o utilizar madrigueras como refugios, pero en una mínima proporción. Ejemplo: el lobo gris, *Canis lupus*.

- 2) Semicavador (SF): animales que presentan adaptaciones morfológicas para cavar y para obtener su alimento bajo tierra. Cavan en forma extensiva y construyen madrigueras las cuales utilizan como refugios. Poseen habilidad para moverse en la superficie. Ejemplo: el tejón americano, *Taxidea taxus*.
- 3) Semi-arbórea (SC): estas especies muestran una considerable adaptación para trepar, pero también son lo suficientemente versátiles como para pasar aproximadamente el mismo tiempo en la superficie de la tierra. Ejemplo: el coatí, *Nasua narica*.
- 4) Arbórea (A): animales que pasan la mayor parte de su vida o toda su vida en los árboles. Ejemplo: el olingo grisáceo, *Bassaricyon gabbii*.
- 5) Semiacuático (SQ): animales con afinidad al medio acuático pero que deben pasar una parte del día fuera del agua, es esencial para estos animales tener un nido en el cual puedan secarse y conservar el calor corporal. Ejemplo: la nutria canadiense, *Lontra canadensis*.

Dado que la dieta y el hábito de cada especie son valores nominales, para poder considerarlos como valores numéricos consideré como valor el número de dietas y de hábitos de cada una de las especies, es decir, si una especie está en la categoría frugívoro-omnívoro y en la categoría terrestre, tendría dos tipos de dietas y un tipo de hábito.

3.3 Patrones y gradientes de diversidad

Para evaluar los patrones macroecológicos propuestos, en la primera parte de este trabajo hice un análisis de los datos sin utilizar control filogenético.

Para estimar el patrón latitudinal de riqueza de especies se graficó la latitud como punto medio y su relación con el número total de especies en cada una de las categorías definidas. Dichas categorías se definieron con base en la fórmula para la estimación de categorías (o intervalos de clase, k), llamada regla de Sturges (Daniel, 1985):

$$k = 1 + 3.322 (\log n)$$

donde n es el número de datos (número de especies)

Y para el tamaño de las categorías está la fórmula:

$$w = R / k$$

donde R es el intervalo de la diferencia entre el valor más alto y el más bajo de la variable medida (área de distribución, masa corporal, dieta y hábitos)

El punto medio lo obtuve con la diferencia de grados entre los extremos de la extensión latitudinal de cada especie, es decir, la diferencia de los extremos de latitud superior y latitud inferior; si la extensión ocupaba un solo hemisferio, resté los valores extremos, los dividí entre dos y el valor obtenido lo adicioné a la latitud extrema inferior; si ocupaba los dos hemisferios, sumé los valores absolutos, los dividí entre dos y ese valor lo adicioné también la latitud extrema inferior. El valor obtenido es el valor en grados del punto medio; esto lo hice para cada una de las 70 especies (Anexo 2).

Hice un histograma de la distribución de frecuencias del tamaño del área de distribución para las dos formas de medición del tamaño de área: extensión latitudinal (km) y su logaritmo base dos (Brown, 1995), así como el área de ocurrencia (km²) y su logaritmo base dos. Asimismo, hice los histogramas de la distribución de frecuencias de la masa corporal (con y sin logaritmo), de la dieta y de los hábitos de los carnívoros.

Para evaluar la regla de Rapoport estimé la relación entre la latitud y el área de distribución, utilizando el punto medio (latitud) y considerando las dos medidas de área (extensión latitudinal y área de ocurrencia).

De acuerdo con Brown (1995), el área de distribución está directamente asociada al tamaño corporal. Así, evalué la relación del área de distribución en sus dos medidas (extensión latitudinal y área de ocurrencia) y la masa corporal, utilizando el logaritmo de estas medidas para normalizar la distribución. Para evaluar si había un patrón latitudinal del tamaño corporal, grafiqué la relación entre la latitud (punto medio) y la masa corporal, con y sin logaritmo.

Para visualizar cómo se distribuye el área de cada especie a lo largo del hemisferio norte y sur, grafiqué la extensión latitudinal de todas las especies (*sensu* Mena y Vázquez-Domínguez, 2005). Ello permite visualizar si predominan, o no, las áreas grandes o pequeñas o de tamaño intermedio.

En la segunda parte de este estudio, evalué los mismos patrones y gradientes ya descritos bajo control filogenético, utilizando la metodología propuesta por Cardillo (2002). Este autor propone la comparación de especies hermanas para evaluar la relación entre los parámetros medidos de forma independiente filogenéticamente. Otros autores también han puesto a prueba las comparaciones independientes (Letcher y Harvey, 1994; Blackburn y Gaston, 1996; Johnson, 2002; Orme et al., 2002; Cruz et al., 2005; entre otros). Cardillo (2002) considera que para medir gradientes latitudinales en rasgos de historias de vida y solucionar el problema de la superposición de extensiones latitudinales y al mismo tiempo poder tener

independencia filogenética, es necesario que en los pares de especies a comparar las áreas de distribución no se superpongan, para lo cual deben de cumplir los siguientes criterios (Fig. 3):

- a) el punto medio del área de distribución geográfica de las dos especies deben tener una separación de al menos 10° de latitud sea cual sea el hemisferio y,
- b) el porcentaje de superposición entre las dos áreas comparadas no debe ser mayor al 25% de la extensión latitudinal de cada especie.



Fig. 3. El problema de la superposición latitudinal en pares de especies latitudinalmente separados. Los óvalos representan las extensiones geográficas de pares hipotéticos de especies cercanamente relacionadas. En (a) las dos especies no son consideradas suficientemente separadas latitudinalmente porque la extensión latitudinal de una de las especies está enteramente contenida en la otra, por lo cual las poblaciones de las dos especies están sujetas a los mismos factores ambientales relacionados con la latitud. En (b) hay una superposición mínima entre las áreas de las dos especies y la separación de los puntos medios es mayor a 10°, por lo tanto pueden ser consideradas especies latitudinalmente separadas.

En este estudio y para poder incluir el mayor número posible de pares de especies, considé que los grados de separación latitudinal del punto medio fueran mayores o iguales a 8° de latitud y la superposición de áreas no mayor del 40% de cada especie (Anexo 3).

Así, obtuve un total de 20 pares de especies que cumplieron con los dos requisitos, con las cuales se hicieron los análisis de contrastes independientes, siguiendo la misma metodología de Cardillo (2002):

Los contrastes de hábitos y dieta los calculé como:

$$V_H - V_L;$$

donde:

V_H : valor del atributo evaluado (número de dietas o hábitos) de la especie que se encuentra en la latitud más alta

V_L : valor del atributo evaluado (número de dietas o hábitos) de la especie que se encuentran en la latitud más baja

Para el valor del tamaño del área (extensión latitudinal y área de ocurrencia) y de la masa corporal, es inapropiado calcular contrastes aditivamente porque la magnitud de los valores de estos rasgos influyen la magnitud del contraste (el contraste entre 80 y 100 es 10 veces el tamaño del contraste entre 8 y 10) (Cardillo, 2002).

Para estos parámetros, los contrastes los calculé como:

$$1-(V_S/V_G);$$

donde:

V_S : valor más pequeño de cada uno de los tres atributos por cada par de especies evaluado

V_G : valor más grande de cada uno de los tres atributos por cada par de especies evaluado

Cuando la especie que se encuentra a una latitud menor tiene en los contrastes el valor más grande del atributo se le asignó un signo negativo (Anexo 3). Bajo la hipótesis nula que los rasgos de historias de vida son independientes de la latitud, el número de contrastes positivos y negativos, y sus magnitudes, debieran ser aproximadamente iguales (Cardillo, 2002).

3.4 Análisis estadísticos

Para el análisis descriptivo de los datos calculé el valor del sesgo y la significancia de las distribuciones de frecuencias de las dos formas de medir el área de distribución, de la masa corporal, de las dietas y de los hábitos, usando una prueba de normalidad de Pearson y, para evaluar la asimetría de la distribución de frecuencias, la prueba de sesgo de Shapiro-Wilk (Mandelhall y Reinmuth, 1981). Para evaluar la relación entre la latitud con cada uno de los atributos estudiados (tamaño de área de distribución, masa corporal, dieta y hábito), así como entre el área de distribución y el tamaño corporal, se realizaron correlaciones de Spearman (Mandelhall y Reinmuth, 1981). Además hice el análisis descriptivo de los datos para las relaciones latitud-área de ocurrencia y latitud-masa corporal, separando el continente americano en dos hemisferios: norte (40

especies) y sur (30 especies), con el fin de observar si había o no variación en los resultados al considerar los hemisferios por separado. Estos análisis los hice con el programa Statistica versión 5.1.

Finalmente, bajo la hipótesis de que “los rasgos de historias de vida son independientes de la latitud” (Cardillo, 2002; Cardillo et al., 2003), el número de contrastes positivos y negativos debieran ser aproximadamente iguales. Para probar la significancia estadística de esta hipótesis, realice una prueba de rangos de signos de Wilcoxon, la cual considera tanto la magnitud de la diferencia como el signo (Wilcoxon signed-ranks test; Mandelhall y Reinmuth, 1981), para los contrastes independientes entre la latitud y los atributos estudiados.

4. RESULTADOS

4.1 Patrón latitudinal de riqueza

En los resultados para el patrón latitudinal de riqueza se observa que de las 70 especies de carnívoros del continente Americano, el número acumulado de especies es mayor hacia latitudes menores, es decir, sí existe un patrón latitudinal donde hay menos especies en las latitudes mayores, cuyo número se incrementa hacia el Ecuador. Puede apreciarse que el patrón es más marcado en el hemisferio sur (Fig. 4 y 5)

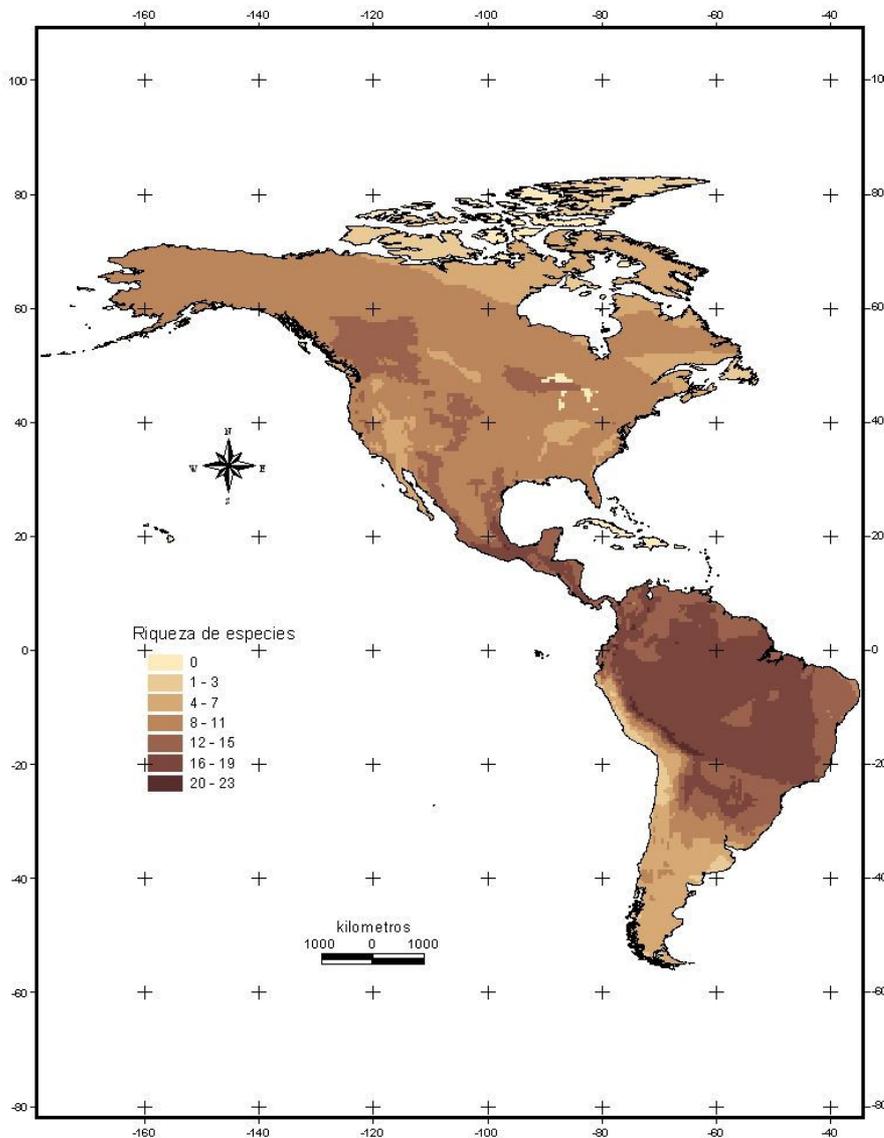


Fig. 4. Mapa que muestra el patrón latitudinal de riqueza de especies de carnívoros del continente Americano.

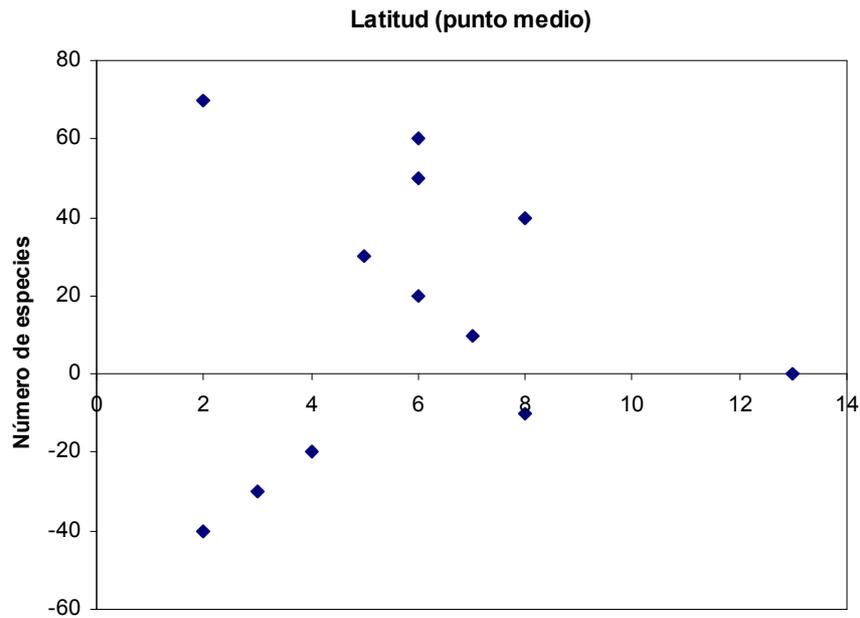


Fig. 5. Riqueza latitudinal de especies. La latitud es el valor de punto medio (cada 10°) asociado al número total de especies. Valores de latitud positivos son para el hemisferio norte y negativos para el hemisferio sur.

4.2 Distribución de frecuencias

4.2.1 Área de distribución

Agrupé 13 categorías para la extensión latitudinal, 11 para el logaritmo de la extensión latitudinal, 10 categorías para el área de ocurrencia (km²) y ocho categorías para su logaritmo. Se observa que la distribución de frecuencias del área de distribución de las 70 especies de carnívoros del continente Americano está sesgada a la derecha cuando se mide el área como extensión latitudinal ($g = 0.919$; $P < 0.004$, Shapiro Wilk's test; Fig. 6), pero con un sesgo a la izquierda si se considera el valor logarítmico de esta medida ($g = -1.932$; $P < 0.001$; Fig. 7). La distribución de frecuencias medida como área de ocurrencia también presenta sesgo a la derecha ($g = 0.568$; $P < 0.001$; Fig. 8) y para el valor logarítmico sesgo a la izquierda ($g = -1.672$; $P < 0.001$; Fig. 9).

Estos resultados muestran que hay un mayor número de especies con tamaños de área pequeños (< 5000 km) y sólo unos pocos con áreas grandes (> 10 000 km). La distribución no se normaliza al utilizar logaritmos (Fig. 7 y 9). Así, para la medida de área como extensión latitudinal la mayoría de las especies tienen extensiones latitudinales que van de 1,000 a 5,000 km, lo que representa el 77% del total de las

especies; sólo una especie tiene la mayor extensión latitudinal en este estudio que corresponde a *Puma concolor*.

Para la medida de área de ocurrencia, el mayor porcentaje de especies se encuentra entre 1 y 4 millones de km² (alrededor del 47% de las especies); las demás especies se reparten en el resto de las categorías y, como con la extensión latitudinal, es el puma el que tiene la mayor área de ocurrencia.

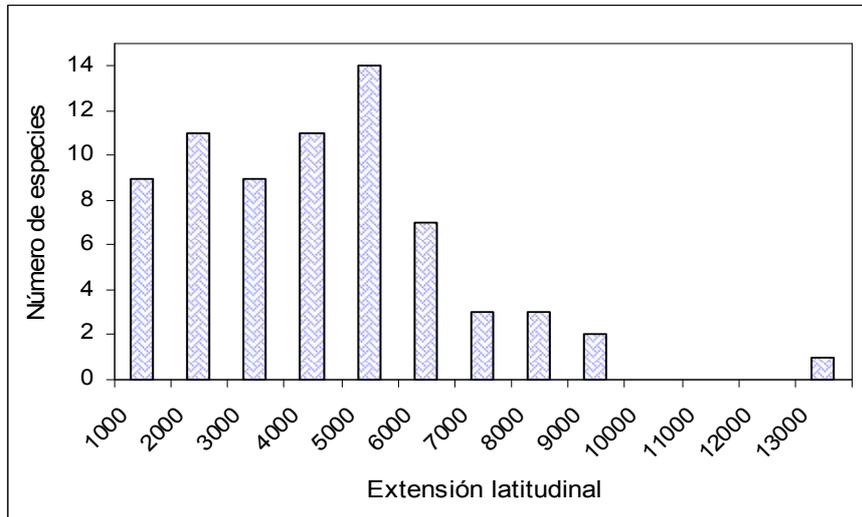


Fig. 6. Distribución de frecuencias del área de distribución de carnívoros, como extensión latitudinal (km). Se observa un sesgo a la derecha ($g = 0.919$; $P < 0.004$).

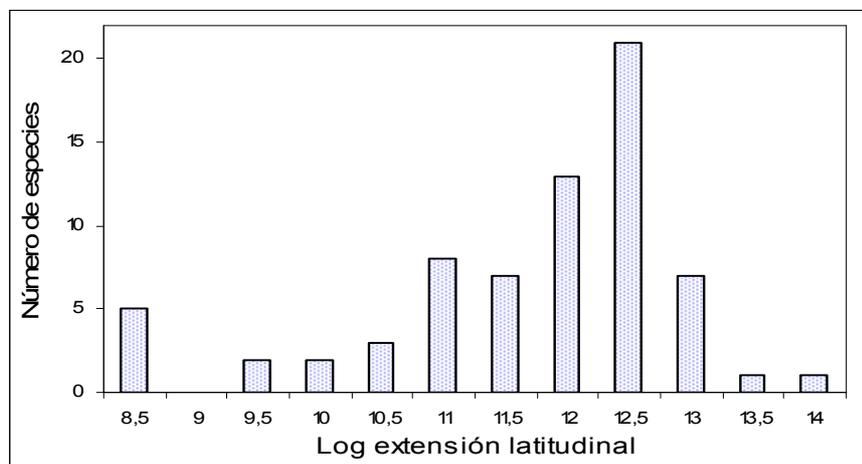


Fig. 7. Distribución de frecuencias del área de distribución de carnívoros utilizando el logaritmo base 2 de la extensión latitudinal, sesgada a la izquierda ($g = - 1.932$; $P < 0.001$).

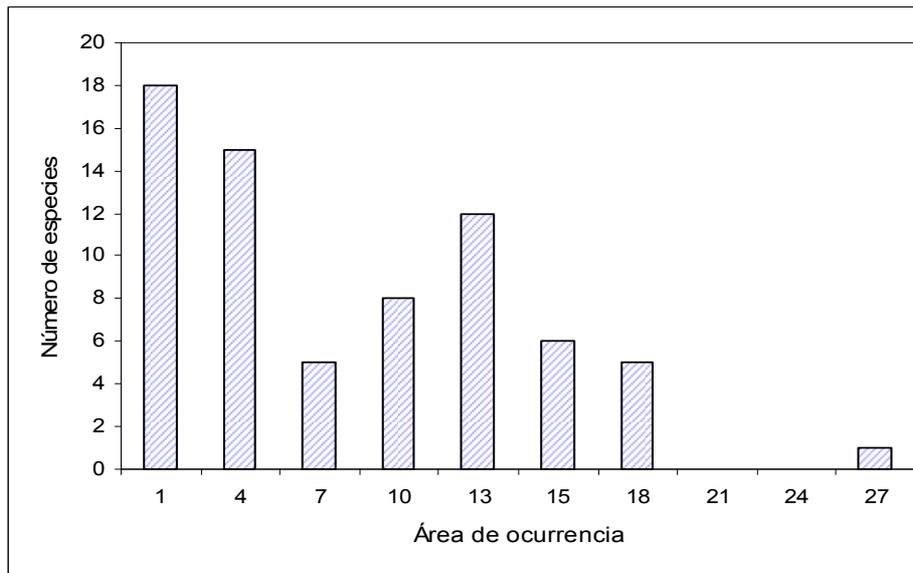


Fig. 8. Distribución de frecuencias del área de distribución como área de ocurrencia (millones de km²), con sesgo a la derecha ($g = 0.568$; $P < 0.001$).

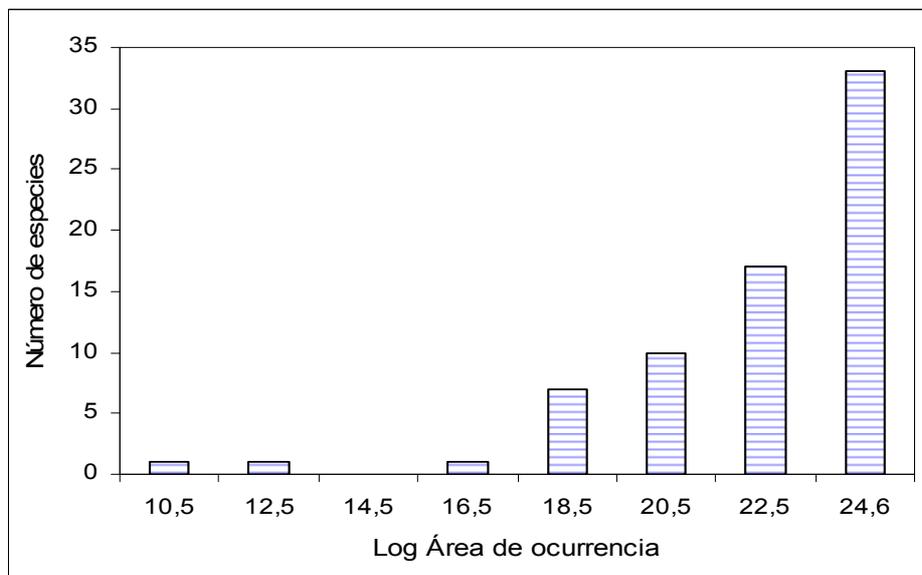


Fig. 9. Distribución de frecuencias del área de distribución de carnívoros utilizando el logaritmo base 2 del área de ocurrencia, sesgada a la izquierda ($g = -1.672$; $P < 0.001$).

Las extensiones latitudinales de las 70 especies estudiadas se reparten a lo largo del continente de la siguiente forma: 32 especies tienen su extensión latitudinal exclusivamente en el hemisferio norte, 13 especies sólo están en el hemisferio sur y 25 especies van de norte a sur, es decir, que atraviesan el Ecuador. Varias de éstas

últimas tienen las extensiones latitudinales más grandes, como *Puma concolor*, *Eira barbara* o *Pteronura brasiliensis*. Además, se aprecia que la mayoría de las especies tienen extensiones latitudinales de tamaño intermedio (Fig. 10).

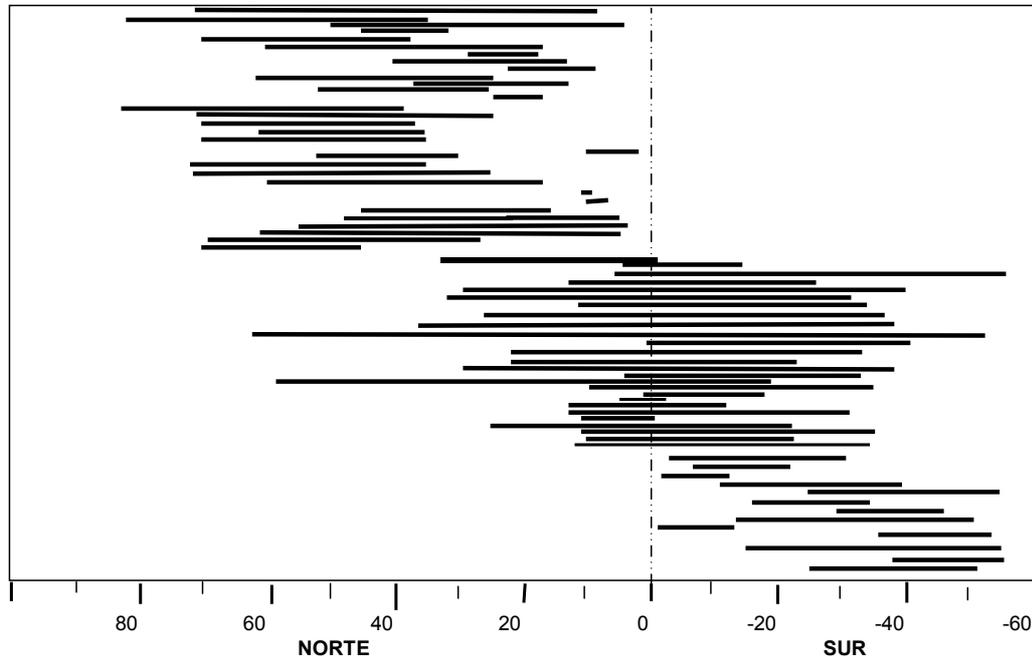


Fig. 10. Distribución del tamaño de las extensiones latitudinales de los carnívoros del continente Americano.

4.2.2 Masa corporal

Para la distribución de frecuencias de masa corporal delimité 13 y siete categorías sin y con logaritmo, respectivamente.

Se observó un sesgo a la derecha (Fig. 11; $g = 0.919$; $P < 0.004$), siendo más pronunciado cuando se tiene el valor logarítmico (Fig. 12; $g = 3.777$; $P < 0.001$). Se puede apreciar que 48 especies tienen una masa corporal menor o igual a 5,000 g, lo que representa alrededor del 68% del total de las especies estudiadas. La gráfica de la distribución de frecuencias de masas corporales no se normaliza al utilizar logaritmo. Se observa que las especies se siguen agrupando en las categorías de tamaños pequeños, es decir, que es una distribución claramente unimodal con una categoría de tamaño pequeño que contiene a la mayoría de las especies.

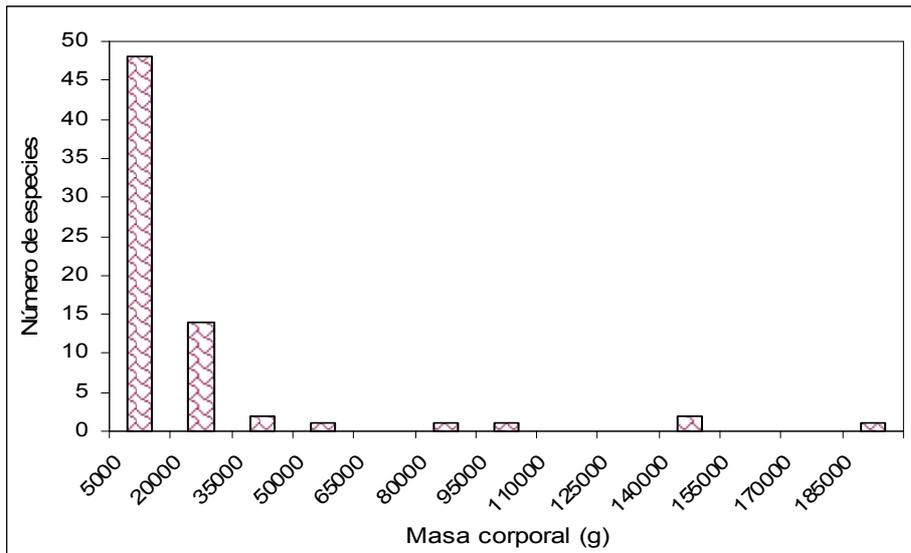


Fig. 11. Distribución de frecuencias de masa corporal (g) de los carnívoros del continente Americano, sesgada a la derecha ($g = 0.919$; $P < 0.004$).

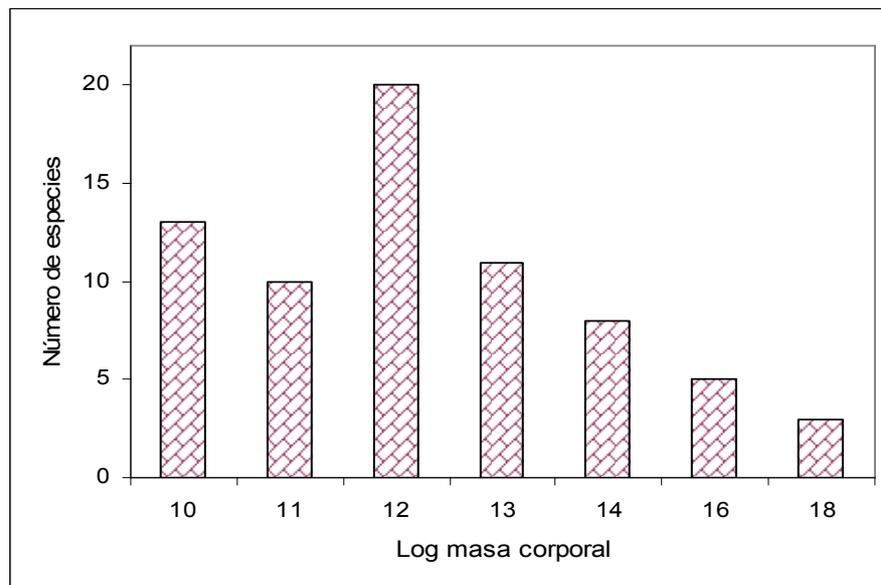


Fig.12. Distribución de frecuencias del logaritmo de la masa corporal de los carnívoros del continente Americano, sesgada a la derecha ($g = 3.777$; $P < 0.001$).

4.2.3 Especificidad ecológica

Los atributos de especificidad ecológica los agrupé en seis categorías de dieta y cinco de hábitos.

Aunque los carnívoros terrestres del continente Americano presentan dietas alternativas, en la distribución de frecuencias de dietas obtenida se aprecia que la

dieta predominante es la carnívora; esto es, 24 especies son carnívoros estrictos. La asociación de carnívoros-omnívoros y los frugívoros-omnívoros (29 especies) serían las dietas “alternativas” predominantes (Fig. 13).

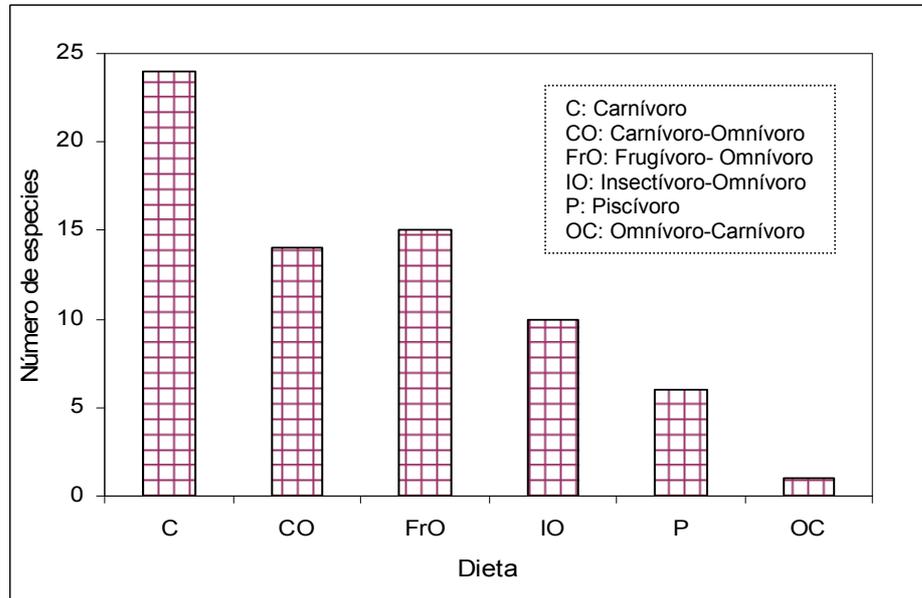


Fig. 13. Distribución de frecuencias de dietas de los carnívoros del continente Americano.

El hábito predominante es el terrestre; alrededor del 57% de las especies (40 especies) lo presentan, sin embargo, entre los hábitos alternativos el hábito semiarborícola (SC) es el predominante y lo presentan 12 especies (Fig.14).

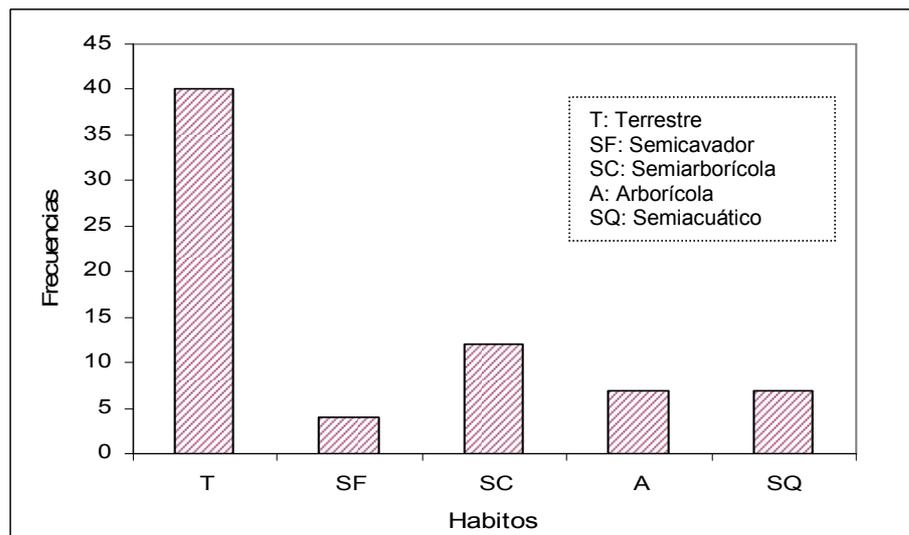


Fig. 14. Distribución de frecuencias de hábitos de los carnívoros del continente Americano.

4.3 Patrones latitudinales

No se observó el efecto Rapoport para los carnívoros terrestres del continente Americano (Fig. 15 y 16; Tabla 3), pues se observa que hacia el Ecuador las especies pueden tener áreas de distribución de todos los tamaños, sobre todo de tamaños intermedios a grandes. Sólo cinco especies tienen extensiones latitudinales pequeñas en esta región (*Bassaricyon pauli*, *Bassaricyon gabbii*, *Bassaricyon lasius*, *Galictis vittata* y *Potos flavus*; Fig. 15). Si se mide el área de distribución como área de ocurrencia, sólo dos especies que también tienen extensiones latitudinales pequeñas tienen áreas de ocurrencia pequeñas (*Bassaricyon lasius* y *Bassaricyon pauli*; Fig. 16).

Además, la mayoría de las especies tienen áreas de distribución acotadas a ciertos intervalos: para la extensión latitudinal en valores logarítmicos están entre 9.5 y 12.5, que corresponden a un intervalo de 632 a 5,700 km y para el área de ocurrencia en valores logarítmicos de 15 a 25, correspondientes a un intervalo de 75,000 a 24 millones de km², sin importar la latitud. La forma de medir el área de distribución no modificó los resultados dado que éstos fueron similares. Ello se puede relacionar con el hecho de que las dos formas utilizadas de medir el área de distribución están positiva y significativamente relacionadas (ver Tabla 1)

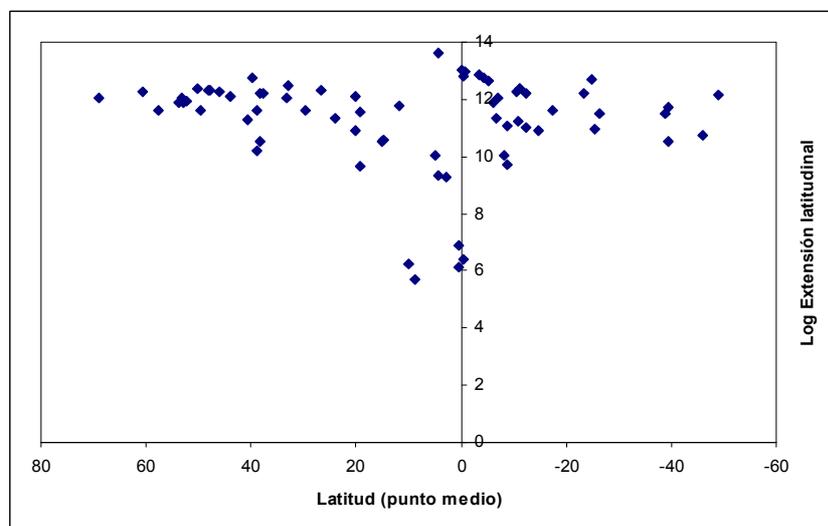


Fig. 15. Relación entre la latitud (punto medio) y el logaritmo de la extensión latitudinal ($R = 0.139$; $P = 0.250$).

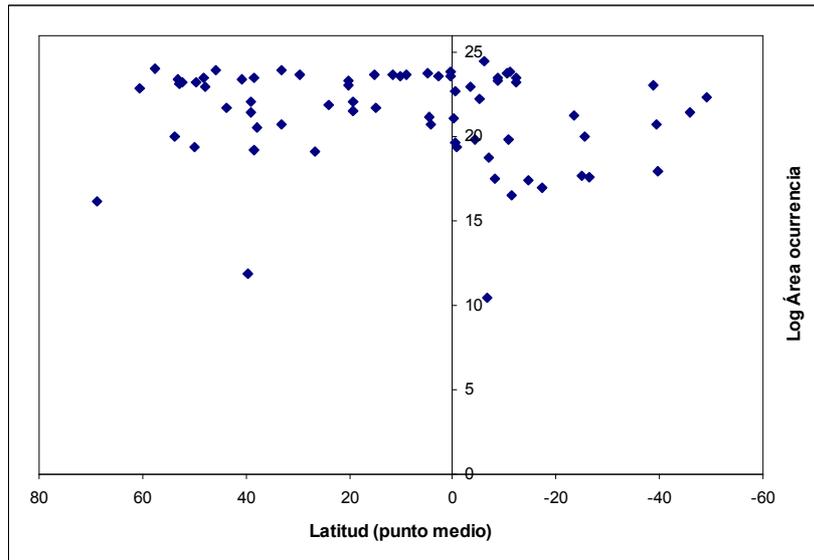


Fig. 16. Relación entre la latitud (punto medio) y el logaritmo del área de ocurrencia ($R = 0.02$; $P = 0.869$).

La Regla de Bergmann tampoco se observó en este estudio (Figs. 17 y 18). Hacia el Ecuador se encuentran varias especies de tamaños corporales muy diferentes, desde tamaños pequeños (*Mustela frenata*, *Mustela africana*, *Mustela felipei*, *Spilogale pygmae*) hasta grandes (*Panthera onca*, *Puma concolor*, *Tremarctos ornatus*). Al aumentar la latitud, los tamaños corporales son más bien de intermedios a pequeños, y hay una especie que sobresale ya que su tamaño corporal es el más pequeño (70 g) y se encuentra a una latitud alta 52.24° (*Mustela erminea*). Sólo dos especies efectivamente tienen tamaño corporal grande y ubicación en latitudes altas (*Ursus americanus* y *Ursus arctos*). Así que, en general, la relación de a mayor latitud mayor tamaño corporal no se cumple para los carnívoros terrestres del continente Americano (Tabla 3).

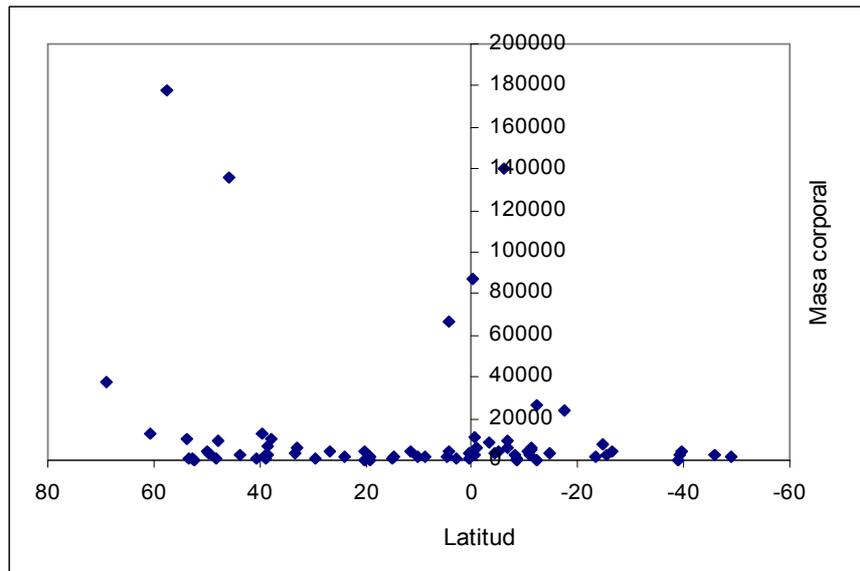


Fig. 17. Relación entre la latitud (punto medio) y la masa corporal (g) de las 70 especies estudiadas.

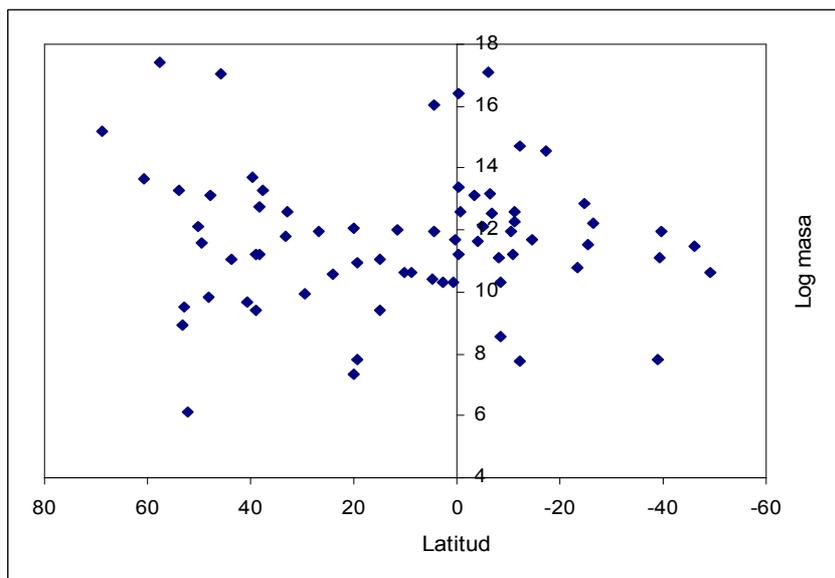


Fig. 18. Relación entre la latitud (punto medio) y el logaritmo de la masa corporal de los 70 carnívoros estudiados ($R = -0.067$; $P = 0.58$).

Respecto a los atributos que describen la especificidad ecológica, dieta y hábito, para la primera se obtuvo una relación no significativa, es decir, que independientemente de a qué latitud se encuentran las especies, no hay un patrón de especificidad ecológica de dieta. Los carnívoros terrestres del continente Americano no son más especialistas hacia el Ecuador ni más generalistas hacia latitudes altas como se esperaba según el patrón comúnmente reportado (Tabla 3). Sin embargo, en

cuanto al hábito los resultados estadísticos fueron significativos y muestran que el 29% de las especies siguen un patrón contrario al esperado, es decir, que son más especialistas hacia latitudes altas y más generalistas hacia las latitudes bajas. Asimismo, 40 especies tienen dos formas de dieta que representan alrededor del 57% del total de las especies y el mismo número de especies presentan un sólo tipo de hábito (Tabla 3).

El último patrón macroecológico estudiado fue la relación entre la masa corporal y el área de distribución. De acuerdo con los resultados obtenidos, los carnívoros terrestres del continente Americano cumplen con lo esperado, es decir, en general a mayor tamaño corporal su área de distribución aumenta, independientemente de la medida de área utilizada (Tabla 1). Además, la mayoría de las especies se concentran en ciertos intervalos de masa corporal y de área de distribución: en cuanto a la medida de extensión latitudinal es entre 1,000 y 8,000 km con un intervalo de masa corporal entre 676 y 4,000 g (Fig. 19); para el área de ocurrencia es de 18,000 a 24,000,000 km² que corresponden a un intervalo de masa corporal entre 680 y 13,000 g (Fig. 20).

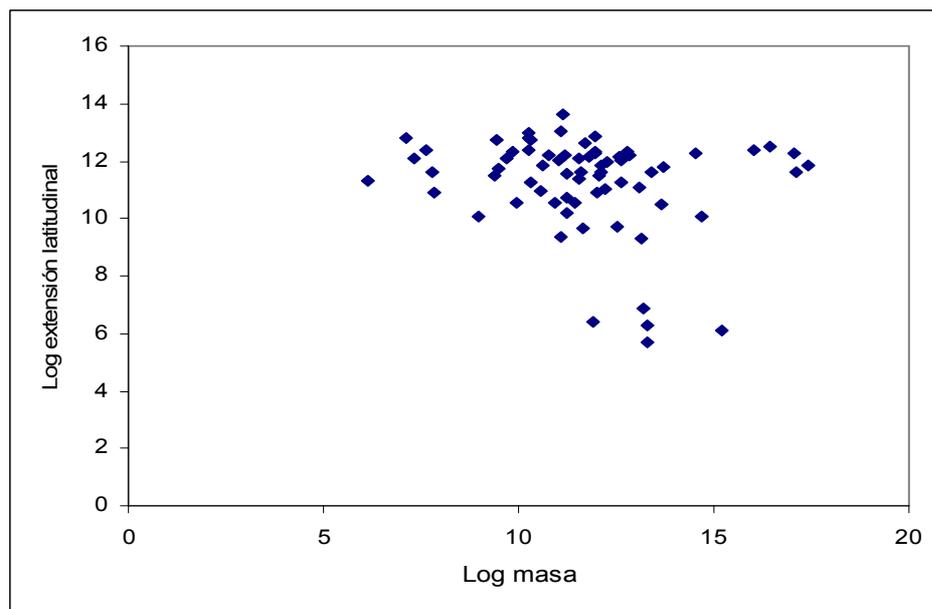


Fig. 19. Relación entre el logaritmo de la masa corporal y el logaritmo de la extensión latitudinal. La correlación es positiva y significativa ($R = 0.554$; $P = 0.001$).

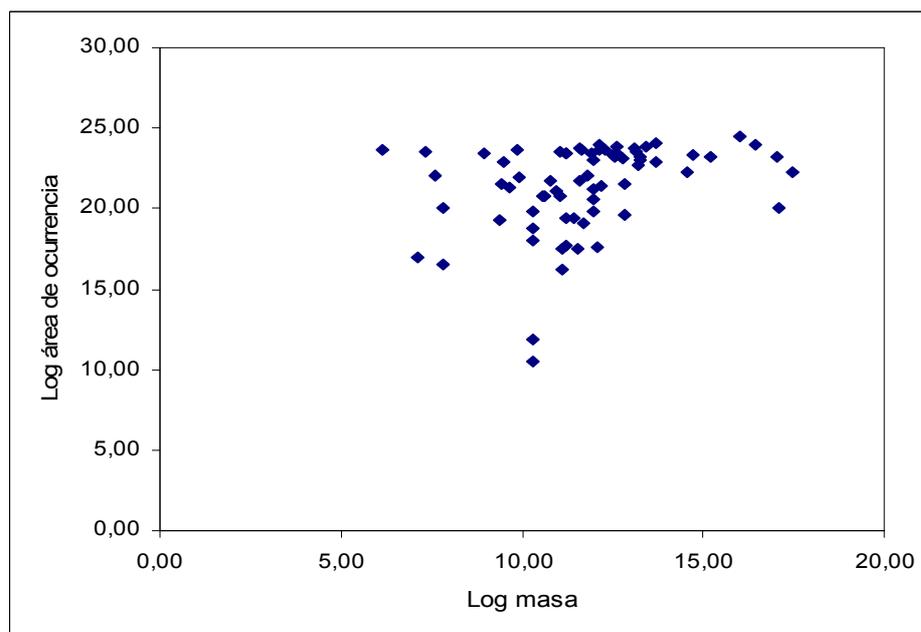


Fig. 20. Relación entre el área de ocurrencia y la masa corporal. Existe una correlación significativa y positiva entre los dos atributos ($R = 0.466$; $P = 0.001$).

La gráfica de la relación entre área de ocurrencia y el tamaño corporal tiene una forma triangular, donde los puntos (datos) no se distribuyen homogéneamente dado que las especies de mayor tamaño corporal ($> 23,750$ g) están restringidas a la esquina superior derecha de la gráfica, mientras que tamaños más pequeños se distribuyen en intervalos más amplios del tamaño de área de distribución (Fig. 21).

Tabla 1. Relación entre las dos formas de medir el área de distribución utilizadas en este estudio, así como la relación de cada de una de ellas con la masa corporal. Los resultados corresponden al análisis sin control filogenético (Correlación de Spearman).

Correlación	N	R	Dirección	P
Log extensión latitudinal / log área de ocurrencia	70	0.797	+	< 0.0001
Log extensión latitudinal / log masa corporal	70	0.554	+	< 0.0001
Log área de ocurrencia / log masa corporal	70	0.466	+	< 0.0001

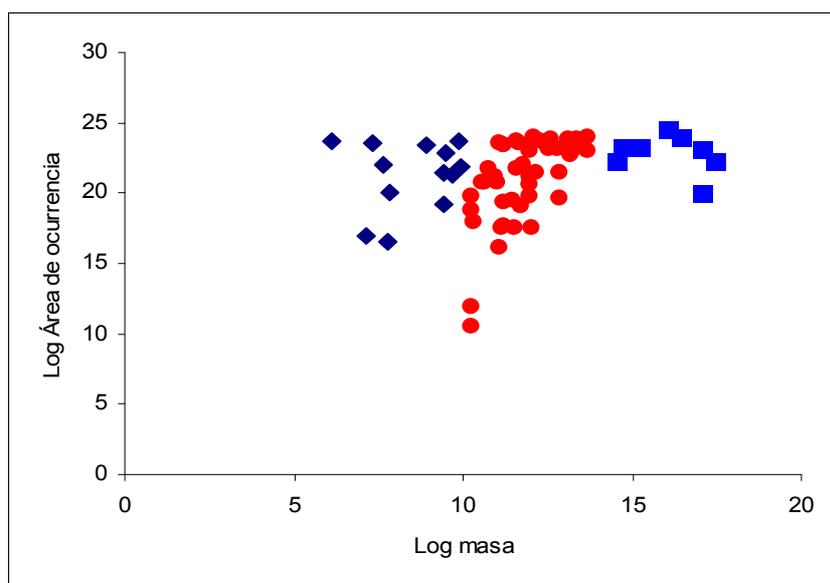


Fig. 21. Relación entre el área de ocurrencia y la masa corporal donde se observa una forma triangular en la distribución de los datos. Símbolos: ◆ 70-986 g; ● 1,235-13,177 g; ■ 23,750-177,780 g.

Al evaluar los dos hemisferios por separado, sólo en el Hemisferio Sur se obtuvo un resultado significativo para la relación entre la latitud y la masa corporal (Tabla 2); sin embargo esta relación es negativa, es decir, que a latitudes altas las especies tienen en general tamaños corporales más pequeños que hacia el Ecuador, en donde la mayoría de las especies tiene tamaños corporales de intermedios a grandes. Por ejemplo, el Huroncito patagónico (*Lyncodon patagonicus*) tiene a una latitud (punto medio) en 38.92°S y tiene una masa corporal de 225 g, el Kiki chileno (*Galictis cuja*) de 1.58 kg tiene el punto medio en 48.99°S o el Huiña (*Oncifelis guigna*) en 39.42°S con tan sólo 2.23 kg; en cuanto a latitudes cercanas al Ecuador se encuentra el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) con punto medio en 6°S, cuya masa corporal es de 140 kg, así como la nutria de cola crestada (*Pteronura brasiliensis*) ubicada en 12.31°S y con peso de 26.7 kg, o el lobo de crin (*Chrysocyon brachyurus*) de 23.75 kg localizado en 17.39°S, entre otros.

Tabla 2. Relación entre la latitud y el área de ocurrencia y la latitud y la masa corporal, tomando en cuenta los dos hemisferios por separado. Se muestran los resultados sólo sin control filogenético (correlaciones de Spearman).

Característica	N	R	Dirección	P
Hemisferio Norte				
Área de ocurrencia	40	-0.233	-	0.147
Masa corporal	40	0.215	+	0.182
Hemisferio Sur				
Área de ocurrencia	30	-0.090	-	0.634
Masa corporal	30	-0.382	-	0.037

4.4 Control filogenético

Los patrones anteriormente descritos no fueron significativos al evaluarlos bajo la metodología empleada de control filogenético (Tabla 3). Cabe señalar que las relaciones entre la latitud y los atributos de especificidad ecológica no se calcularon ya que, en su mayoría, los valores de contrastes filogenéticamente independientes de dieta y hábito eran valores nulos –la mayoría con valor de cero (Cardillo, 2002). No se analizaron los dos hemisferios por separado porque no fue posible obtener los pares de especies mínimos requeridos para el análisis de contrastes filogenéticamente independientes.

Tabla 3. Relación entre la latitud y los atributos de vida estudiados. Se muestran los resultados para los análisis sin control filogenético (correlaciones de Spearman) y para los análisis con control filogenético (prueba de rangos de signo de Wilcoxon: Wilcoxon signed-rank tests). NC: No se pudo calcular.

Característica	Método de análisis							
	Sin control filogenético				Control filogenético			
	N	R	Dirección	P	N	Z	Dirección	P
Extensión latitudinal	70	0.139	+	0.250	20	0.851	+	0.394
Área de ocurrencia	70	0.020	+	0.870	20	0.816	+	0.414
Masa corporal	70	-0.067	-	0.580	20	1.194	+	0.232
Dieta	70	0.085	+	0.480	20	NC	NC	NC
Hábito	70	-0.290	-	0.012	20	NC	NC	NC

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El patrón latitudinal de riqueza se confirmó para los carnívoros terrestres no insulares del continente Americano estudiados en el presente trabajo. Hay diversos factores que pueden asociarse con este patrón. La extensión o tamaño del área continental en América presenta diferencias importantes entre los hemisferios norte y sur al comparar los polos y el Ecuador. La forma particular del continente acentúa el patrón en Sudamérica, donde el área decrece conforme aumenta la latitud y donde se aprecia más claramente la relación de mayor riqueza a menor latitud (hacia el Ecuador). Por el contrario, en Norteamérica la extensión geográfica es mayor conforme se incrementa la latitud; en las latitudes cercanas al Trópico de Cáncer el área del continente empieza a aumentar, lo que se asocia con que las especies en general tengan tamaños de área cada vez más grandes y donde existe además un menor número de especies. Así, el patrón latitudinal de riqueza de carnívoros terrestres es menos marcado en el Hemisferio Norte. La regla o efecto Rapoport, que es la tendencia de las especies tropicales de tener áreas de distribución más pequeñas que las de las zonas templadas (Rapoport, 1975; Stevens, 1989), es un patrón que se ha sugerido como una de las explicaciones del por qué hay más especies en las zonas tropicales que en las templadas (Brown et al., 1996); sin embargo en este estudio no se cumple este efecto o regla, lo que se discutirá más adelante.

Otra explicación para la relación entre la riqueza de especies y la latitud involucra procesos de especiación y extinción que ocurren a escala de tiempo evolutivo. Darlington (1957) explicó el efecto del área geográfica sobre los patrones de diversidad como resultado de un proceso de adaptación que debe ser más rápido en ambientes extensos, más o menos continuos y de condiciones favorables para el taxón considerado. Este tipo de ambiente podría sustentar poblaciones con mayor abundancia total y probablemente permitiendo un máximo número de generaciones, de tal forma que habría un "mayor" número de individuos disponibles para que ocurra el proceso evolutivo en un tiempo determinado; de esta forma se incrementaría primero la riqueza local de especies y posteriormente la regional.

Por otra parte, las especies que tienen un mayor tamaño corporal, en promedio, pueden desplazarse a mayores distancias y más exitosamente que las especies de tamaño pequeño, lo que les permite colonizar extensiones geográficas más amplias. Adicionalmente estas especies podrían ser evolutivamente más viejas, se sabe que particularmente en la historia de los carnívoros modernos, el último "reemplazo" de especies ocurrió durante el Mioceno tardío (5-8 Ma), e incluyó grandes

mamíferos depredadores como grandes felinos, cánidos con forma de lobo y zorro y úrsidos (Gittleman et al., 2001), lo que sugiere que especies de tamaño corporal grande son evolutivamente más viejas, de tal forma que han tenido tiempo suficiente para dispersarse y establecerse en grandes extensiones geográficas (Gaston y Blackburn, 1996). Se sugiere a su vez que especies de tamaño pequeño se acumulan en una sola región, de tal forma que al aumentar el número de especies hay una repartición de nichos ecológicos (Hutchinson, 1959) y éstas tienen áreas más pequeñas.

Finalmente la temperatura, entre muchos otros factores abióticos, también puede estar influenciando este patrón ya que al haber pocas especies que pueden soportar temperaturas extremas, será en las regiones donde los factores climáticos sean más favorables donde se encuentre un mayor número de especies; ello se relaciona con la temperatura media anual, la cual disminuye al incrementarse la latitud (Ashton, 2002).

En cuanto a la forma de la distribución de frecuencias del tamaño de las áreas de distribución, encontramos una “curva hueca”, con muchas especies con áreas de distribución pequeña y muy pocas especies con áreas de distribución amplias. Esta forma de curva ya ha sido descrita para diferentes taxones (Brown, 1995; Gaston, 1996; Arita y Figueroa, 1999). Este patrón implica que muchas especies se consideran “raras” en el sentido de tener distribución restringida.

El hecho de que en nuestros resultados observamos una distribución de frecuencias de tamaños de área de distribución sesgada a la derecha, tanto usando la extensión latitudinal como el área de ocurrencia, tiene relación con el tamaño corporal de las especies. Esto es, a nivel macroecológico la masa corporal promedio de las especies se correlaciona con el área de distribución: así, en nuestros resultados encontramos una correlación positiva y significativa entre el tamaño corporal y el área de distribución. Ello se refleja asimismo en la distribución de frecuencias de masas corporales que también está sesgada a la derecha, con sólo una categoría de valor extremo (*Puma concolor*) para ambas distribuciones (tamaño de área y masa). Este patrón de distribución de frecuencias sesgada a la derecha ya se ha encontrado para mamíferos, de manera que existen muchas más especies de musarañas y ratones que de carnívoros grandes; en el caso de los carnívoros terrestres del continente Americano, por ejemplo, hay más especies de la familia Mustelidae (19 especies; 160-7000g) que de la familia Felidae (12 especies; 6300-66000 g).

La forma triangular de la gráfica que describe la relación entre área de ocurrencia y el tamaño corporal se ha observado para marsupiales neotropicales (Olifiers et al., 2004), mamíferos neotropicales de selva húmeda y específicamente

para carnívoros del Nuevo Mundo (Diniz-Filho y Balestra, 1998; Diniz-Filho y Mudim-Tôrres, 2002). Se sugiere que estos resultados están relacionados con el hecho de que el tamaño y la forma del continente imponen un límite superior al tamaño de las áreas y determinan la extensión latitudinal y longitudinal del área geográfica, respectivamente, de muchas de las especies (Brown y Maurer, 1987; Ruggiero, 1994). Así, las especies de tamaño corporal pequeño pueden tener en general áreas de distribución de diferentes dimensiones, pero las de tamaño corporal grande sólo presentan tamaños de área grandes (Gaston et al., 1996). Por ejemplo, tenemos que las especies de mayor tamaño de los carnívoros estudiados (>23,000 g) tienen áreas de distribución grandes (>11 millones de km²), mientras que algunas de las especies más pequeñas (70-1000 g) presentan también áreas grandes (>11,000,000 km²). Sin embargo, hay excepciones a esta tendencia, como sucede con los murciélagos de la familia Phyllostomidae en el continente Americano (Garrido, 2006).

Por otra parte, se ha propuesto que para los mamíferos de Norteamérica hay un tamaño corporal óptimo que es alrededor de los 100 a 120 g (Brown y Nicoletto, 1991), que corresponde con el tamaño corporal óptimo de un vertebrado terrestre endotérmico, y con un tamaño modal que debería de estar entre 80 y 250 g (Brown et al., 1993). Para las masas corporales analizadas aquí, el tamaño modal está en el intervalo de 70 a 5000 g, dado que estudié sólo un grupo (carnívoros) y no a todos los mamíferos. Así, nuestros resultados sugieren que los carnívoros terrestres del continente Americano están por arriba del tamaño corporal óptimo descrito por Brown (1995). Sin embargo, de acuerdo con Kozlowzki y Weiner (1997), este tamaño óptimo varía de especie a especie dependiendo de la forma en que las tasas de asimilación, respiración y mortalidad cambian con el tamaño corporal. Sería interesante corroborar cuál de los dos modelos se aplicaría en el caso de nuestras especies estudiadas, lo cual sería parte de otro estudio. Sin embargo, específicamente para los carnívoros, Carbone et al. (1999) usando un modelo energético encontraron que el tamaño de un carnívoro está relacionado con su dieta principal, así el tamaño máximo que un carnívoro que se alimenta principalmente de invertebrados es de 21.5 kg y por encima de este valor los depredadores cambian de tener presas pequeñas a grandes, es decir, cambian la dieta.

El tamaño corporal más pequeño de un carnívoro en el continente Americano es alrededor de los 70 g (*Mustela erminea*), el siguiente más pequeño es de 160 g (*Mustela frenata*), sin embargo, como la distribución de masas está sesgada a la derecha, cada vez se tienen menos especies con tamaños corporales grandes. Como se ha señalado para el caso de un vertebrado terrestre endotérmico, el tamaño inferior absoluto de éste es aproximadamente de 2-3 g (Schmidt-Nielsen, 1984); así, dado que

la categoría modal obtenida en este estudio es la más pequeña, significa que a la izquierda de ésta ya no puede haber un carnívoro más pequeño, lo que sugiere que lo mismo que para un vertebrado terrestre, para un carnívoro terrestre también existe un tamaño inferior "mínimo" que está determinado por cuestiones metabólicas y, de acuerdo con Carbone et al. (1999), este tamaño mínimo inferior está determinado por el tipo de dieta.

Otro aspecto importante es la escala a la que se trabajó; se sabe que a escalas más pequeñas la distribución de frecuencias entre las categorías de tamaño es más homogénea que a escalas regionales (Brown y Nicoletto, 1991; Arita y Figueroa, 1999). Como en este caso se trabajó con una escala continental, lo que se encontró fue que la distribución de tamaños corporales no fue equitativa.

Un mecanismo que podría causar una distribución homogénea de las distribuciones de frecuencias de tamaño es la competencia, pero a nivel local y a escala de tiempo ecológico. En este escenario habría exclusión competitiva y así, aunque existieran especies de tamaños corporales similares o dentro de la categoría modal, no estarían en el mismo sitio. A escala continental y en una escala de tiempo evolutivo, las especies tienden a distribuirse por tamaños de manera más heterogénea, de acuerdo con la distribución unimodal encontrada para varios taxones (incluyendo este trabajo).

En cuanto a la especificidad ecológica, a pesar de que algunas especies pueden tener dietas y hábitos alternativos debido a la repartición de recursos (Hutchinson, 1959) y a características metabólicas tales como bajas tasas de asimilación de energía, de tal forma que una dieta a base de invertebrados sería insostenible para un carnívoro grande (> 21.5 kg) que puede alimentarse de presas 45% más grandes de su propio peso; para los carnívoros su dieta principal sigue siendo 'carnívora', que es lo que caracteriza al grupo, así como tener un hábito predominantemente terrestre, el cual está relacionado con el tipo de alimento y sus características físicas y habilidades. Esto se refleja en los resultados de este estudio en la distribución de dietas y hábitos, que fue significativamente sesgada a la derecha. No todas las especies tienen las mismas habilidades para conseguir alimento, como cazar, trepar e incluso nadar, pues cada especie tiene diferentes adaptaciones dependiendo del medio en el que vive y los recursos con los que cuenta. Los recursos son más limitados en zonas templadas que en las regiones tropicales debido principalmente a condiciones climáticas. Así, las especies que están adaptadas para un tipo de vida semi-acuático tienen una dieta piscívora (como las nutrias) y las especies que tienen habilidad trepadora y por lo cual pueden ser arborícolas (como los olingos y el cacomiztle) pueden además tener acceso a frutos. Sin embargo, la

característica principal del orden, en cuanto a dieta y hábito, se mantiene en pocas categorías, 6 y 5 respectivamente, con un sesgo significativo a carnívoros y terrestre, como se observa en este estudio.

Se ha sugerido que el efecto o regla Rapoport, la relación positiva entre la latitud y el tamaño del área, puede ser un patrón relativamente local, el cual se observa mayormente en el Hemisferio Norte por encima de los 30-40° (Rohde, 1996). Este patrón sí se ha observado para mamíferos de Norteamérica (Stevens, 1989; Pagel et al. 1991), sin embargo, para los mamíferos de Sudamérica no ha sido igual (Ruggiero 1994). La regla Rapoport no se cumple al considerar los carnívoros del continente Americano; este hecho no cambia al evaluar el patrón controlando por la filogenia, ni tampoco si se evalúan los hemisferios por separado. Rhode (1996) señala que el efecto Rapoport es un fenómeno aplicable sólo en ciertas regiones del planeta, como la Paleártica y Neártica, y a ciertos taxones (principalmente vertebrados); Harcourt (2000) también sustenta esta idea.

¿Por qué al tomar en cuenta todo el continente y a los carnívoros en particular esta regla no se cumple? ¿Por qué parece que el resultado obtenido es un efecto producido por especies sudamericanas en donde la relación es menos evidente?

Para contestar estas preguntas haré énfasis primeramente en las áreas de distribución de los mamíferos que fueron utilizadas en estudios similares. Cuando se considera sólo Norteamérica, las áreas de distribución de muchas especies se delimitan en una cierta latitud dentro de Norteamérica, pero la distribución real de la especie podría estar abarcando regiones en Sudamérica. Ese es el caso de este estudio, en el cual 25 especies tienen una distribución que abarca desde Norteamérica hasta Sudamérica y varias de ellas tienen la mayor parte de su distribución en el sur del continente (17 especies). Ello podría ser un factor importante si consideramos que una concentración importante de especies con área de distribución amplia no estarían confinadas a latitudes altas sino a latitudes cercanas al Ecuador; es precisamente en esta región donde habría especies de todos los tamaños de área considerados. Esto se observa claramente en nuestros resultados: las especies *Urocyon cinereoargenteus* (49.7°N a 3.79°N), *Herpailurus yaguarundí* (32.87°N a 39.32°S), *Puma concolor* (62°N a 53.11°S), *Conepatus semistriatus* (21.6°N a 8.01°N), *Mustela frenata* (58°N a 17.87°S) y *Potos flavus* (23.72°N a 23.09°S), entre otras de un total de 25 especies (que tienen representantes de la mayoría de las familias estudiadas excepto de Ursidae), tienen extensiones latitudinales que abarcan ambos hemisferios.

Por otra parte, al considerar la geometría del continente Americano, es más claro para el caso de Sudamérica que las áreas de distribución más amplias no están hacia latitudes altas sino hacia latitudes cercanas al Ecuador, donde el área

continental es mayor y va disminuyendo hacia el sur. Además, corresponde con regiones donde las condiciones abióticas (como temperatura y humedad) son más estables y favorables para un mayor número de organismos. Se ha mencionado que el efecto Rapoport ha sido probablemente más difícil de detectar en el Hemisferio Sur ya que por la masa continental más pequeña en el sur, el incremento de la estacionalidad climática con la latitud es más moderado y las especies están expuestas a menor variación climática (Gaston, 1999; Cardillo, 2002). En Norteamérica ocurre lo contrario, donde un gran número de especies (33) tienen áreas que sólo ocupan el Hemisferio Norte (Fig. 8, Anexo I).

Lo mismo que la regla de Rapoport, la regla de Bergmann parece cumplirse sólo para ciertas regiones y ciertos grupos taxonómicos, pues en los carnívoros terrestres del continente Americano lo que se observó fue una relación negativa entre latitud y tamaño corporal, es decir, tamaños corporales mayores en latitudes menores, aunque esta relación no fue estadísticamente significativa ni antes ni después de controlar por la filogenia. Al analizar los hemisferios por separado, sólo la correlación en el Hemisferio Sur fue significativa, donde la relación fue de igual manera negativa. Cardillo (2002) encontró, para aves del mundo, que sólo en el Hemisferio Sur se cumplía la regla de Bergmann. Por otro lado, Olifiers et al. (2004) tampoco encontraron este patrón para los marsupiales neotropicales, y mencionan que ello puede deberse a que el patrón no es válido para especies con tamaños corporales pequeños, como sucede con los carnívoros estudiados, donde especies pequeñas tienen variados tamaños de área.

¿Por qué hay especies que pueden habitar en latitudes donde no se esperaría encontrarlas dadas características tales como su tamaño corporal? Una de las explicaciones que se han dado para este patrón sugiere que especies de tamaños corporales grandes pueden habitar áreas más frías, como en las latitudes altas, porque pueden conservar más calor por su relación superficie-área menor (Blackburn y Hawkins, 2004). Si el tamaño corporal está restringido por la tolerancia a la temperatura, debe de haber una fuerte relación entre estas dos variables, sin embargo, se sabe que la tolerancia a la temperatura depende de múltiples factores (Gaston y Blackburn, 2000), por lo cual debe de haber especies con estrategias que les permitan tolerar el frío y no sólo dependa del tamaño corporal (como en algunos hervíboros; Rodríguez et al., 2006). Sería importante considerar la temperatura en estudios posteriores con los carnívoros, pues se aprecia que muchas de las especies consideradas en este estudio se distribuyen a lo largo del gradiente latitudinal independientemente de su tamaño corporal. Se observó que especies de familias como Mustelidae, por ejemplo, a pesar de ser de los carnívoros con tamaños

corporales más pequeños, se encuentran a latitudes altas. Entre algunas de estas especies se encuentran, en el sur *Lyncodon patagonicus* de 225 g, *Galictis cuja* de 1.58 kg; en el norte *Mustela erminea* de 70 g, *Mustela nivalis* de 492 g y *Mustela vison* de 917 g. Al tomar en cuenta a especies de esta familia, podemos entender que tienen estrategias que les permiten soportar el frío.

El objetivo de analizar los patrones estudiados controlando por la filogenia se debe a que, como se explicó en la introducción, así se tiene un análisis estadísticamente adecuado dado que las especies se analizan realmente como puntos independientes (Cardillo, 2002). En diversos estudios que analizan patrones de diversidad se ha encontrado que la significancia (o no) del patrón observado cambia. Por ejemplo, Eeley y Foley (1999) encontraron que en los primates africanos los patrones latitudinales de tamaño de área, dieta y hábito dejaron de ser significativos al evaluarlos con un método para controlar la relación filogenética. Asimismo, Olifiers et al. (2004) no encontraron una relación significativa entre latitud y tamaño corporal ni con tamaño de área, al estudiar 22 especies de marsupiales neotropicales utilizando control filogenético. La metodología propuesta por Cardillo (2002) y utilizada en el presente estudio, toma en cuenta la superposición de las áreas de distribución de las especies que se comparan, por lo que se considera un método analítico más sensible comparado con otras formas de control filogenético (Cardillo, 2002). Ello puede explicar por qué los patrones estudiados no mostraron una relación significativa, lo que nos permite decir que dichos patrones están relacionados con un modelo evolutivo que asume independencia filogenética (Diniz-Filho y Mundim-Tôrres, 2002; Freckleton et al., 2003).

Así, la relación entre la latitud y el tamaño del área de distribución, lo mismo que con el tamaño corporal, en los carnívoros del continente Americano parece estar determinada más por limitantes o variables ecológicas y geográficas, que por la latitud y por la filogenia (Diniz-Filho y Balestra, 1998). Las especies de mayor tamaño, probablemente por limitantes energéticas, presentan tamaños de área grandes. El tamaño y forma del continente también determina estos resultados, y ello es evidente sobre todo cuando se consideran las diferencias observadas entre el Hemisferio Norte y el Sur.

Finalmente, es necesario resaltar la importancia de este tipo de estudios en cuanto a la conservación de especies, ya que varias de las especies aquí estudiadas se encuentran dentro de alguna de las categorías de la lista de especies en peligro de extinción (www.iucnredlist.org). Por ejemplo, en la categoría *EW* (extinta en el medio silvestre) se encuentra el hurón de patas negras (*Mustela nigripes*); en la categoría *NT* (casi amenazado) se encuentran: el puma (*Puma concolor*), dos olingos (*Bassaricyon*

beddardi y *Bassaricyon gabbi*) y el cacaomiztle (*Bassariscus sumichrasti*); en la categoría EN (en peligro) se encuentran: *Oreailurus jacobita*, *Lontra provocax*, *Mustela felipei*, *Pteronura brasiliensis*, *Bassaricyon lasius* y *Bassaricyon pauli*; en la categoría VU (Vulnerable): *Speothos venaticus*, *Oncifelis guigna*, *Gulo gulo*, *Tremarctos ornatus* y finalmente en la categoría NT (amenazada): *Chrysocyon brachyurus*, *Leopardus tigrinus*, *Oncifelis geoffroyi* y *Panthera onca*; estas especies representan alrededor del 27% del total de las especies de carnívoros aquí estudiados, sin contar las especies que están dentro de alguna categoría de menor riesgo, pero que siguen siendo objeto de estudio para conocer su situación real. Se ve claramente que se necesita conocer más acerca de la biología de estos animales para poder realizar acciones de conservación. Para lo cual, varios estudios han abordado diferentes explicaciones posibles a la pérdida de la biodiversidad, una de las cuales es la que está relacionada con la influencia del ser humano.

Particularmente, Cardillo et al. (2004) mencionan que existe una relación entre la densidad poblacional de los seres humanos (impacto antropogénico) y el peligro de extinción de los carnívoros del nuevo mundo, pues si bien es cierto que se ha visto que el peligro de extinción de los carnívoros está más fuertemente relacionado con su biología que por la exposición a altas densidades poblacionales de los seres humanos, la combinación de ambos factores hacen más vulnerables a las especies. De tal forma que una especie con distribución restringida y baja densidad poblacional puede ser susceptible a la pérdida de su hábitat aún con baja exposición antropogénica; asimismo, Cardillo et al. (2004) han estimado que hacia el año 2030 varias especies tendrán más probabilidades de extinción, como lo son las especies de la familia Viverridae en Africa, que se verán seriamente amenazadas por el crecimiento de los habitantes de esa región, además de que se considera que son especies con una “biología desfavorable”, lo que aumentaría su peligro.

Por tal motivo, este estudio podría permitir entender un poco más sobre cómo se relacionan los atributos intrínsecos a cada especie y que al mismo tiempo se relacionan fuertemente con sus posibles causas de extinción, para poder sugerir acciones de prevención. Por ejemplo, Franco (2005) utilizó como criterio de rareza de los carnívoros de América el área de distribución de las especies, bajo el supuesto de que una especie con área de distribución restringida es más susceptible a la extinción y por lo tanto es una especie de importancia para la conservación.

BIBLIOGRAFÍA

- Arita H.T. y F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body mass diversity in Mexican mammals. *Oikos* 85: 310-319.
- Arita H.T. y P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. En: J. Llorente- Bousquets y J.J. Morrone (eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Pp. 63-80. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Arita H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos del Prado. 1997. Geographical range sizes and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* 11: 92-100.
- Arita, H.T. y G. Rodríguez. 2004. Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte. Instituto de Ecología, UNAM. Base de datos SNIB-Conabio proyecto Q068. México.
- Arita, H.T. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation* 6: 787-795.
- Ashton, K.G., Tracy, M.G. y de Queiroz, A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *Am. Nat* 156: 390- 415.
- Barraclough, T.G., A.P. Vogler y P.H. Harvey. 1998. Revealing the factors that promote speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 353: 241-249.
- Bininda-Emonds, O. R. P; J.L. Gittleman y A. Purvis. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Review* 74: 143-175.
- Blackburn T.M. y B.A. Hawkins. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography* 27: 715-724.
- Blackburn T.M. y K.J. Gaston. 1998^a. The distribution of mammal body masses. *Diversity and Distributions* 4: 121-133.
- Blackburn, T.M. y K.J. Gaston. 1998^b. Some methodological issues in Macroecology. *The American Naturalist* 151: 68-83.
- Blackburn T.M., K.E. Jones, P. Cassey y N. Losin. 2004. The influence of spatial resolution on macroecological patterns of range size variation: a case of study using parrots (Aves: Psittaciformes) of the world. *Journal of Biogeography* 31: 285-293.
- Blackburn T.M., K.J. Gaston y N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-174.
- Blackburn, T.M. y K.J. Gaston 2002. Scale in macroecology. *Global Ecology and Biogeography* 11: 185-189.
- Bosque, S.J., F. Escobar- Martínez, E. García.Hernández y M.J. Salado-García. 1994. Sistemas de Información Geográfica. Prácticas con PC ARC/INFO e IDRISI. Ed. RA-MA. Madrid, España.

- Brown, J.H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: Toward a general theory of diversity. *American Zoologist* 21: 877-888.
- Brown, J.H. 1988. Species diversity. En: A.A. Myers y P.S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography*. Pp. 57-89. Chapman Hall, Londres.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. Chicago Press, Chicago, EUA.
- Brown, J.H. y B.A. Maurer. 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of North American avifauna. *American Naturalist* 130: 1-17.
- Brown J.H. y B.A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145-1150.
- Brown, J.H. y P.F. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *The American Naturalist* 138: 1478-1512.
- Brown, J.H., P. A. Marquet y M. L. Taper. 1993. Evolution of body size: consequences of a energetic definition of fitness. *The American Naturalist* 142: 573-584.
- Bugayevskiy, L.M. y J. Snyder. 1995. *Map projections. A reference Manual*. Ed. Taylor y Francis. London. Pp. 49-64.
- Carbone, C., G.M. Mace, S.C. Roberts y D.W. Macdonald. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286-288.
- Cardillo M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 266: 1221-1225.
- Cardillo, M. 2002. The life history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology* 71: 79-87.
- Cardillo, M., A. Purvis, W. Sechrest, J.L. Gittleman, J. Bielby y G.M. Mace. 2004. Human population density and extinction risk in the world's carnivore. *Plos Biology* 7: 909-914.
- Cardillo, M., J.S. Huxtable y L. Brohmham. 2003. Geographic range size, life history and rates of diversification in Australian mammals. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 282-288.
- Chown S.L. y K.J. Gaston. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 311-316.
- Cornell, H.V. y J.V. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 6: 1-12.
- Cruz F.B., L.A. Fitzgerald, R.E. Espinoza y J.A. Schulte. 2005. the importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559-1574.
- Daniel, W.W. 1985. *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Editorial Limusa, México.

- Diniz-Filho, J.A. y R., Balestra. 1998. Hierarchical effects on body size evolution and the macroecology of South American rainforest mammals. *Ecología Austral* 8: 23-30.
- Diniz-Filho, J.A. y N. Mundim-Tôrres. 2002. Phylogenetic comparative methods and the geographic range size-body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology* 16: 351-367.
- Eisenberg, J.F. 1981. The mammalian radiations: An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior. Chicago: University of Chicago press.
- Eisenberg, J.F. 1989. Mammals of the Neotropics. Vol. 1. The Northern Neotropics. Panama, Colombia, Venezuela, Guiana, Suriname, French Guiana. University of Chicago Press. Chicago, EUA.
- Franco, L.R. 2005. Áreas de distribución de los carnívoros del continente Americano y su correlación con masa corporal, hábitos y dietas, bajo un enfoque conservacional. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Frisch-Jordán, A. 1995. Hábitos y Dietas de los mamíferos mexicanos como medida alternativa de la diversidad. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Gaston, K.J. 1994. Measuring geographic range sizes. *Ecography* 17:198-205.
- Gaston, K.J. 1999. Why Rapoport's rule does not generalise. *Oikos* 84: 309-312.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-228.
- Gaston K.J. y T.M. Blackburn. 1996. Conservation implications of geographic range size-body size relationships. *Conservation Biology* 10: 638-646.
- Gaston, K.J. y T. M. Blackburn. 1999. A critique for macroecology. *Oikos* 84: 353-368.
- Gaston, K.J, T.M. Blackburn y J.I Spicer. 1998, Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 70-74.
- Garrido Garduño, T. 2006. Área de distribución y patrones de diversidad en murciélagos (Phyllostomidae) usando control filogenético. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Gittleman, J.L. 1989. Carnivore behavior, ecology and evolution. Chapman and Hall, Londres.
- Gittleman, J.L, S.M Funk, D. Macdonald y R.K. Wayne. 2001. Carnivore conservation. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Harcourt A.H. 2000. Latitude and latitudinal extent: a global analysis of the Rapoport effect in a tropical mammalian taxon: primates. *Journal of Biogeography* 27: 1169-1182.
- Harvey, P.H. 1996. Phylogenies for ecologists. *Journal of Animal Ecology* 65: 255-263.
- Kozłowski, J. y J. Weiner .1997. Interspecific allometries are by products of body size optimization. *The American Naturalist* 149: 352-380.

- Lantada-Zarzosa N. y M.A. Nuñez-Andrés. 2002. Sistemas de Información Geográfica. Prácticas con Arc-view. Ediciones UPC. Barcelona, España.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, EUA.
- Maurer, B.A., J.H. Brown y R.D. Rusler. 1992. The micro and macro in body size evolution. *Evolution* 46: 939-953.
- Mena, J.L. y E. Vázquez-Domínguez. 2005. Species turnover and elevation in rodents. *Global Ecology and Biogeography* 14: 539-547.
- Mendelhall, W. y J.E. Reinmuth. 1981. Estadística para Administración y Economía. Wadsworth International Iberoamerica. 599-602 pp.
- Mittermeier, R.A., C.G. Mittermeier y P. Robles-Gil. 1998. Megadiversidad. Los países biológicamente más ricos del mundo. CEMEX, México.
- Nowak, R.M. 1991. Walker's Mammals of the world. 5th ed. Vol II. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. 1629 pp.
- Olifiers, N., M.V. Vieira y C.E.V. Grelle. 2004. Geographic range and body size in Neotropical marsupials. *Global Ecology and Biogeography* 13: 439-444.
- Owens, I., P.M. Bennett y P.H. Harvey. 1999. Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology? *Proceedings of the Royal Society of London series B* 266: 933-939.
- Pagel, M.D, R.M. May y A.R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist* 137: 791-815.
- Patterson, B.D., G. Ceballos, W. Sechrest, M.F. Tognelli, T. Brooks, L. Luna, P. Ortega, I. Salazar y B.E. Young. 2003. Digital distribution maps of the mammals of the Western Hemisphere, version 1.0. NatureServe, Arlington, Virginia, EUA.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Primmack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas Latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México.
- Reed, R.N. 2003. Interspecific patterns of species richness, geographic range size, and body size among New World venomous snakes. *Ecography* 26: 107-117.
- Rezende, E. L. y T. Garland Jr. 2003. Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. Fisiología Ecológica y Evolutiva. Santiago, Chile.
- Rodríguez, M.A., I.L., López-Saduño y B.A. Hawkins. 2006. The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 15: 173-181.

- Rodríguez, P y E. Vázquez-Domínguez. 2003. Escalas y diversidad de especies. En: J.J. Morrone y J. Llorente- Bousquets (eds.) *Una perspectiva Latinoamericana de la biogeografía*. Pp. 109-114. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Ruggiero A. 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography* 21: 545-559.
- Ruggiero, A. 2001. Interacciones entre la Biogeografía ecológica y la Macroecología: Aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. En: Llorente, J. y J.J. Morrone (eds). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: teoría, conceptos, métodos y aplicaciones*. Pp 81-94. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Schiazza, J.A. 1985. Morfología funcional y distribución de frecuencias de tamaño de octocorales en relación a un gradiente de profundidad, en un arrecife coralino del Parque Nacional Archipiélago de Los Roques. Fonacit. Venezuela. Pp 72-80.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling, why is animal size so important?* Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Srivastava, D.S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68: 1-16.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographic range: how so many species coexist in the tropics? *The American Naturalist* 133: 240-256.
- Stevens, R.D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography* 31: 665-674.
- Stuart-Fox, D y I.P.F. Owens. 2003. Species richness in agamid lizards: chance, body size, sexual selection or ecology? *Journal of Evolutionary Biology* 16: 659-669.
- Taylor, C.M. y N.J. Gotelli. 1994. The Macroecology of *Cyprinella*: correlates of phylogeny, body size, and geographical range. *The American Naturalist* 144: 549-569.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist* 107: 481-501.
- Vallejo-Ramos, M. 2006. Diversidad y distribución de la familia Cactaceae en la Región del Desierto Chihuahuense. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Wilson, D.E. y P.M. Reeder. 2005. *Mammal species of the world: A Taxonomic and Geographic Reference*. Third Ed. Vol. 1. The Johns Hopkins University Press.

Anexo I. Datos Generales

Orden	Familia	Género	Especie	Nombre español	Nombre inglés	Distribución
Carnívora	Canidae	<i>Atelocynus</i>	<i>microtis</i>	Zorro de Orejas Cortas	Small-eared Zorro	SA
Carnívora	Canidae	<i>Canis</i>	<i>latrans</i>	Coyote	Coyote	NA
Carnívora	Canidae	<i>Canis</i>	<i>lupus</i>	Lobo Común	Wolf	NA
Carnívora	Canidae	<i>Cerdocyon</i>	<i>thous</i>	Zorro de Monte	Crab-eating Fox	SA
Carnívora	Canidae	<i>Chrysocyon</i>	<i>brachyurus</i>	Lobo de Crin	Maned Wolf	SA
Carnívora	Canidae	<i>Pseudalopex</i>	<i>vetulus</i>	Zorro Raposa de Campo	Hoary Fox	SA
Carnívora	Canidae	<i>Pseudalopex</i>	<i>sechurae</i>	Zorrito del Desierto	Sechuran Fox	SA
Carnívora	Canidae	<i>Pseudalopex</i>	<i>gymnocercus</i>	Zorro Gris Mayor	Azara's Fox	SA
Carnívora	Canidae	<i>Pseudalopex</i>	<i>culpaeus</i>	Zorro Colorado	Colpeo Fox	SA
Carnívora	Canidae	<i>Pseudalopex</i>	<i>griseus</i>	Zorro Gris Menor	Argentine Gray Fox	SA
Carnívora	Canidae	<i>Speothos</i>	<i>venaticus</i>	Perro Vinagre	Bush Dog	NSA
Carnívora	Canidae	<i>Urocyon</i>	<i>cinereoargenteus</i>	Zorro Gris Plateado	Gray Fox	NSA
Carnívora	Canidae	<i>Vulpes</i>	<i>velox</i>	Zorro Veloz	Kit Fox	NA
Carnívora	Canidae	<i>Vulpes</i>	<i>vulpes</i>	Zorro Holoártico	Red Fox	NA
Carnívora	Felidae	<i>Herpailurus</i>	<i>yaguarondi</i>	Yaguarundi	Jaguarondi	NSA
Carnívora	Felidae	<i>Leopardus</i>	<i>pardalis</i>	Ocelote	Ocelot	NSA
Carnívora	Felidae	<i>Leopardus</i>	<i>tigrinus</i>	Tigrillo	Tiger Ocelot	NSA
Carnívora	Felidae	<i>Leopardus</i>	<i>wiedii</i>	Gato Tigre	Margay	NSA
Carnívora	Felidae	<i>Oncifelis</i>	<i>colocolo</i>	Colocolo	Pampas Cat	SA
Carnívora	Felidae	<i>Lynx</i>	<i>canadensis</i>	Gato Montés	Canada Lynx	NA
Carnívora	Felidae	<i>Lynx</i>	<i>rufus</i>	Lince Rojizo	Bobcat	NA
Carnívora	Felidae	<i>Oncifelis</i>	<i>guigna</i>	Gato güina	Kodkod	SA
Carnívora	Felidae	<i>Oncifelis</i>	<i>geoffroyi</i>	Gato Montés Argentino	Geoffroy's Ocelot	SA
Carnívora	Felidae	<i>Oreailurus</i>	<i>jacobita</i>	Gran Gato Andino	Mountain Cat	SA
Carnívora	Felidae	<i>Panthera</i>	<i>onca</i>	Jaguar	Jaguar	NSA
Carnívora	Felidae	<i>Puma</i>	<i>concolor</i>	Puma	Puma	NSA
Carnívora	Mephitidae	<i>Conepatus</i>	<i>chinga</i>	Zorrillo común andino	Molina's Hog-nosed Skunk	SA
Carnívora	Mustelidae	<i>Conepatus</i>	<i>humboldtii</i>	Zorrillo patagónico	Patagonian Skunk	SA
Carnívora	Mephitidae	<i>Conepatus</i>	<i>leuconotus</i>	Zorrillo americano	Eastern Hog-nosed Skunk	NA
Carnívora	Mephitidae	<i>Conepatus</i>	<i>mesoleucus</i>	Zorrillo nariz de cerdo	Hog-nosed Skunk	NA

Orden	Familia	Género	Especie	Nombre español	Nombre inglés	Distribución
Carnívora	Mephitidae	<i>Conepatus</i>	<i>semistriatus</i>	Mapurite de Estrías Cortas	Amazonian Skunk	NSA
Carnívora	Mephitidae	<i>Mephitis</i>	<i>mephitis</i>	Zorrillo rayado	Striped Skunk	NA
Carnívora	Mephitidae	<i>Mephitis</i>	<i>macroura</i>	Mofeta de Cola Larga	Hooded Skunk	NA
Carnívora	Mephitidae	<i>Spilogale</i>	<i>putorius</i>	Zorrillo moteado	Spotted Skunk	NA
Carnívora	Mephitidae	<i>Spilogale</i>	<i>pygmaea</i>	Zorrillo pigmeo	Pygmy Spotted Skunk	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Eira</i>	<i>barbara</i>	Hurón Mayor	Tayra	NSA
Carnívora	Mustelidae	<i>Galictis</i>	<i>cuja</i>	Hurón menor	Little Grison	SA
Carnívora	Mustelidae	<i>Galictis</i>	<i>vittata</i>	Hurón grisón	Grison	NSA
Carnívora	Mustelidae	<i>Gulo</i>	<i>gulo</i>	Glotón	Wolverine	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Lontra</i>	<i>canadensis</i>	Nutria americana	Canadian River Otter	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Lontra</i>	<i>longicaudis</i>	Nutria de río tropical	Neotropical River Otter	NSA
Carnívora	Mustelidae	<i>Lontra</i>	<i>provocax</i>	Nutria Patagónica	Southern River Otter	SA
Carnívora	Mustelidae	<i>Lyncodon</i>	<i>patagonicus</i>	Huroncito Patagónico	Patagonian Weasel	SA
Carnívora	Mustelidae	<i>Martes</i>	<i>americana</i>	Marta Americana	American Marten	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Martes</i>	<i>pennanti</i>	Marta Pescadora	Fisher Marten	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Mustela</i>	<i>africana</i>	Comadreja tropical	Tropical weasel	SA
Carnívora	Mustelidae	<i>Mustela</i>	<i>erminea</i>	Armiño	Stoat	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Mustela</i>	<i>felipei</i>	Comadreja Colombiana	Colombian Weasel	SA
Carnívora	Mustelidae	<i>Mustela</i>	<i>frenata</i>	Comadreja de cola larga	Long-tailed Weasel	NSA
Carnívora	Mustelidae	<i>Mustela</i>	<i>nigripes</i>	Hurón de Patas Negras	Black-footed Ferret	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Mustela</i>	<i>nivalis</i>	Comadreja menor	Weasel	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Mustela</i>	<i>vison</i>	Visón Americano	American Mink	NA
Carnívora	Mustelidae	<i>Pteronura</i>	<i>brasiliensis</i>	Nutria de Cola Crestuda	Giant Otter	SA
Carnívora	Mustelidae	<i>Taxidea</i>	<i>taxus</i>	Tejón Norteamericano	American Badger	NA

Orden	Familia	Género	Especie	Nombre español	Nombre inglés	Distribución
Carnívora	Procyonidae	<i>Bassaricyon</i>	<i>alleni</i>	Olingo Leonado	Allen's Olingo	SA
Carnívora	Procyonidae	<i>Bassaricyon</i>	<i>beddardi</i>	Olingo de Guayana	Beddard's Olingo	SA
Carnívora	Procyonidae	<i>Bassaricyon</i>	<i>gabbii</i>	Olingo Grisáceo	Olingo	NSA
Carnívora	Procyonidae	<i>Bassaricyon</i>	<i>lasius</i>	Olingo Costarricense	Harris's Olingo	NA
Carnívora	Procyonidae	<i>Bassaricyon</i>	<i>pauli</i>	Olingo Fulvo	Chiriqui Olingo	NA
Carnívora	Procyonidae	<i>Bassariscus</i>	<i>astutus</i>	Basarisco	Ringtail	NA
Carnívora	Procyonidae	<i>Bassariscus</i>	<i>sumichrasti</i>	Cacomiztle		NA
Carnívora	Procyonidae	<i>Nasua</i>	<i>narica</i>	Coatí Marrón	Coati	NSA
Carnívora	Procyonidae	<i>Nasua</i>	<i>nasua</i>	Coatí Rojo	Ring-tailed Coati	SA
Carnívora	Procyonidae	<i>Nasuella</i>	<i>olivacea</i>	Coatí Andino	Little Coati	SA
Carnívora	Procyonidae	<i>Potos</i>	<i>flavus</i>	Martucha	Kinkajou	NSA
Carnívora	Procyonidae	<i>Procyon</i>	<i>cancrivorus</i>	Mapache Cangrejero	Crab-eating Raccoon	NSA
Carnívora	Procyonidae	<i>Procyon</i>	<i>lotor</i>	Mapache	Raccoon	NA
Carnívora	Ursidae	<i>Ursus</i>	<i>americanus</i>	Oso Negro	Black Bear	NA
Carnívora	Ursidae	<i>Ursus</i>	<i>arctos</i>	Oso Pardo	Brown Bear	NA
Carnívora	Ursidae	<i>Tremarctos</i>	<i>ornatus</i>	Oso de Anteojos	Spectacled Bear	SA

Anexo II. Datos de los atributos estudiados

Género	Especie	Masa (g)	Latitud superior	Latitud inferior	Extensión latitudinal (km)	Área de ocupancia (km ²)	Punto medio	Dieta	Hábitos	Referencia
<i>Atelocynus</i>	<i>microtis</i>	9300	4.92	-18.14	1281.0983	6628568.712	-6.61	C	T	Sclatter, 1883
<i>Canis</i>	<i>latrans</i>	13177.41	71.24	8.02	3512.1871	17018022.24	39.69	CO	T	Say, 1823
<i>Canis</i>	<i>lupus</i>	37970.37	83.13	44.66	2137.20085	10072812.21	68.90	C	T	Linnaeus, 1758
<i>Cerdocyon</i>	<i>thous</i>	6100	12.43	-35.02	2636.08475	9459109.607	-11.30	CO	T	Linnaeus, 1766
<i>Chrysocyon</i>	<i>brachyurus</i>	23750	-3.07	-31.7	1590.53965	5027565.504	-17.39	CO	T	Illiger, 1815
<i>Pseudalopex</i>	<i>vetulus</i>	3330	-5.99	-23.24	958.32375	572722.7319	-14.61	IO	T	Lund, 1842
<i>Pseudalopex</i>	<i>sechurae</i>	2200	-3.33	-12.97	535.5502	74484.27554	-8.15	CO	T	Thomas, 1900
<i>Pseudalopex</i>	<i>gymnocercus</i>	4690	-13.17	-39.44	1459.42985	2883367.112	-26.31	CO	T	G. Fisher, 1914
<i>Pseudalopex</i>	<i>culpaesus</i>	7370	5.47	-55.11	3365.5219	2908501.553	-24.82	C	T	Molina, 1782
<i>Pseudalopex</i>	<i>griseus</i>	3990	-24.11	-55.06	1719.42725	1538673.452	-39.59	CO	T	Gray, 1837
<i>Speothos</i>	<i>venaticus</i>	6000	12.45	-26.3	2152.75625	10709147.29	-6.93	C	T	Lund, 1842
<i>Urocyon</i>	<i>cinereoargenteus</i>	3997.215	49.7	3.79	2550.53005	8623682.587	26.75	CO	T	Schreber, 1775
<i>Vulpes</i>	<i>velox</i>	2391.667	45.03	31.76	737.21485	670182.9672	38.40	CO	T	Linnaeus, 1766
<i>Vulpes</i>	<i>vulpes</i>	4402.143	73.82	26.34	2637.7514	16007240.7	50.08	CO	T	Linnaeus, 1766
<i>Herpailurus</i>	<i>yaguarondi</i>	6277.778	32.87	-39.32	4010.51545	15478285.9	-0.73	C	SC	Lacepede, 1809
<i>Leopardus</i>	<i>pardalis</i>	10864.58	31.83	-32.74	3587.18635	15527243.38	-0.46	C	SC	Linnaeus, 1758
<i>Leopardus</i>	<i>tigrinus</i>	2408.333	12.19	-33.88	1204.98795	11505141.03	-10.85	C	T	Schreber, 1775
<i>Leopardus</i>	<i>wiedii</i>	3140	26.61	-34.96	3420.52135	14106273.92	-4.18	C	SC	Schinz, 1821
<i>Oncifelis</i>	<i>colocolo</i>	2950	-16.61	-34.34	984.99015	179676.1921	-25.48	C	T	Molina, 1782
<i>Lynx</i>	<i>canadensis</i>	9919.444	70.58	37.1	1859.9814	8222945.503	53.84	C	T	Kerr, 1792
<i>Lynx</i>	<i>rufus</i>	10004.83	58.79	16.72	2337.19885	9662188.475	37.76	C	SC	Schreber, 1776
<i>Oncifelis</i>	<i>guigna</i>	2230	-32.78	-46.06	737.7704	189088.3805	-39.42	C	SC	Molina, 1782
<i>Oncifelis</i>	<i>geoffroyi</i>	3590	-14.08	-52.45	2131.64535	4290127.897	33.27	C	SC	D'Orbigny & Gervais, 1844
<i>Oreailurus</i>	<i>jacobita</i>	4000	-7.28	-1.45	323.88565	929616.7635	4.37	C	T	Cornalia, 1865
<i>Panthera</i>	<i>onca</i>	87583.3	37	-37.46	4136.6253	16358569.1	-0.23	C	T	Linnaeus, 1758
<i>Puma</i>	<i>concolor</i>	66996.04	62	-53.11	6394.93605	24041129.61	4.45	C	T	Linnaeus, 1771
<i>Conepatus</i>	<i>chinga</i>	1756.6667	1.06	-40.95	2333.86555	3376508.174	-23.45	IO	T	Molina, 1782
<i>Conepatus</i>	<i>humboldtii</i>	2800	-38.3	-53.67	853.88035	706967.5991	-45.99	IO	T	Gray, 1837
<i>Conepatus</i>	<i>leuconotus</i>	2366.667	28.5	17.89	589.43855	216980.3507	38.98	IO	T	Lichtenstein, 1832
<i>Conepatus</i>	<i>mesoleucus</i>	1950	39.5	12.54	1497.7628	2281421.642	19.33	IO	T	Lichtenstein, 1832

Género	Especie	Masa (g)	Latitud superior	Latitud inferior	Extensión latitudinal (km)	Área de ocupancia (km ²)	Punto medio	Dieta	Hábitos	Referencia
<i>Conepatus</i>	<i>semistriatus</i>	2100	21.6	8.01	754.99	1733184.87	14.81	FrO	T	(Boddaert, 1785)
<i>Mephitis</i>	<i>mephitis</i>	2151.519	63.5	24.16	2185.53	12232662.25	43.83	IO	SF	(Schreber, 1776)
<i>Mephitis</i>	<i>macroura</i>	1523.994	36	12.24	1319.98	1784202.04	24.12	IO	T	Lichtenstein, 1832
<i>Spilogale</i>	<i>putorius</i>	691.833	53	24.95	1558.31	2947284.216	38.98	IO	T	(Linnaeus, 1758)
<i>Spilogale</i>	<i>pygmaea</i>	222	23	15.66	407.7737	94058.80044	19.33	IO	T	Thomas, 1898
<i>Eira</i>	<i>barbara</i>	4419.259	23.5	-33.75	3180.52375	13473004.86	-5.13	FrO	SC	(Linnaeus, 1758)
<i>Galictis</i>	<i>cuja</i>	1580	-14.3	-55.08	2265.5329	1764521.412	-48.99	C	T	(Molina, 1782)
<i>Galictis</i>	<i>vittata</i>	2390	22.5	-23.25	41.66625	11432074.78	-0.38	C	T	(Schreber, 1776)
<i>Gulo</i>	<i>gulo</i>	13062.22	83.1	38.23	2492.75285	7948633.166	60.67	CO	T	(Linnaeus, 1758)
<i>Lontra</i>	<i>canadensis</i>	9074.167	70.66	24.96	2538.8635	11815931.63	47.81	P	SQ	(Schreber, 1777)
<i>Lontra</i>	<i>longicaudis</i>	8760	30.5	-37.33	3768.29565	14486619.19	-3.42	P	SQ	(Olfers, 1818)
<i>Lontra</i>	<i>provocax</i>	4210	-38.35	-55.73	965.5459	801221.9106	20.06	P	SQ	(Thomas, 1908)
<i>Lyncodon</i>	<i>patagonicus</i>	225	-25.93	-51.91	1443.3189	1078078.797	-38.92	C	T	(Blainville, 1842)
<i>Martes</i>	<i>americana</i>	728.5	69.55	36.14	1856.09255	7588515.973	52.85	CO	T	(Turton, 1806)
<i>Martes</i>	<i>pennanti</i>	3027.778	63.5	35.7	1544.429	3466564.129	49.60	C	T	(Erleben, 1777)
<i>Mustela</i>	<i>africana</i>	220	5.13	-13.54	1037.21185	4390578.164	-12.31	P	SQ	Desmarest, 1818
<i>Mustela</i>	<i>erminea</i>	70.167	70	34.47	1973.86915	13231029.43	52.24	C	T	Linnaeus, 1758
<i>Mustela</i>	<i>felpei</i>	380	8.64	0.95	427.21795	125065.4791	-8.64	P	SQ	Izor & de la Torre, 1978
<i>Mustela</i>	<i>frenata</i>	161.944	58	-17.87	2229.42215	12304614.68	20.07	C	SF	Lichtenstein, 1831 (Audubon and Bachman, 1851)
<i>Mustela</i>	<i>nigripes</i>	813.333	51.73	29.6	1229.43215	2513391.362	40.67	C	SF	
<i>Mustela</i>	<i>nivalis</i>	492.54	72.01	34.58	2079.42365	11042043.25	53.30	CO	T	Linnaeus, 1766
<i>Mustela</i>	<i>vison</i>	917.933	71.39	24.96	2579.41865	13154180.45	48.18	CO	SQ	Schreber, 1777
<i>Pteronura</i>	<i>brasiliensis</i>	26675	9.34	-33.95	2404.97595	10391875.78	-12.31	P	SQ	(Zimmermann, 1780)
<i>Taxidea</i>	<i>taxus</i>	7009.529	60.01	16.88	2396.08715	8834443.935	38.45	C	SF	(Schreber, 1778)
<i>Bassaricyon</i>	<i>alleni</i>	1250	1.1	-18.38	1082.2114	907016.065	-8.64	FrO	A	J.A. Allen, 1876
<i>Bassaricyon</i>	<i>beddardi</i>	1250	6.42	-0.73	316.10795	440309.1934	2.85	FrO	A	J.A. Allen, 1876
<i>Bassaricyon</i>	<i>gabbii</i>	1250	13.28	-12.22	58.8883	261369.0406	0.53	FrO	A	J.A. Allen, 1876
<i>Bassaricyon</i>	<i>lasius</i>	1580	10.41	9.72	38.33295	3834.05192	10.07	FrO	A	J.A. Allen, 1876
<i>Bassaricyon</i>	<i>pauli</i>	1580	9.1	8.63	26.11085	1399.64937	8.87	FrO	A	J.A. Allen, 1876
<i>Bassariscus</i>	<i>astutus</i>	986.333	43.67	15.64	1557.20665	3897631.897	29.66	CO	SC	Coues, 1887
<i>Bassariscus</i>	<i>sumichrasti</i>	676.5	21.61	8.51	727.7705	621460.1577	15.06	FrO	A	Saussure, 1860
<i>Nasua</i>	<i>narica</i>	4069.365	35.3	3.99	1739.42705	2378671.106	11.65	FrO	SC	Linnaeus, 1766

Género	Especie	Masa (g)	Latitud superior	Latitud inferior	Extensión latitudinal (km)	Área de ocupancia (km ²)	Punto medio	Dieta	Hábitos	Referencia
<i>Nasua</i>	<i>nasua</i>	3900	11.56	-32.52	2448.8644	11528880.08	-10.48	FrO	SC	(Linnaeus, 1766)
<i>Nasuella</i>	<i>olivacea</i>	1380	10.98	-1.4	532.2169	194811.5619	4.79	FrO	SC	Gray, 1865
<i>Potos</i>	<i>flavus</i>	3250	23.72	-23.09	34.99965	12734545.79	0.50	FrO	A	Schreber, 1774
<i>Procyon</i>	<i>cancrivorus</i>	5000	12.44	-34.77	2622.75155	13402976.06	-11.17	IO	T	F.G.Cuvier, 1778
<i>Procyon</i>	<i>lotor</i>	6281.889	58.76	7.22	2863.3047	11645269.85	32.99	FrO	SC	Linnaeus, 1758
<i>Ursus</i>	<i>americanus</i>	136041.7	68.31	23.57	2485.5307	9598177.726	45.93	FrO	T	Pallas, 1780
<i>Ursus</i>	<i>arctos</i>	177880	71.27	43.48	1543.87345	5199358.062	57.64	OC	T	Linnaeus, 1758
<i>Tremarctos</i>	<i>ornatus</i>	140000	10.84	-22.84	1871.0924	1036584.912	-6.00	FrO	T	(F Cuvier, 1825)

Anexo III. Análisis filogenéticos

Género	Especie	Valores A1	Valores A2	Masa	Valores hábito	Valores dieta
<i>Canis</i>	<i>latrans</i>	0.391490035	0.408109117	0.652955	0	(-) 1
<i>Canis</i>	<i>lupus</i>					
<i>Pseudalopex</i>	<i>sechurae</i>	0.633041492	0.974167606	0.530917	0	0
<i>Pseudalopex</i>	<i>gymnocercus</i>					
<i>Speothos</i>	<i>venaticus</i>	0.183866891	0.330981054	-0.26631	0	(+) 1
<i>Vulpes</i>	<i>vulpes</i>					
<i>Leopardus</i>	<i>tigrinus</i>	0.484430711	0.160185134	0.759283	(-) 1	0
<i>Lynx</i>	<i>rufus</i>					
<i>Lynchailurus</i>	<i>colocolo</i>	0.671178793	0.806720146	-0.2625	0	0
<i>Oreailurus</i>	<i>jacobita</i>					
<i>Lynx</i>	<i>canadensis</i>	0.550362611	0.497331004	-0.88674	0	0
<i>Panthera</i>	<i>onca</i>					
<i>Conepatus</i>	<i>humboldtii</i>	-0.11581002	0.592099142	-0.25	0	0
<i>Conepatus</i>	<i>semistriatus</i>					
<i>Mephitis</i>	<i>mephitis</i>	0.39603457	0.854144421	0.291666	(-) 4	0
<i>Mephitis</i>	<i>macroura</i>					
<i>Spilogale</i>	<i>putorius</i>	0.738324421	0.968086281	0.679113	0	0
<i>Spilogale</i>	<i>pygmaea</i>					
<i>Eira</i>	<i>barbara</i>	0.28768559	0.869032823	0.642474	(-) 1	(+) 1
<i>Galactis</i>	<i>cuja</i>					
<i>Lyncodon</i>	<i>patagonicus</i>	-0.97113164	0.905697013	0.905858	0	0
<i>Galictis</i>	<i>vittata</i>					
<i>Lontra</i>	<i>canadensis</i>	0.326256819	0.905697013	0.034622	0	0
<i>Lontra</i>	<i>longicaudis</i>					
<i>Lontra</i>	<i>provocax</i>	0.597032228	0.909307035	0.399389	(-) 2	0
<i>Taxidea</i>	<i>taxus</i>					
<i>Mustela</i>	<i>frenata</i>	0.067281336	0.102609586	0.671206	(+) 4	(-) 1
<i>Mustela</i>	<i>nivalis</i>					
<i>Bassariscus</i>	<i>sumichrasti</i>	-0.3275154	0.314830044	-0.4588	0	0
<i>Bassaricyon</i>	<i>alleni</i>					
<i>Bassaricyon</i>	<i>lasius</i>	0.31884058	0.63494251	0	0	0
<i>Bassaricyon</i>	<i>pauli</i>					
<i>Bassariscus</i>	<i>astutus</i>	0.658223332	0.950017968	-0.28527	0	0
<i>Nasuella</i>	<i>olivacea</i>					
<i>Nasua</i>	<i>narica</i>	0.289700544	0.793677175	0.04162	0	0
<i>Nasua</i>	<i>nasua</i>					
<i>Procyon</i>	<i>cancrivorus</i>	0.084012418	0.131142979	0.204061	(-) 1	0
<i>Procyon</i>	<i>lotor</i>					
<i>Ursus</i>	<i>americanus</i>	0.24720608	0.892001905	-0.02827	0	0
<i>Tremarctos</i>	<i>ornatus</i>					