

TENDENCIAS GEOGRÁFICAS DE LA RIQUEZA ESPECÍFICA DE MICROMAMÍFEROS Y DE CARNÍVOROS EN ANDALUCÍA (ESPAÑA)

A. B. ROJAS, J. COBALEDA, A. L. MÁRQUEZ, L. J. PALOMO Y R. REAL

Depto. Biología Animal, Fac. Ciencias, Univ. Málaga. 29071 Málaga.
(javier.palomo@uma.es), (rrgimenez@uma.es)

RESUMEN

En este trabajo se analiza la variación del patrón de riqueza de especies de los micromamíferos (Insectívoros y Roedores) y carnívoros presentes en Andalucía y los factores ambientales que los determinan. Para ello se ha utilizado una parcelación del territorio en cuadrículas UTM de 10x10 km. Las causas de las variaciones geográficas se han analizado a partir de nueve hipótesis previamente establecidas. Para los micromamíferos la diversidad de especies aumenta hacia el este y con la altitud. La hipótesis de la predación, por medio de la variable «número de especies de predadores», es la que explica una mayor proporción del cuadrado de las desviaciones con respecto a la media. La incorporación al modelo de otras variables como la «densidad humana» o el «uso del suelo», entre otras, permite mejorar esta explicación. Estas dos últimas variables están relacionadas con la hipótesis de la actividad humana, que favorece la diversidad de micromamíferos. Los carnívoros muestran un incremento de la riqueza de especies en las cuadrículas con mayor altitud. El análisis de regresión múltiple indica la dependencia de la riqueza específica de los carnívoros con la “diversidad de presas” y con el índice de “naturalidad” del medio, entre otras variables. La primera variable está relacionada con la hipótesis de la disponibilidad de alimento y la segunda con la actividad humana, que perjudica la diversidad de carnívoros.

Palabras clave: Andalucía, biogeografía, carnívoros, micromamíferos, riqueza específica.

ABSTRACT

Geographical trends of species richness of micromammals and Carnivores in Andalucía (Spain)

In this paper we analysed the geographical trends of species richness of micromammals (Insectivores and Rodents) and Carnivores in Andalucía (Spain). Starting from nine previously established hypotheses, we deduced some observable predictions about the relationship between the number of species and the environmental variables. We used a division of the territory in squares UTM 10x10 km. For micromammals the species diversity increases to the east and with the elevation. The hypothesis of predation, using the variable “number of predator species”, explains a higher proportion of the deviations with respect to the mean. Other variables, as “human density” or “land use”, improve this explanation. The two later variables are related to the hypothesis of human activity, which favours the micromammal diversity. The species richness of carnivores increases in the squares with higher altitudes. The multiple regression analysis shows the dependence of the species richness of carnivores on “prey diversity” and “naturalness” of the environment, among other variables. The former variable is related to the hypothesis of food availability, and the latter is related with the human activity, that jeopardizes the carnivore diversity.

Key words: Andalucía, biogeography, carnivores, micromammals, species richness.

INTRODUCCIÓN

La fauna de micromamíferos de Andalucía está constituida por 18 especies, siete pertenecen al Orden Insectivora (dos Erinaceidos, cuatro Sorícidos y un Tálpido) y once al Orden Rodentia (un Esciúrido, cuatro Arvicólidos, cinco Múridos y un Mióxido).

En el caso de los carnívoros, en esta región hay un solo orden que se encuentra representado por once especies repartidas entre las siguientes familias: cinco Mustélidos, un Vivérrido, un Herpéstido, dos Cánidos y dos Félidos.

La distribución conocida de estas especies ha sido cartografiada recientemente en el SinambA (Sistema de Información Ambiental de Andalucía), cuya base de datos puede servir de punto de partida para analizar el patrón de riqueza específica que los micromamíferos y carnívoros presentan en Andalucía.

Los biogeógrafos han mostrado interés en conocer los patrones geográficos de la riqueza específica, ya que las zonas ricas en especies pueden ser valiosas para conservar y las zonas pobres pueden corresponder a aquellas en las que las especies están sometidas a mayor presión ambiental. Entre la gran cantidad de factores que potencialmente influyen en la distribución de la riqueza específica, los procesos que más frecuentemente se han invocado son la severidad climática, la heterogeneidad del hábitat, la estabilidad climática y la competencia interespecífica.

En el presente trabajo se identifican las tendencias geográficas del número de especies de micromamíferos y carnívoros en Andalucía, y se pone a prueba nueve hipótesis para explicar los patrones geográficos de la diversidad específica de los dos grupos de mamíferos por medio de 23 variables ambientales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio incluida en el presente trabajo, Andalucía, se sitúa en el tercio meridional de la Península Ibérica y constituye el 17,3 % del territorio nacional, lo que supone una superficie de unos 87.192 km². Geográficamente, el límite norte, que separa Andalucía de la meseta, lo constituye la barrera montañosa de Sierra Morena, mientras que hacia la zona nororiental ésta desaparece y la división con la provincia de Murcia es sólo administrativa. Al sur la frontera la establecen el Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo, que se extiende también hacia la zona este. Finalmente, el límite occidental con Portugal está marcado por el curso fluvial del Río Guadiana.

Los caracteres generales del relieve andaluz se pueden describir *grosso modo* como dos alineaciones montañosas que encuadran entre ellas una depresión: el borde meridional de Sierra Morena al norte, las Cordilleras Béticas al sur y entre

ambas la depresión del valle del Guadalquivir. De esta forma están representadas en Andalucía diferentes unidades geológico-estructurales que le confieren una alta heterogeneidad espacial.

El clima mediterráneo es el que caracteriza a toda la región, aunque éste presenta variaciones debido a la influencia atlántica en la parte occidental, a la continentalización y a la presencia de las cadenas montañosas. De la combinación de estos factores se deriva un incremento de las precipitaciones en relación con la proximidad al Estrecho y con la altitud, así como inversiones térmicas y una variación en la dinámica atmosférica según la influencia sea del Mediterráneo o del Atlántico.

Parcelación del territorio

Para determinar los modelos de distribución de riqueza específica es necesaria una parcelación previa del territorio que se suele hacer mediante un sistema de trama o retículo superpuesto. Así, el espacio queda dividido en unidades geométricas definidas por una serie de líneas que constituyen un entramado. El sistema de coordenadas actualmente utilizado por la Sociedad Europea de Mamíferos es el basado en el retículo UTM (Beaufort 1991), que a su vez se basa en la Proyección UTM, (Transversa y Universal de Mercator) que fue adoptada oficialmente por España en 1970, a través del Instituto Geográfico y Catastral y el Servicio Geográfico del Ejército.

La principal ventaja que el retículo UTM presenta con respecto a otros sistemas de representación es su flexibilidad de escala, ya que, además de proporcionar cuadrículas que, en teoría, son de igual área en todas las latitudes del globo, los datos pueden ser transformados fácilmente a una cuadrícula de mayor tamaño, lo que permite la recogida de información a escalas pequeñas y la representación gráfica a una escala mayor. El principal inconveniente del retículo UTM es que el fraccionamiento del globo terrestre da lugar a la existencia de zonas de compensación muy molestas en algunas regiones, sobre todo cuanto más alejadas están del Ecuador. Este problema afecta en menor grado a la comunidad andaluza, si se compara con otras regiones de la Península.

El tamaño de la cuadrícula con la que se trabaja afecta a los resultados finales; una cuadrícula grande enmascara los modelos que actúan a una escala menor, y una pequeña conduce a errores debido a que muchas cuadrículas carecen de datos. Para determinar el tamaño óptimo de la cuadrícula a utilizar se usó el método de Phipps (1975). Según este autor se considera como tamaño óptimo aquel retículo que maximiza el número de emparejamiento de presencias en todas las cuadrículas.

En el área de estudio existen 912 cuadrículas UTM de 10x10 km, que se tomaron de los mapas del Servicio Geográfico del Ejército a escala 1:100.000. En las zo-

nas costeras o fronterizas se optó por eliminar las cuadrículas en las que el área válida fuera inferior a 1/3 del total.

La riqueza específica

Existen distintos índices para medir la diversidad, como el índice de Simpson o el índice de Shannon, entre otros. Sin embargo, los distintos índices de diversidad no son igualmente sensibles al cambio en el número de especies, a pesar de que es un fenómeno ampliamente constatado que determinadas regiones geográficas son más ricas en especies que otras. El índice más utilizado por los biogeógrafos para tratar este problema ha sido el número de especies presentes en cada muestra. Este índice sólo es afectado por el tamaño de la muestra, ya que, al aumentar la muestra se añaden más especies raras nuevas que especímenes de especies raras ya recolectadas. Por tanto, el tamaño de la muestra ha de ser proporcionado al taxón estudiado.

Brown (1988) ha destacado tres razones principales para elegir la riqueza de especies como índice de diversidad para la fauna actual en biogeografía:

- los datos de densidad de población, necesarios para calcular otros índices de diversidad, no están normalmente disponibles a escala geográfica.
- la distribución de las abundancias entre diferentes biotas tiende a ser bastante similar, estando compuesta de unas pocas especies comunes y muchas especies raras. La mayoría de los índices de diversidad dan valores estrechamente correlacionados con el número de especies.
- las especies raras normalmente son tan interesantes como las especies abundantes, especialmente dado que algunas especies raras resultan ser endémicas y aportan claves importantes para la historia biogeográfica de la zona.

Por consiguiente, a partir de los datos de distribución de los micromamíferos y carnívoros se ha calculado el número de especies presentes en cada una de las cuadrículas de U.T.M. 10x10 en las que se ha dividido el área de estudio, así como los valores de cada una de las variables ambientales y geográficas consideradas. Las cuadrículas de las que no se disponía de valores de todas las variables no fueron incluidas en los análisis. De esta forma, el número de cuadrículas finales se ha reducido a 340 para los micromamíferos y 432 para los carnívoros.

En la Tabla 1 se recoge el listado de variables geográficas, ambientales y humanas utilizadas en la presente investigación, así como su procedencia. Las tendencias geográficas de la riqueza específica se han analizado por medio de las variables: longitud geográfica (LO), distancia a la costa (DC), altitud mínima (Am), altitud máxima (AM) y altitud media (A), para cada una de las cuadrículas de U.T.M. 10x10 establecidas para Andalucía.

TABLA 1

Variables geográficas, ambientales y humanas calculadas en las cuadrículas UTM de 10x10 km

Geographical, environmental and human variables calculated for the squares UTM 10x10 km

VARIABLES	Código
Número de especies de carnívoros ⁽⁷⁾	Nc
Número de especies de micromamíferos ⁽⁷⁾	Nm
Longitud geográfica ⁽¹⁾	LO
Distancia a la costa ⁽¹⁾	DC
Altitud mínima ⁽¹⁾	Am
Altitud media ⁽¹⁾	A
Altitud máxima ⁽¹⁾	AM
Número de días de niebla ⁽²⁾	NNb
Número medio anual de días de precipitación ⁽²⁾	NPP
Gama de temperatura ⁽²⁾	GT
Gama de humedad relativa ⁽²⁾	GHR
Irregularidad pluviométrica ⁽³⁾	IP
Temperatura media anual ⁽²⁾	Tm
Humedad relativa de enero a las 7:00h. ⁽²⁾	HE
Humedad relativa de julio a las 7:00h. ⁽²⁾	HJ
Evapotranspiración real ⁽²⁾	ER
Duración media anual de la insolación ⁽²⁾	IN
Radiación solar global media anual ⁽²⁾	RS
Número de días de heladas ⁽²⁾	NH
Número de días de nieve ⁽²⁾	NN
Temperatura media del mes de julio ⁽²⁾	TJ
Temperatura media del mes de enero ⁽²⁾	TE
Gama de altitud ⁽¹⁾	GA
Número de series de vegetación ⁽⁵⁾	NV
Vegetación actual ⁽⁶⁾	VA
Número de pisos bioclimáticos ⁽⁵⁾	NP
Evapotranspiración potencial media anual ⁽²⁾	EP
Escorrentía ⁽⁴⁾	E
Precipitación media anual ⁽²⁾	Ppm
Precipitación máxima en 24 horas ⁽²⁾	PpM
Precipitación máxima relativa ⁽²⁾	PpR
Número de días de tormenta ⁽²⁾	NTr
Número de especies de presas ⁽⁷⁾	Npr
Número de especies de predadores ⁽⁷⁾	Np
Uso del suelo ⁽⁶⁾	US
Densidad humana ⁽⁶⁾	DH
Índice de intensificación agrícola ⁽⁶⁾	IT
Índice de mecanización ⁽⁶⁾	IM
Naturalidad ⁽⁶⁾	NT

Fuentes: ⁽¹⁾ Mapas a escala 1:200000 (Servicio Geográfico del Ejército 1980, 1981, 1982, 1985, 1986, 1988, 1989, 1990, 1991, 1992). ⁽²⁾ Mapas meteorológicos de Font (1983). ⁽³⁾ Montero de Burgos y González-Rebollar (1974). ⁽⁴⁾ Mapa Hidrológico Nacional (Instituto geológico y minero de España, 1979). ⁽⁵⁾ Rivas Martínez (1985). ⁽⁶⁾ Atlas básico de Andalucía (Pezzi et al., 1992). ⁽⁷⁾ Sinamba (Sistema de Información Ambiental de Andalucía)

Las causas de las tendencias geográficas de la riqueza de especies sólo pueden inferirse correctamente según un modelo hipotético-deductivo (Ball, 1975). En este modelo, a partir de las hipótesis ya emitidas sobre el tema, se deducen predicciones observables respecto a la relación que exhibirá el número de especies con determinadas variables ambientales. En un paso posterior se comprobará si los datos observados concuerdan con las relaciones predichas.

Cuando una relación establecida por una hipótesis no se observa, la hipótesis carece de poder predictivo y, por tanto, es considerada falsa para la zona estudiada. Si los datos concuerdan con las predicciones de varias hipótesis, aquella que posea mayor poder predictivo habrá de ser considerada la mejor hipótesis explicativa.

Las hipótesis explicativas

En el presente trabajo se han considerado las siguientes hipótesis:

1) Hipótesis de la estabilidad climática de Klopfer (1956). Las áreas con clima más estable permitirán la coexistencia de un mayor número de especies porque un ambiente climáticamente estable permite que exista un mayor número de nichos. Las variables asociadas a esta hipótesis son: número medio anual de días de niebla (NNb), número medio anual de días de precipitación (NPp), gama de temperatura (GT), gama de humedad relativa (GHR) e irregularidad pluviométrica (IP).

Predicciones: la relación entre el número de especies de micromamíferos y carnívoros y las variables consideradas ha de ser positiva en los dos primeros casos y negativa para la GT, GHR e IP.

2) Hipótesis de la heterogeneidad de hábitat (Pianka 1966). Cuanto más complejo y heterogéneo sea el medio físico habrá un mayor número de especies y las comunidades serán más diferentes y complejas.

Variables asociadas: gama de altitud (GA), número de series de vegetación (NV), vegetación actual (VA) y número de pisos bioclimáticos (PB).

Predicciones: las relaciones entre las variables asociadas y la riqueza específica han de ser positivas en todos los casos.

3) Hipótesis de la energía de Connell y Orias (1964). El número de especies está limitado por la disponibilidad de energía ambiental.

Variables asociadas: evapotranspiración potencial media anual (EP), temperatura media del mes de julio (TJ), radiación solar (RS), temperatura media anual (Tm) y duración media anual de la insolación (IN).

Predicciones: en todos los casos han de ser positivas las relaciones entre la riqueza específica y las variables asociadas.

4) Hipótesis de la productividad de Tilman (1982). En una gama de recursos que vaya desde extremadamente pobre hasta muy abundante, la riqueza específica será máxima en la zona intermedia del gradiente.

Variables asociadas: precipitación media anual (Ppm) y evapotranspiración real (ER).

Predicciones: la relación de la riqueza específica con las citadas variables ha de ser mediante una función convexa.

5) Hipótesis de los disturbios a escala intermedia de Connell (1978). Las perturbaciones de magnitud y frecuencia intermedia mantendrán los mayores niveles de diversidad, ya que no dejan pasar tiempo suficiente como para que tengan lugar exclusiones competitivas ni son de tal intensidad como para reducir la diversidad de especies.

Variables asociadas: precipitación máxima en 24 horas (PpM), precipitación máxima relativa (PpR) y número de días de tormenta (NTr).

Predicciones: la relación de la riqueza específica con las variables asociadas ha de ser mediante una función convexa.

6) Hipótesis de la favorabilidad-severidad climática (Richerson y Lum 1980). La riqueza específica se verá favorecida cuando las variables ambientales tengan valores próximos a los óptimos requeridos por la fisiología de las especies.

Variables asociadas: temperatura media anual (Tm), escorrentía (E), humedad relativa de enero a las 7:00h. (HE), humedad relativa de julio a las 7:00h. (HJ), evapotranspiración real (ER), duración media de la insolación (IN), radiación solar (RS), número de días de heladas (NH), número de días de nieve (NN), temperatura media del mes de julio (TJ) y temperatura media del mes de enero (TE).

Predicciones: la relación de la riqueza específica con las variables asociadas puede ser una relación positiva o negativa, e incluso estar relacionadas mediante una función convexa. La relación de la riqueza de especies con las variables referidas a la energía ha de ser negativa o mediante función convexa.

7) Hipótesis de la Predación (Paine 1966). La existencia de más predadores impide que una presa monopolice los principales recursos ambientales y, por tanto, permite la coexistencia de más especies presa.

Variable asociada: número de especies de predadores (Np).

Predicción: la relación de la variable con la riqueza de especies es positiva.

8) Hipótesis de la actividad humana. La transformación de los medios naturales afecta la riqueza específica del área, aumentándola cuando las especies son

antropófilas, y disminuyéndola para las especies de vida silvestre.

Variables asociadas: uso del suelo (US), densidad humana (DH), índice de intensificación agrícola (IT), índice de mecanización (IM), vegetación actual (VA) y naturalidad (NT).

Predicciones: para el caso de los micromamíferos las relaciones serán positivas en todos los casos excepto en NT que será negativa. Para la riqueza de especies de carnívoros la predicción es negativa en todos los casos, salvo con NT que es positiva.

9) Hipótesis de la disponibilidad de alimento. Las áreas con mayor diversidad de presas serán las áreas de mayor riqueza específica de carnívoros ya que supone la existencia de una mayor diversidad de recursos.

Variables asociadas: número de especies de presas (Npr).

Predicciones: La relación entre la variable y la riqueza específica de carnívoros ha de ser positiva.

Los métodos estadísticos

Para cada variable analizada se aplicó una prueba de normalidad por medio del test de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf 1981).

Las correlaciones entre el número de especies y las variables se realizaron por medio de una prueba no paramétrica, el coeficiente de correlación «tau» de Kendall (Siegel 1972); este análisis se realiza cuando el test de Kolmogorov-Smirnov señala evidencias en contra de la normalidad de las variables.

La correlación parcial de rango «tau» de Kendall $x-y.z$ (Siegel 1972) permite calcular la correlación entre la riqueza específica y otra variable cuando una tercera permanece constante (z). En este análisis se incluyeron sólo las variables que presentan una correlación significativa con la variable geográfica (x) que se está considerando y con la riqueza de especies (y). Si el coeficiente de correlación entre dos variables ($x-y$) se aproxima a cero o cambia de signo, cuando una tercera variable (z) permanece constante, esto indica, aunque no prueba, que la variable que permanece constante (z) es la causa común de la correlación entre las otras dos variables ($x-y$) (Sokal y Rohlf 1981). En cambio, si la correlación parcial sigue siendo significativa se interpreta que la variable que permanece constante no es la causa, o al menos no es la única causa, de la correlación entre las otras dos variables.

Para analizar la posible dependencia de la riqueza específica respecto a alguna combinación de varias variables ambientales se realizó un análisis de regresión múltiple por pasos del número de especies sobre dichas variables. Tal procedimiento consiste en seleccionar la combinación de variables que expliquen linealmente el mayor porcentaje posible de las desviaciones al cuadrado respecto a la media de la riqueza específica.

RESULTADOS

Según el método de Phipps (1975) los datos disponibles de distribución de mamíferos sobre cuadrículas de 10x10 km de lado han resultado ser mejores que sobre cuadrículas de 20x20 ó 50x50 km, ya que se maximiza el número de emparejamientos de presencias en todas las cuadrículas.

La prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov mostró evidencias en contra de la normalidad de las variables analizadas. Por lo tanto, las tendencias geográficas de la riqueza de especies de micromamíferos y carnívoros se analizaron con el coeficiente “tau” de Kendall.

TABLA 2

Valores significativos, y conforme a las hipótesis, del coeficiente de correlación «tau» de Kendall resultantes de comparar las variables ambientales con el número de especies de micromamíferos (Nm), por una parte, y con el número de carnívoros (Nc), por otra, en las cuadrículas U.T.M. de 10x10 km de Andalucía. *: $p < 0,01$, **: $p < 0,001$. Abreviaturas de las variables como en la Tabla 1

*Significant values, in accordance with the hypotheses, of the rank correlation coefficient “tau” of Kendall, resulting from comparing the environmental variables with the micromammal species number (Nm), on the first hand, and with the carnivore species number (Nc), on the other hand, in the squares UTM 10x10 km of Andalucía. * $p < 0,01$, ** $p < 0,001$. Variable abbreviations as in Table 1*

Variables	Nm	Nc
LO	-0,2050**	-0,0529
DC	-0,0430	-0,0246
Am	0,1372**	0,0875**
A	0,1571**	0,1225**
AM	0,1066*	0,1520**
NPp	-----	0,1531**
Tm	-0,1159*	-0,1452**
HE	-0,1313*	-----
IN	-----	-0,2065**
RS	0,1393*	0,0999**
NH	-----	0,1281**
TJ	-0,1709**	-0,2025**
GA	0,1511**	0,1670**
NV	0,1951**	0,1802**
VA	-----	0,1930**
NP	0,1456*	0,1512**
Ppm	-----	-0,1473**
PpM	-----	0,0208
PpR	-----	0,1793**
NTr	-----	0,1236**
Npr	-----	0,4550**
Np	0,3745**	-----
IT	-----	-0,1666**
NT	-----	0,2457**

La Tabla 2 recoge los valores significativos, y que concuerdan con alguna hipótesis, del coeficiente “tau” de Kendall, obtenidos al correlacionar la riqueza de especies de micromamíferos (Nm) y de carnívoros (Nc) con las diversas variables geográficas y ambientales consideradas.

Las correlaciones parciales de rango «tau» de Kendall entre las variables geográficas estadísticamente significativas, reseñadas en la Tabla 2, y los correspondientes valores de riqueza específica (Nm y Nc), se reflejan en la Tabla 3 para micromamíferos y en la Tabla 4 para carnívoros.

TABLA 3

Valores significativos del coeficiente de correlación parcial de rango de Kendall de la riqueza de especies de micromamíferos (Nm) con las variables geográficas cuando las variables ambientales reseñadas en la Tabla 2 permanecen constantes. Se resalta en negrita el valor más bajo de las correlaciones parciales. Abreviaturas como en la Tabla 1

Significant values of the partial rank correlation coefficient of Kendall of the micromammal species richness (Nm) with the geographic variables when the environmental variables described in Table 2 were made statistically constant. Bold numbers refer to the lowest value of each column. Variable abbreviations as in Table 1

Variable constante	Nm - LO	Nm - Am	Nm - A	Nm - AM
Np	-0,1643	0,0813	0,0985	0,0537
HE	-0,1779	0,1207	0,1329	
Tm	-0,1711	0,0754	0,1071	0,0246
RS	-0,1812	0,1188	0,1384	
TJ	-0,1707	0,0705	0,0866	0,0515
GA	-0,1582	0,0571	0,0655	0,0477
NP	-0,1614	0,0757	0,0928	0,0557
NV	-0,1753	0,0935	0,1042	0,0799

Para las especies de micromamíferos se ha encontrado dos tendencias geográficas (Tabla 2):

1) Un patrón longitudinal, en el que las cuadrículas más orientales presentan un mayor número de especies. La variable gama de altitud (GA), mayor en el este, es la que mejor explica este gradiente (Tabla 3). La hipótesis relacionada con esta variable es la de la heterogeneidad de hábitat.

2) Un patrón altitudinal, en el que las cuadrículas con mayores cotas de altitud presentan un mayor número de especies. Las variables GA y Tm son las que mejor explican este gradiente altitudinal (Tabla 3). Las hipótesis relacionadas con las mismas son la de la heterogeneidad de hábitat en el primer caso y la severidad climática para el segundo.

El análisis de regresión múltiple por pasos para las variables geográficas da lugar a la siguiente ecuación:

$$Nm = 8,733 - 0,013 LO$$

$$R^2 = 0,089 \quad F = 33,195 \quad p < 0.001$$

La combinación de variables ambientales que explica esta tendencia se obtiene a partir de la siguiente relación:

$$Nm = 1,523 + 0,606 Np + 0,275 NN - 1,135 NT + 0,007 DH + 0,474 NV - 0,030 Npp + 0,607 US$$

El análisis de regresión múltiple por pasos para las variables geográficas da lugar a la siguiente ecuación:

$$Nc = 2,649 + 0,0008 AM$$

$$R^2 = 0,056 \quad F = 25,47 \quad p < 0.001$$

Esto coincide en que la tendencia geográfica de Nc es altitudinal. La combinación de variables ambientales que explica la distribución del número de especies de carnívoros se obtiene a partir de la siguiente relación:

$$Nc = -1,625 + 0,312 Npr + 1,122 NT + 0,030 Npp + 0,002 ER + 0,033 Ghr - 0,067 NTr + 0,227 VA$$

$$R^2 = 0,441 \quad F = 47,716 \quad p < 0.001$$

TABLA 4

Valores significativos del coeficiente de correlación parcial de rango de Kendall de la riqueza de especies de carnívoros (Nc) con las variables geográficas cuando las variables ambientales reseñadas en la Tabla 2 permanecen constantes. Se resalta en negrita el valor más bajo de las correlaciones parciales. Abreviaturas como en la Tabla 1

Significant values of the partial rank correlation coefficient of Kendall of the carnivores species richness (Nc) with the geographic variables when the environmental variables described in Table 2 were made statistically constant. Bold numbers refer to the lowest value of each column.

Variable abbreviations as in Table 1

Variable constante	Nc - Am	Nc - A	Nc - AM
Npr	0,0750	0,0945	0,0527
Npp			0,0737
NTr	0,1111	0,1375	0,0792
IN	-0,0105	0,0343	0,0462
Tm	0,0169	0,0721	-0,0428
NH	0,0561	0,1023	-0,0063
RS	0,1054	0,1347	0,0753
Ppm		0,1422	
PpR	0,1344		0,1000
TJ	0,0441	0,0662	0,0266
GA	0,0286	0,0389	0,0209
NP	0,0581	0,0836	0,0365
NV	0,0837	0,1042	0,0654
IT	0,0980	0,1240	0,0717
VA	0,0982	0,1180	0,0736
NT	0,0751	0,0962	0,0635

Esto indica que el patrón altitudinal de la riqueza de carnívoros viene determinado por la combinación de las hipótesis de disponibilidad de alimento, actividad

humana y estabilidad climática, y en menor grado por la disponibilidad de energía, disturbios y heterogeneidad de hábitat (Tabla 6). La relación de Nc con GHr es contraria a lo predicho por la hipótesis de la estabilidad climática.

TABLA 5

Hipótesis y variables relacionadas que explican la riqueza de especies de micromamíferos, obtenidas del análisis de regresión múltiple por pasos. R²: cuadrado de las desviaciones con respecto a la media. Abreviaturas como en la Tabla 1

Hypotheses and related variables that explain the species richness of micromammals, obtained from stepwise multiple regression. R²: squares of the desviations with respect to the mean. Variable abbreviations as in Table 1

Hipótesis	R ²	Variables
Predación	17,92 %	Np
Actividad humana	5,65 %	NT
	4,00 %	DH
	1,01 %	US
	Total = 10,66 %	
Favorabilidad	3,88 %	NN
Heterogeneidad de hábitat	2,44 %	NV
?	1,67 %	NPp

TABLA 6

Hipótesis y variables relacionadas que explican la riqueza de especies de carnívoros, obtenidas del análisis de regresión múltiple por pasos. R²: cuadrado de las desviaciones con respecto a la media. Abreviaturas como en la Tabla 1

Hypotheses and related variables that explain the species richness of carnivores, obtained from stepwise multiple regression. R²: squares of the desviations with respect to the mean. Variable abbreviations as in Table 1

Hipótesis	R ²	Variables
Disponibilidad de alimento	28,8%	Npr
Actividad humana	9,1%	NT
Estabilidad climática	2,9%	NPp
Energía	0,9%	ER
Heterogeneidad de hábitat	0,9%	VA
Disturbios	0,8%	NTr
?	0,7%	GHr

DISCUSIÓN

El gradiente longitudinal, detectado para los micromamíferos (Tabla 2), consiste en un incremento del número de especies en la zona oriental. Para otros grupos de vertebrados, como es el caso de los anfibios en la cuenca sur (Real et al. 1993) y anuros y urodelos en la Península Ibérica (Real 1991), la mayor riqueza se presenta hacia las zonas occidentales. En una escala local como la cuenca sur es la hipótesis de los disturbios a escala intermedia la que explica el gradiente longitudinal de anfibios. A escala regional, como es la Península Ibérica, el gradiente longitudinal de anuros y urodelos no tiene una explicación ambiental, hasta el momento. En Andalucía, que supone una escala intermedia entre las dos anteriores, el gradiente longitudinal para los micromamíferos se explica por la heterogeneidad de hábitat, debido a que la zona oriental por presentar las mayores diferencias de altitud, presenta también una mayor diversidad ambiental (Tabla 3).

El gradiente altitudinal se presenta en los dos grupos de mamíferos estudiados, micromamíferos y carnívoros (Tabla 2). En ambos casos las cuadrículas de más altitud tienen mayor riqueza específica. Para los micromamíferos la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat y la severidad climática, explican este gradiente ambiental (Tabla 3). Palomo et al. (1994) encontraron que estas dos hipótesis explican también el gradiente altitudinal detectado para la riqueza específica de roedores en la Península Ibérica. Sin embargo, el gradiente altitudinal de la riqueza de especies de carnívoros solo está relacionado con la severidad climática (Tabla 4).

Como consecuencia de estos resultados podemos interpretar que en Andalucía micromamíferos y carnívoros responden a un patrón altitudinal similar pero por causas diferentes. Los micromamíferos están más relacionados con hábitat concretos, mientras que los carnívoros son menos específicos del hábitat y más dependientes de los factores climáticos.

Los análisis de regresión múltiple por pasos de las variables ambientales explican un porcentaje de varianza mayor que las anteriores tendencias geográficas (Tablas 5 y 6).

El patrón de riqueza de micromamíferos en Andalucía aparece relacionado principalmente con la hipótesis de la predación (Tabla 5). La diversidad de depredadores permite la coexistencia de más especies de micromamíferos puesto que impide que determinadas especies sean hegemónicas y desplacen a otras con similares requerimientos tróficos. A su vez el patrón de riqueza de los carnívoros en Andalucía está determinado principalmente por la disponibilidad de alimento (micromamíferos y lagomorfos). Así pues, la diversidad de micromamíferos y la de carnívoros se favorecen mutuamente en una especie de retroalimentación, en la

que la diversidad de alimento favorece la diversidad de carnívoros y la diversidad de predadores favorece la diversidad de micromamíferos.

Por otra parte, la actividad humana afecta de forma contraria a micromamíferos y a carnívoros. La mayoría de las especies de micromamíferos son antropófilas y por ello se ven favorecidas por la actividad humana. Sin embargo, la diversidad de carnívoros es mayor en las zonas más naturales (Tabla 6), así que la actividad humana les perjudica incluso aunque favorezca la disponibilidad de alimento.

REFERENCIAS

- BALL, I. R. (1975). Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- BEAUFORT, F. (1991). *Mammals of Europe. Status and repartition cartography*. Museum National D' Histoire Naturelle, SEM. Paris. 62 pp.
- BROWN, J. H. (1988). Species diversity. Pp: 57-89. En: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds). *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, Londres.
- CONNELL, H. J. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- CONNELL, H. J. y E. ORIAS (1964). The ecological regulation of species diversity. *Am. Nat.*, 98: 399-414.
- FONT, I. (1983). *Atlas climático de España*. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid.
- GÓMEZ, M^a L. (1987). *Apuntes de Geografía Física de Andalucía*. Ed. Universidad de Málaga. 142 pp.
- KLOPFER, P. H. (1956). Environmental determinants of faunal diversity. *Am. Nat.*, 93: 337-342.
- MONTERO DE BURGOS, J. L. y J. L. GONZÁLEZ-REBOLLAR (1974). *Diagramas bioclimáticos*. ICONA. Madrid.
- PAINE, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100: 65-75.
- PALOMO, L. J., J. M. VARGAS y M. P. JIMÉNEZ-GÓMEZ (1994). Distribution patterns in Iberian Peninsula Rodents. *Pol. ecol. Stud.* 20, 3-4: 497-502.
- PEZZI, M., M. E. COZAR, M. E. MARTÍN-VIVALDI, E. ARJONA y M. J. CON (1992). *Atlas básico de Andalucía*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- PIANKA, E. R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.*, 100: 33-46.
- PHIPPS J. G. (1975). Bestblock: optimizing grid size in biogeographic studies. *Can. J. Bot.*, 53: 1447-1452.
- REAL, R. (1991). *Modelos de distribución de los anfibios en las cuencas fluviales de europa a tres escalas geográficas*. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga.
- REAL, R., J. M. VARGAS y A. ANTÚNEZ (1993). Environmental influences on local amphibian diversity: the role of floods on river basins. *Biodiversity and Conservation* 2, 376-399.
- RICHERSON, P. J. y K. LUM (1980). Patterns of plants species diversity in California: relation to weather and topography. *Am. Nat.*, 116: 504-536.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. (1985). *Biogeografía y vegetación*. R. Acad. C. Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- SERVICIO GEOGRÁFICO DEL EJERCITO (1980, 1981, 1982, 1985, 1986, 1988, 1989, 1990, 1991, 1992). *Mapa militar de España, escala 1:200000*. S.G.E. Madrid.
- SIEGEL, S. (1972). *Estadística no paramétrica aplicada a la ciencia de la conducta*. Ed. Trillas. México D.F.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF (1981). *Biometry*. W.H. Freeman and Company. New York.
- TILMAN, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. Princeton.