



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

**TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA**

Ecología y abundancia poblacional del gato andino  
(*Leopardus jacobita*) y gato del pajonal (*L. colocolo*) en los  
altos Andes Argentinos

**por**

**JUAN I. REPPUCCI**

**2012**

**Bahía Blanca**

**Argentina**



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

**TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA**

Ecología y abundancia poblacional del gato andino (*Leopardus jacobita*) y gato del pajonal (*L. colocolo*) en los altos Andes Argentinos

**por**

**JUAN I. REPPUCCI**

**2012**

“Muchos hombres van de pesca toda su vida  
sin saber que no son peces lo  
que buscan...”

HENRY DAVID THOREAU

# Prefacio

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Grupo de Ecología Comportamental de Mamíferos, Laboratorio de Fisiología Animal, dependiente del Departamento de Biología Bioquímica y Farmacia, durante el período comprendido entre el cuatro de septiembre de 2007 y el 23 de febrero de 2012, bajo la dirección del Doctor Mauro Lucherini, investigador Independiente del CONICET.

Juan Reppucci

23 de febrero 2012

Departamento de Biología Bioquímica y Farmacia

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

## Agradecimientos

Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia por permitirme realizar esta tesis en las dependencias del mismo.

A Emma Cassanave directora del Grupo de Ecología Comportamental de Carnívoros por brindarme un lugar de trabajo y permitirme trabajar en su grupo.

A Mauro Lucherini por aceptar dirigir esta tesis.

A la Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) quien me otorgó las becas doctorales Tipo I y II, en el marco de las cuáles se desarrolló esta tesis.

A Wildlife Conservation Network, Conservation Leadership Programme y Patagonia por su apoyo económico al proyecto.

A la Secretaría de Gestión Ambiental de la Provincia de Jujuy por permitir el desarrollo del proyecto en la provincia. Y en especial a Ivana Guerra por su apoyo y interés en el proyecto.

A la comunidad de Loma Blanca, por su apoyo y su buena disponibilidad para realizar esta tesis en sus tierras.

A Pablo Perovic tanto por su constante apoyo logístico, como por compartir su gran conocimiento del área, pero más que nada por las charlas compartidas y por siempre generar ideas y ganas de hacer.

A Jim Nichols por aceptarme en PWRC, por su ayuda y darme la oportunidad de contactarme con un grupo de gente que no solo resalta por su genialidad sino por su generosidad y compañerismo. Entre ellos especialmente a Beth Gardner por brindarme su amistad, experiencia y conocimiento.

A todos aquellos que colaboraron con el trabajo de campo, pero particularmente a Cintia Tellaeché, Pablo Cuello, Estela Luengos Vidal, Nilce Enrietti, Marimé Narvaez, Martín Llanez, Lucía Palacio, Lucas Ortez, Verónica Arango y Beti Segura. También quiero agradecerles por tantos buenos momentos compartidos en el campo y en la vida.

Por último pero muy especialmente a Cintia Tellaeché, gracias por haberme acompañado y soportado, en gran parte del camino, por los kilómetros recorridos y la gran ayuda en todas las etapas relacionadas a esta tesis, como así las que no lo están.

## Resumen

El gato andino (*Leopardus jacobita*) y el gato del pajonal (*L. colocolo*) son dos especies de félidos de pequeño tamaño con una estrecha relación filogenética, por lo que comparten muchas características morfológicas y ecológicas. El gato andino se encuentra, a lo largo de toda su distribución en simpatria con el gato del pajonal, por lo que están sujetos a las mismas amenazas a su conservación, siendo categorizado a nivel internacional el primero como En Peligro y el segundo como Casi Amenazado. Ambas especies son muy poco conocidas, aunque en los últimos años la cantidad de estudios sobre ellas ha tenido un considerable incremento.

El presente trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento de las especies en estudio, aportando información ecológica básica, como abundancias poblacionales, dieta y patrones de uso del espacio y tiempo.

El área de estudio se localizó en la región Altoandina de la Provincia de Jujuy, siendo la principal metodología utilizada el trampeo fotográfico. Se realizaron once campañas en seis diferentes áreas, con un esfuerzo de muestreo total de 9665 noches trampa.

Se estimó que la densidad poblacional del gato del pajonal fue entre 11,15 y 6,42 (para estimaciones para el año 2006 y 2007 respectivamente) veces mayor que la del gato andino en el único área donde pudieron estimarse las abundancias de ambos, y podría suponerse que en las demás áreas la abundancia del gato andino fue aún menor.

Estos valores resultaron en comparación con otras especies de tamaños similares, más bajos para el gato andino y más altos para el gato del pajonal.

La dieta estuvo, en ambas especies, compuesta mayormente por mamíferos roedores.

La mayor frecuencia fue para *Phyllotis xanthopygus* y se destacó como importante para ambas especies el chinchillón (*Lagidium viscacha*) por su gran biomasa. Los

roedores *Abracoma cinerea* y *Octodontomys gliroides* para el gato andino y para el gato del pajonal *Galea musteloides* tuvieron relevancia por su biomasa y por ser los ítems que permitieron una cierta segregación del nicho trófico. La amplitud de nicho encontrada para el gato andino fue muy baja comparada con la del gato del pajonal y la superposición de nicho entre ambos félidos resultó muy alta.

Se estudiaron los patrones de actividad de ambos félidos, el zorro colorado y el chinchillón. Los tres carnívoros tuvieron mayor actividad en la primera mitad de la noche mientras que los chinchillones fueron mayormente activos en la segunda mitad de la noche y la mañana. El gato andino mostró unos patrones de actividad más erráticos, con picos adicionales al mediodía y amanecer. Los patrones de actividad fueron más parecidos entre los carnívoros que entre los mismos y sus potenciales presas, los chinchillones. No se encontró un efecto de la iluminación por parte de la luna en ninguna de las especies estudiadas.

En el análisis espacial de los patrones de actividad se encontró una fuerte asociación entre los félidos, no así entre los mismos y el zorro colorado. Al incluir el factor tiempo, en forma de días transcurrido entre capturas sucesivas en la misma trampa cámara, al análisis se encontró que los carnívoros no parecen evitarse en las áreas muestreadas por cada trampa cámara.

Ha sido propuesto que la convivencia entre especies similares es posible gracias a la segregación de las diferentes dimensiones de su nicho ecológico. Sin embargo, no se encontró una clara segregación en ninguno de los aspectos analizados en esta tesis. Esto, sumado a las similitudes morfo-ecológicas previamente conocidas, indica que los félidos en estudio tienen un gran potencial de competición. Más aún, se sugiere que la baja abundancia encontrada para el gato andino en comparación con la del gato del



pajonal, y quizás su fuerte especialización, podrían en parte ser explicadas por interacciones interespecíficas como la competencia.

La mayoría de la información recolectada en esta tesis apoya el delicado estado de conservación del gato andino, y a su vez representan un avance en la comprensión de la ecología de los félidos altoandinos y hacia su conservación efectiva. Estos resultados sugieren la necesidad tanto de realizar más estudios, teniendo en cuenta factores que afectan la dinámica poblacional así como metapoblacional, como de considerar las interacciones interespecíficas en el diseño de planes de conservación y manejo.

## Abstract

Andean and Pampas cat (*Leopardus jacobita* and *L. colocolo*) are two closely related small felids; because of that, they share a number of ecological and morphological characteristics. The Andean cat shares all its distribution with the Pampas cat and the same conservation threats in that area. The conservation status at international level is *Endangered* for the Andean cat and *Near Threatened* for Pampas cat. Both species are poorly known although in the last years the amount of studies focused on them increased considerably.

The present thesis aims to contribute to the knowledge of both species, providing basic ecological information, such as population abundance, feeding habits and patterns of use of space and time.

The study area was located in the High Andes, Jujuy Province. The main methodology was camera trapping. Eleven field campaigns were made in six different areas, and sampling effort totaled 9665 trap/nights.

The estimated population abundance was between 11.15 y 6.42 times greater for Pampas cats than Andean cats, based on estimations in the same area for two consecutive years. The estimated abundances were lower for the Andean cat and higher for the Pampas cat when compared with other, similar-sized felid species. Diet was represented in both species mostly by rodents. *Phyllotis xanthopygus* was the species with the highest frequency of occurrence. Mountain vizcachas (*Lagidium viscacia*) were also essential because of their great biomass. Additionally, *Abracomia cinerea* and *Octodontomys gliroides* for Andean cat and *Galea mustelodes* for Pampas cat, were important items because of their biomasses and relatively high frequencies and also because these rodents enabled a certain degree of niche segregation between

these two cats. The niche breadth for the Andean cat was very low compared with that of Pampas cat and a great dietary overlap was found.

The activity patterns were studied for both felid species, culpeo fox (*Lycalopex culpaeus*), and mountain viscachas. The carnivores had higher activity levels in the first half of the night whereas mountain vizcachas were more active during the second half of the night and in the morning hours. Andean cats showed more erratic activity patterns with peaks at midday and sunrise. Carnivore activity patterns were more similar to each other than to mountain viscachas. No effect of moonlight was found for any studied species. A strong association between felids was recorded in the spatial analysis of activity patterns, while the opposite occurred between each cat species and culpeo fox. Including time in this analysis, checking the time between consecutive captures in each location, we found that carnivore species did not avoid each other at the sampled sites.

It is been proposed that species coexistence can be made possible through segregation in at least, some dimensions of their ecological niches. However, no clear segregation was found in any of the niche dimensions analyzed in this thesis. Because of that and the previously known morpho-ecological similitudes between these felid species, we conclude that these species have a great potential for competition and that the high specialization and low population abundance found for the Andean cat can be partially explained by interspecific interactions such as competition.

## Tabla de Contenidos

Prefacio.....	i
Agradecimientos.....	ii
Resumen.....	iv
Abstract.....	vii
Tabla de Contenidos.....	ix
Capítulo uno. Introducción general.....	1
Introducción.....	2
Generalidades sobre carnívoros y félidos.....	2
Especies estudiadas.....	6
Área de estudio.....	14
Conservación de carnívoros altoandinos.....	16
Referencias.....	20
Capítulo dos. Metodología de trampeo fotográfico.....	25
Introducción.....	26
Método de muestreo.....	28
Campañas de muestreo mediante trampeo fotográfico.....	31
Referencias.....	45
Capítulo tres. Abundancia poblacional.....	47
Introducción.....	48
Método.....	53
Muestreo.....	53
Análisis de datos.....	55
Resultados.....	58
Discusión.....	60
Referencias.....	67
Capítulo cuatro. Hábitos alimenticios.....	72
Introducción:.....	73
Método:.....	75
Muestreo:.....	75
Procesado de muestras:.....	76
Análisis de los datos:.....	77

Resultados: .....	80
Discusión:.....	85
Referencias .....	89
Capítulo cinco. Patrones de uso del tiempo y espacio.....	92
Introducción .....	93
Método.....	96
Solapamiento temporal.....	96
Solapamiento espacial.....	99
Solapamiento espacio-temporal.....	99
Resultados .....	99
Patrones de actividad temporales .....	99
Patrones de actividad espaciales .....	104
Patrones de actividad espacio-temporales.....	104
Discusión.....	105
Referencias .....	111
Capítulo seis. Discusión general .....	115
Referencias .....	123

# Capítulo uno

## Introducción general

“Rocas y picos nevados en torno a mí,  
el cielo y grandes aves y ríos negros  
¿Dónde están las palabras  
para expresar tan vibrante esplendor?”

PETER MATTHIESSEN

## Introducción

El presente trabajo se centrará en estudio de algunos aspectos de la ecología poblacional, espacial y trófica de dos félidos en la región Altoandina en la Provincia de Jujuy, Argentina. Estos son el gato andino (*Leopardus jacobita*, Cabrera 1940) y el gato del pajonal (*Leopardus colocolo*, Molina 1782)<sup>1</sup>.

## Generalidades sobre carnívoros y félidos

Los félidos son miembros del Orden Carnívora y dentro de éste pertenecen a la familia Felidae. Este orden está compuesto por dos subórdenes, Caniformia y Feliformia.

Dentro del primer suborden se encuentran las familias Canidae, Ursidae, Otariidae, Odobenidae, Phocidae, Mustelidae, Mephitidae, Procyonidae y Ailuridae; en el suborden Feliformia se encuentran las familias Viverridae, Eupleridae, Nandiniidae, Herpestidae, Hyaenidae y Felidae (Wozencraft 2005).

Los carnívoros son mamíferos euterios, que muestran como característica distintiva el cuarto premolar superior y el primer molar inferior transformados en un par de piezas carniceras con función cortante, llamados molares secodontos (Redford y Eisenberg 1992; Fernández Salvador 1996).

Los félidos son una familia cuyos miembros tienen una gran cantidad de características similares, probablemente debido a que todas las especies actuales tienen un antepasado común relativamente reciente, 10,8 millones de años (Johnson, et al. 2006; Macdonald, et al. 2010a). Son considerados como “hipercarnívoros”, ya que dentro de los carnívoros son el grupo que requiere de mayor proporción de proteínas en su dieta para sobrevivir (Sunquist y Sunquist 2002). Una de las características más sobresalientes de los félidos es la presencia de garras protractiles

---

<sup>1</sup> Siguiendo para las dos especies la clasificación propuesta por Johnson et al. (2009)

(presentes en todas las especies a excepción del chita (*Acinonyx jubatus*), de forma altamente curvada y comprimida lateralmente, lo que le permite sostener y manipular a sus presas (Sunquist y Sunquist 2002; Macdonald, et al. 2010a).

Todas las especies presentan algún patrón de manchas en su pelaje al menos en algún momento de su vida, aunque la mayoría los conserva en la adultez (Kitchener, et al. 2010), estos patrones son considerados adaptaciones a la cacería ya que el alto grado de camuflaje permite a los félidos acercarse a las presas sin ser vistos ni por éstas; ni por depredadores, en el caso de los félidos más pequeños. Su cráneo comparado con otros carnívoros es más corto (Macdonald y Loveridge 2010) y tiene menor cantidad de dientes (28 o 30 comparado con 42 en Cánidos y Úrsidos, Sunquist y Sunquist 2002).

En cuanto a la visión tienen varias adaptaciones que le permiten ver mejor en condiciones de poca luz aunque sacrificando precisión. Tienen una visión periférica muy buena y son los mamíferos con mayor visión estereoscópica, lo que les permite una muy buena percepción de las distancias (Sunquist y Sunquist 2002; Kitchener, et al. 2010).

La audición está muy desarrollada; en general los félidos de mayor tamaño son más sensibles a frecuencias bajas y los pequeños a altas frecuencias, aunque se conocen excepciones a esta escala como el caso de *Felis margarita* (un félido pequeño con alta sensibilidad a bajas frecuencias); se cree que en este caso se trata de una adaptación a vivir en ambientes desérticos de muy baja humedad ambiental lo cual hace que los sonidos de alta frecuencia se atenúen pronto (Kitchener, et al. 2010).

El sentido del olfato está muy desarrollado, aunque no tanto como en los cánidos, y es considerado importante para la comunicación intraespecífica (Sunquist y Sunquist 2002; Kitchener, et al. 2010). La organización social solitaria típica de los félidos (ver



debajo) es considerada altamente dependiente de las señales odoríferas (Sunquist y Sunquist 2002; Kitchener, et al. 2010). La mayoría de los félidos, sobre todo los machos, dejan señales odoríferas para otros individuos en sitios de atención o en zonas particulares de su propia área de acción (Gorman y Trowbridge 1989; Sunquist y Sunquist 2002) (Kitchener, et al. 2010). Estas señales pueden ser orina, heces, saliva y/o secreciones de las glándulas anales, subcaudales, faciales o de las patas (Sunquist y Sunquist 2002; Kitchener, et al. 2010) y los métodos de marcado son, principalmente, rociado de orina, defecación, rasguños en el suelo u otras superficies (mayormente árboles), frotamiento contra objetos (generalmente asociado a las glándulas faciales en las mejillas). Las señales odoríferas pueden funcionar indicando: identidad, permitiendo al receptor reconocer el género y hasta el individuo al que pertenece el olor (Trowbridge 1983); información temporal de la presencia de otros individuos, estado reproductivo y estro; y son útiles en el comportamiento territorial, funcionando como advertencia de uso o dominancia social (Gorman y Trowbridge 1989; Sunquist y Sunquist 2002; Kitchener, et al. 2010).

Como se ha mencionado, los félidos son predominantemente cazadores solitarios y tienen un sistema social disperso (Kitchener, et al. 2010); como excepción pueden mencionarse al gato doméstico, *Felis catus* (Macdonald, et al. 1987) y el león, *Panthera leo* (Schaller 1972), aunque hay algunas evidencias de cierto comportamiento gregario en yagüareté, *Panthera onca* (Kasper, et al. 2009), tigre, *Panthera tigris* (p. ej. Sunquist 1981) y chita (Caro 1994).

Si bien la mayoría de los félidos son solitarios, se conoce que tienen ciertos arreglos espaciales determinados por su estructura social, los cuáles están regulados por estímulos visuales, auditivos y, más frecuentemente, olfativos.

La mayoría de los autores concuerdan en que la dispersión de los recursos alimenticios es uno de los factores más importantes que influyen la organización social en los mamíferos (Sunquist y Sunquist 2002; Atwood y Gese 2010). Para el caso particular de los carnívoros se han encontrado ciertas generalidades (Carr y Macdonald 1986; Sunquist y Sunquist 1989; Atwood y Gese 2010). Para las hembras el uso del espacio está influenciado principalmente por los recursos alimenticios y por lo tanto sus áreas de acción serían de uso exclusivo cuando los recursos principales son estables y homogéneamente distribuidos. En caso contrario pueden producirse diferentes grados de solapamiento espacial. En el caso de los machos, debido a que su éxito reproductivo está determinado fundamentalmente por el acceso a las hembras, las áreas de acción suelen ser de tamaño mayor a lo esperado según los requerimientos energéticos y son exclusivas con respecto a otros machos cuando las hembras están homogéneamente distribuidas. Teniendo en cuenta esto podría esperarse que, en términos generales, los machos tengan un área de acción de mayor tamaño que las hembras, y que ésta tenga poco o ningún solapamiento con las de otros machos mientras que se solape total o parcialmente con la de una o varias hembras (Sunquist y Sunquist 1989; Cavalcanti y Gese 2009). Los movimientos de los individuos dentro de sus respectivas áreas de acción suelen ser dependientes, es decir, que diferentes individuos o se repelen o se mueven juntos (Macdonald, et al. 2010b). Se espera que los animales que están atravesando un área de acción ajena en general eviten a sus congéneres utilizando hábitats subóptimos (Macdonald, et al. 2010b).

Sin embargo, más allá de estas generalidades, es difícil identificar a un determinado sistema social como típico de los felinos (Sunquist y Sunquist 2002; Macdonald, et al. 2010b). Adicionalmente, las estructuras sociales cambian con el tiempo,

geográficamente y según las circunstancias ecológicas. Como consecuencia los félidos son considerados animales con plasticidad social/territorial (Cavalcanti y Gese 2009; Macdonald, et al. 2010b).

### **Especies estudiadas**

La presente tesis está enfocada en el estudio algunos aspectos de la ecología poblacional, espacial y trófica de dos especies de félidos, el gato andino (*Leopardus jacobita*) y el gato del pajonal (*L. colocolo*); otras especies simpátricas serán estudiadas con fines comparativos y de análisis de interacciones ecológicas. Los estudios de los aspectos ecológicos de los carnívoros altoandinos son escasos, y en general llevados a cabo a una escala geográfica muy grande (p. ej. Walker, et al. 2007; Lucherini, et al. 2008; Napolitano, et al. 2008; Lucherini, et al. 2009). Estos trabajos proveyeron importante información, hasta ese momento inexistente, acerca de los carnívoros altoandinos, pero, al estar abarcando grandes áreas y hábitats con muy diferentes características ecológicas, podrían estar enmascarándose efectos locales y sobre todo la comparación entre especies pierde poder si el número de muestras no está balanceado entre las diferentes áreas y por especie.

A continuación y a modo de introducción se describirá brevemente las especies estudiadas, recopilando los aspectos ecológicos documentados hasta el momento.

#### ***Leopardus jacobita* (Cornalia 1865)**

Al igual que los demás félidos su clasificación taxonómica ha sido motivo de varios estudios y revisiones. Descrito por Cornalia bajo el género *Felis*, más tarde Cabrera (1940) lo incluye en el género monoespecífico *Oreailurus*, basándose en particularidades del cráneo de la especie, más específicamente la cámara anterior de

la bulla timpánica, que es igual o bastante mayor que la cámara posterior, lo que lo diferencia de los demás félidos pequeños (Yensen y Seymour 2000). Más tarde sobre la base de evidencia molecular fue clasificado dentro del género *Leopardus* junto con los demás pequeños félidos sudamericanos (Johnson, et al. 1999), siendo en la actualidad el criterio de clasificación más ampliamente utilizado.

El gato andino es un félido de pequeño tamaño (Figura 1-1); si bien no se cuenta con muchos datos de medidas y pesos, se estima que su peso es de alrededor de 4-5 kg (García-Perea y Hamilton 2002; Villalba, et al. 2004; Macdonald, et al. 2010a y que tiene un largo total de alrededor de 140 cm correspondiendo un 65 a 75% a la cola (Yensen y Seymour 2000). Tiene un color general gris ceniciento con manchas bastante indefinidas en el cuerpo de color pardo que tienden a ser alargadas verticalmente (Yensen y Seymour 2000). En la cola tiene entre seis y nueve anillos anchos (~ 40mm) y en las patas presenta bandas incompletas (Yensen y Seymour 2000; García-Perea y Hamilton 2002); tanto las manchas de las patas y la cola tienden a ser más oscuras y definidas que las del resto del cuerpo.

Es considerado uno de los félidos más amenazados y menos conocidos del mundo (Nowell y Jackson 1996; Brodie 2009); está categorizado a nivel internacional por UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) como *En Peligro* (Acosta, et al. 2009) y con la mayor prioridad de conservación y, a nivel nacional, como *Vulnerable* por Díaz y Ojeda (2000). Su distribución no se conoce con precisión pero se cree que en Argentina está restringida a la región Altoandina (Figura 1-2) y una porción de la estepa patagónica (Villalba, et al. 2004; Novaro, et al. 2010). Esta incertidumbre en la distribución de la especie ocurre en los demás países donde se lo ha determinado su presencia (Chile, Bolivia y Perú). Hasta donde se sabe en la actualidad el límite norte de su distribución se encuentra en el centro de Perú

(Cossíos, et al. 2007). Es importante mencionar que aparentemente esta especie comparte su hábitat a lo largo de toda su distribución con el gato del pajonal (*Leopardus colocolo*).



Figura 1-1 Foto tomada por trampa cámara de un espécimen de gato andino, *Leopardus jacobita*

Las características bioclimáticas de los puntos donde fue relevada y demostrada exitosamente la presencia de la especie fue modelada y mapeada (Marino, et al. 2011). Este estudio constituye una importante base para realizar un estudio de distribución de la especie.

Cossíos et al (en prensa), encontraron que la diversidad genética de la especies a lo largo de toda su distribución es extremadamente baja; similares resultados fueron encontrados para Chile (Napolitano, et al. 2008).

## Ecología

Como se mencionó anteriormente, los estudios acerca de la ecología de los carnívoros altoandinos, aunque han aumentado en los últimos años, continúan siendo escasos. Esto es particularmente destacable para el caso del gato andino, ya que en general en todos los trabajos es la especie con la que menos datos se cuenta (Marino, et al. 2010). Se lo considera menos abundante que el gato del pajonal (p. ej. Perovic, et al. 2003; Lucherini, et al. 2008). La mayoría de los autores coincide en que su hábitat preferencial son los roquedales (Lucherini, et al. 1999; Villalba, et al. 2004; Napolitano, et al. 2008).

En cuanto a la dieta, si bien hay cierta variación en la bibliografía (la cual será discutida posteriormente), se encontró que el gato andino se alimenta principalmente de roedores, fundamentalmente vizcachas y phyllotinos; en menor medida se encontraron aves, insectos y otros mamíferos en su dieta (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008).

Ambos autores que describieron su dieta (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008) encontraron amplitudes de nicho bajas y una alta superposición con otros carnívoros simpátricos.

La biología reproductiva es bastante incierta, según reconoce Villalba et al (2004), quien menciona que los apareamientos podría ocurrir entre julio y agosto y en función de esto las crías serían paridas entre septiembre y noviembre.

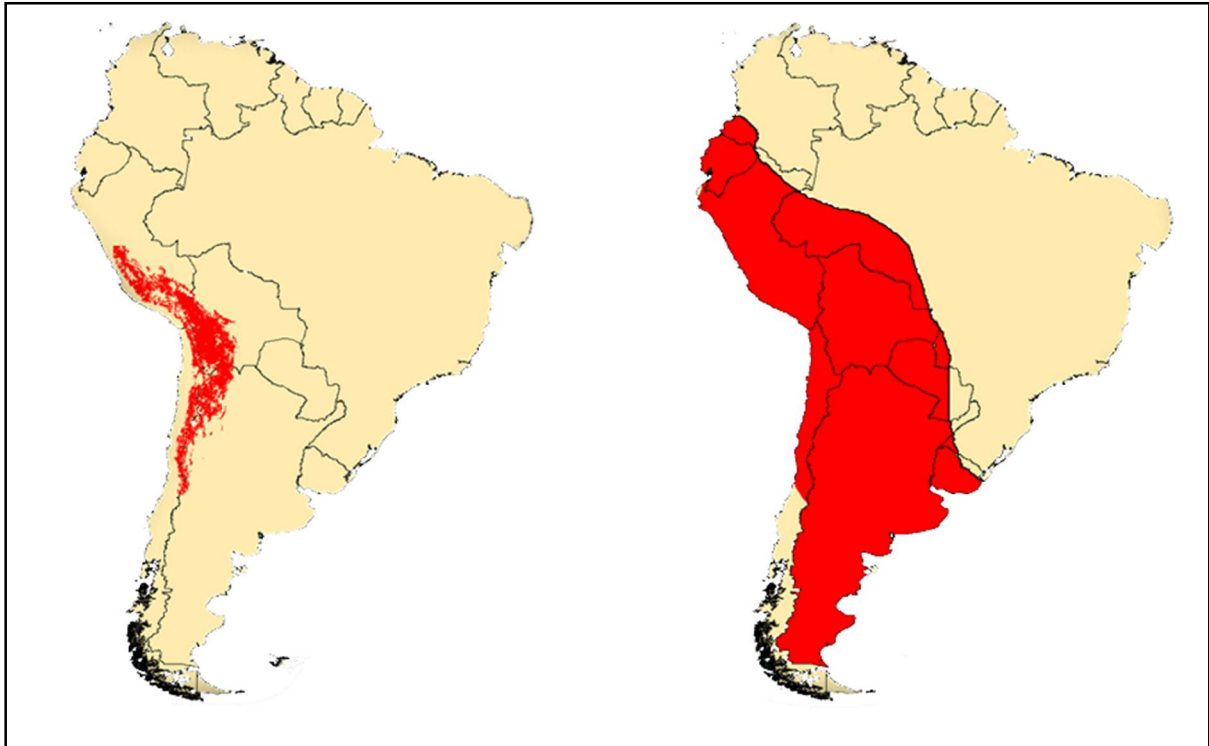


Figura 1-2 Rangos de distribución de *L. jacobita*, (izquierda) y *L. colocolo* (derecha).

### ***Leopardus colocolo* (Molina 1782)**

Su taxonomía ha sido, y es, motivo de debate, dado que presenta un gran dimorfismo. Ha sido propuesto, basándose en caracteres morfológicos, que se trata de tres especies diferentes (García-Perea 1994; Wozencraft 2005); posteriormente análisis genéticos no mostraron evidencias suficientes para reconocer más de una especie (Johnson, et al. 1999). En la actualidad, aunque la mayoría de los autores engloba a todo el grupo en una única especie (*Leopardus colocolo*), hay aún quienes lo consideran un grupo conformado por varias especies (p. ej. Chebez, et al. 2008).

Es un felido de pequeño tamaño (Figura 1-3). Tiene un peso aproximado de 4 kg, los largos totales reportados se encuentran entre 774 y 917 cm, correspondiendo aproximadamente un 50% a la cola (García-Perea y Hamilton 2002; Sunquist y Sunquist 2002; Macdonald, et al. 2010a).



Figura 1-3 Foto tomada por trampa cámara de un espécimen de gato del pajonal, *Leopardus colocolo*

Comparte algunas características morfológicas con el gato andino, con quien es frecuentemente confundido (García-Perea y Hamilton 2002; Villalba, et al. 2004). La coloración de su pelaje es muy variable a lo largo de su distribución, desde blanco amarillento, distintas tonalidades de grises y, en algunas áreas (como en los Andes), puede presentar o menos manchas de color café-anaranjado. En las patas delanteras suele presentar anillos de color pardo oscuro a negro. En la parte dorsal mediana tiene una franja de pelos de mayor longitud denominada cresta (García-Perea 1994; García-Perea y Hamilton 2002; Iriarte 2008).

A pesar de su amplia distribución, los estudios sobre la biología de la especie también son muy escasos (Brodie 2009) y se han realizado casi exclusivamente en cautiverio, orientados mayormente a los aspectos reproductivos (Eaton 1984; Redford y Eisenberg 1992). Presenta una amplia distribución en Sudamérica (Figura 1-2), abarcando toda la región continental de Argentina, Uruguay, sur y centro de Brasil, Bolivia, Perú, sur



de Ecuador y centro y norte de Chile (García-Perea 1994; Nowell y Jackson 1996). La morfología es uno de los aspectos más estudiados de esta especie (García-Perea 1994). Ha sido categorizado por la UICN como *Casi Amenazado* (Pereira, et al. 2008) y como *Vulnerable* en Argentina por Díaz y Ojeda (2000).

### Ecología

El gato de los pajonales está generalmente asociado a hábitat abiertos, mayormente pastizales y arbustales (Silveira 1995; Sunquist y Sunquist 2002), aunque puede ocurrir en hábitat muy diferentes como las Yungas o los Altos Andes (García-Perea 1994). Para la región Altoandina, Napolitano (2008) concluyó, basándose en localizaciones de heces, que pasa más tiempo en ambientes abiertos que en los roquedales. Por otro lado Lucherini et al. (2008) encontraron una relación positiva entre los roquedales y los pequeños félidos altoandinos.

La dieta, según lo hallado hasta el momento, consta de las mismas especies que las encontradas para el gato andino (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008), aunque Walker et al. (2007) encontró una gran predominancia de roedores fosoriales (*Ctenomys* spp) y Sunquist y Sunquist (2002) mencionan que depreda especialmente en pequeños roedores de la familia Cavidae y aves de la orden Tynamiformes.

Al igual que para el gato andino, se encontraron amplitudes de nicho trófico bajas y una alta superposición con otros carnívoros simpátricos (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008).

### **Otras especies estudiadas**

El zorro colorado (*Lycalopex culpaeus*, Molina 1782) es un cánido generalista de amplia distribución, pesa alrededor de 7-9 kg (aunque puede alcanzar los 14 kg), y

mide en total aproximadamente 140 cm, correspondiendo un 40% a la cola. Tiene un color rojizo en la cabeza y flancos, y gris blanquecino en espalda y hombros. Posee una mancha oscura en la punta de la cola y en la parte dorsal y basal de la misma (Novaro 1997; Iriarte 2008).

Es considerado un competidor de las especies en estudio y su presencia podría estar influyendo fuertemente en las poblaciones de éstos félidos (Lucherini y Luengos Vidal 2003; Villalba, et al. 2004).

Otros carnívoros presentes en la zona son el hurón menor (*Galictis cuja*, Molina 1782), el zorrino común (*Conepatus chinga*, Molina 1782) y el puma (*Puma concolor*, Linneo 1771). Éstos podrían ser potenciales competidores de las especies en estudio, pero dado que no fueron detectados muy frecuentemente con los métodos de muestreo utilizados se consideró que, o bien sus abundancias poblacionales son muy bajas por lo que el efecto de la competencia sería, presumiblemente, poco importante o bien los métodos utilizados no serían los más adecuados para detectar estas especies. Por esto, datos acerca de estas especies se incluirán solo de manera anecdótica en la presente tesis.

Entre las presas de los carnívoros altoandinos (particularmente para los félidos y cánidos) puede destacarse, por su tamaño y abundancia, el chinchillón o vizcacha (*Lagidium viscacia*, Molina 1782). Adicionalmente esta especie ha sido reportada como un ítem importante en la dieta de los félidos altoandinos (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008; Tellaeche 2010). El chinchillón un roedor de gran tamaño con un largo total de entre 67 a 83 cm y un peso de 750 a 2000 gr. Viven en afloramientos rocosos con disponibilidad de grietas y pequeñas cuevas, de los cuales no suelen alejarse (Walker, et al. 2000). Consumen una amplia variedad de plantas pero presentan preferencia por las gramíneas (Galende, et al. 1998).

## Área de estudio

La toma de datos se realizó en la zona centro-oeste de la Provincia de Jujuy (22° 30”S 66° 30”O), a una altitud de entre los 3500 y 4700 metros sobre el nivel del mar (msnm), aunque pueden encontrarse en el área picos de entre 5500-6000 msnm.

El área de estudio está compuesta por un mosaico de cerros, volcanes, salares y mesetas. Amplias planicies se alternan con cerros de origen volcánico que contienen roquedales de importantes dimensiones con gran cantidad de cañadones y acantilados (Cajal 1998).

La región se encuentra dentro de las provincias fitogeográficas Altoandina y Puneña y está caracterizada por la presencia de vegetación poco densa con predominancia de gramíneas xerófilas, arbustos y hierbas rastreras dispuestas en cojín (Cabrera 1976).

En general las plantas suelen ser espinosas y resinosas con hojas coriáceas, pequeñas o reducidas a escamas (Cajal 1998). En las planicies pueden encontrarse arbustales poco densos de hasta 1,5 m de altura, principalmente formados por tolas (*Prastrephia* spp y *Fabiana* spp). El estrato herbáceo está formado principalmente por gramíneas de los géneros *Stipa* y *Festuca*. Otras especies características son las solanáceas del género *Lycium*, leguminosas, como *Adesmia* spp, compuestas, como *Senecio* spp, entre muchas otras (Cabrera 1976; Cajal 1998). En las zonas rocosas pueden encontrarse las características plantas en forma de cojín del género *Azorella* y también plantas el género *Polylepis*, especies arbóreas que en general solo alcanzan porte arbustivo en la zona (Cajal 1998; Villalba, et al. 2004).

Las vegas (o bofedales) son formaciones típicas de la zona, que se encuentran generalmente en fondos o laderas de valles y consisten en zonas húmedas con una muy alta cobertura vegetal (principalmente *Oxychloe* spp y *Carex* spp) cercana al

100%; puede haber en su interior un pequeño curso de agua y suelen estar rodeadas por un cinturón no muy ancho de pastizales (Cabrera 1976; Cajal 1998).

A estas latitudes la vegetación se extiende hasta una altitud de aproximadamente 5000 msnm.

Dada la gran altitud de área, ésta recibe una alta radiación solar. Como resultado hay una gran variación de la temperatura. Esta variación térmica es mayor a lo largo del día que a lo largo del año. Las heladas son casi diarias en invierno y comunes el resto del año. La temperatura puede variar entre los 35°C durante el día y los -10°C en la noche, aunque en algunos casos puede descender a menos de -20°C (Cajal 1998).

El clima es muy seco, las precipitaciones son en general inferiores a los 200 mm anuales y están casi totalmente concentradas en verano (Cajal 1998), en general entre fines de diciembre y mediados de febrero.

Vientos fuertes pueden ocurrir todo el año pero son más frecuentes en primavera. La velocidad media es de 20 a 30 km/h, pudiendo alcanzar los 200 km/h (Cajal 1998b).

Además de las especies de carnívoros mencionadas pueden encontrarse en las grandes planicies grupos de vicuñas (*Vicugna vicugna*, Molina 1782) y suris (*Pterocnemia pennata*, Gray 1871). También ocurre en la región una variedad de mamíferos pequeños (*Phyllotis* sp, *Abracoma* sp, *Akodon* sp, *Thyllamys* sp, *Octodontomys* sp, *Galea* sp, *Andinomys* sp y *Calomys* sp entre otros). Puede encontrarse una importante diversidad de aves, tanto acuáticas como terrestres, entre las que se destacan tres especies de flamencos (*Phoenicopterus* spp) y varias especies de tinámidos, entre varias otras (Cajal 1998; Narosky y Yzurieta 2006).

La herpetofauna se encuentra pobremente representada en cuanto a los anfibios (cuatro especies registradas), aunque pueden encontrarse un gran número de reptiles

especialmente del género *Liolaemus*, el cual presenta una elevada especiación en la Puna y Altos Andes (Ceï 1993; Vaira y Cajal 1998).

Cabe destacar que la proporción de especies endémicas presentes en todos los grupos animales y vegetales es muy importante (Cajal, et al. 1998).

El área es utilizada para la ganadería extensiva con rotación utilizándose en general las zonas altas en los meses más fríos y las más bajas en los más cálidos y húmedos.

La carga es en general de moderada a baja y constituida principalmente por camélidos (llamas) y en menor medida cabras, siendo muy raro el ganado ovino. También pueden encontrarse burros, que son utilizados para transporte de cargas y se mantienen un bajo número.

#### **Conservación de carnívoros altoandinos**

En los últimos siglos la extinción de diferentes especies ha sido acelerada por la acción del hombre (p. ej. Kerr y Currie 1995; Lande 1998). La destrucción y fragmentación de hábitat es ampliamente reconocida como uno de los más serios aspectos de los cambios generados por el hombre (Saunders, et al. 1991) y en la actualidad está asociada a la expansión de las actividades humanas (Cardillo, et al. 2004).

Debido a la fragmentación de hábitat, muchas especies no tienen poblaciones viables conectadas y en algunos casos no pueden adaptarse lo suficientemente rápido a los cambios antropogénicos en sus hábitats (Cardillo, et al. 2004, Harmsen 2006, Kerr y Currie 1995; Lande 1998).

La conservación de los carnívoros es importante no solo desde el punto de vista de los mismos *per se*, sino que, dado que estas especies se encuentran en la cima de la pirámide alimentaria, se las considera como muy importantes en el mantenimiento de la biodiversidad y la estabilidad e integridad de las comunidades de las que forman parte (Crooks y Soule 1999; Terborgh, et al. 1999; Logan y Swenar 2001). A pesar de

sus bajas densidades, los carnívoros tienen grandes efectos en las comunidades y pueden limitar las poblaciones de las distintas especies presa, teniendo en muchos casos un importante rol en la estructuración de las comunidades (Gasaway, et al. 1992; Power, et al. 1996). Además los carnívoros son un importante factor en la evolución de sus presas, seleccionando características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento (Logan y Sweanor 2001).

En análisis globales del estado de conservación de mamíferos, los carnívoros se encuentran entre los más amenazados (Karanth y Chellam 2009). Frecuentemente esto se debe a que los carnívoros particularmente sensibles a cambios en su hábitat debido a sus grandes requerimientos espaciales (Crooks 2002; Cardillo, et al. 2004) y adicionalmente, por su condición de depredadores, entran a menudo en conflicto con actividades humanas, lo que conlleva a represalias sobre los mismos (Logan y Sweanor 2001; Inskip y Zimmermann 2009).

Frecuentemente en la biología de conservación de carnívoros se encuentra que no están disponibles los datos para crear un plan efectivo de conservación y manejo. Esto es debido principalmente a la naturaleza críptica de estas especies y/o a sus bajas abundancias poblacionales (Steneck 2005; Harmsen 2006; Karanth y Chellam 2009). Primack (2001) realizó una recopilación de características de especies que las hace especialmente vulnerables a la extinción antropogénica; estas son: distribuciones geográficas muy restringidas; poblaciones pequeñas; tamaño poblacional en decremento; baja densidad poblacional; gran tamaño corporal que implica la necesidad de áreas extensas para sobrevivir; falta de dispersión efectiva; presencia de migraciones estacionales; escasa variabilidad genética; requerimientos especializados de nicho; asociación con ecosistemas antiguos; distribuciones geográficas agregadas; evolución en aislamiento; estar sujetas a caza o cosecha por parte del hombre.

Los carnívoros altoandinos, y en especial los gatos andino y del pajonal, podrían ser situados en algunas de las categorías mencionadas, pero también la información sobre varios de estos puntos no está disponible, por lo que cabe destacar la importancia de continuar los estudios en estas especies, más allá de la presente tesis.

La Alianza Gato Andino (AGA 2011) identificó las principales amenazas para el gato andino, las cuales pueden hacerse extensivas al gato del pajonal (al menos donde están en simpatria), y en menor medida a los demás carnívoros altoandinos. Estas son, en orden de importancia:

- Pérdida de hábitat, principalmente causada por minería y extracción de agua;
- Degradación de hábitat, causada mayormente por prácticas inapropiadas de ganadería, agricultura, turismo no regulado, minería, extracción de hidrocarburos y uso no regulado de fuentes de agua;
- Caza oportunista-paliativa, mayormente provocadas por conflictos con el ganado, falta de conocimiento o captura incidental;
- Caza tradicional, para la utilización de las pieles o animales taxidermizados en rituales religiosos;
- Reducción de poblaciones de presas, por caza no regulada y presencia de perros;
- Enfermedades introducidas, por perros y gatos domésticos que adicionalmente funcionan como reservorios y/o vectores;
- Hibridación, con especies filogenéticamente relacionadas.

Adicionalmente se ha destacado la importancia del estudio de los carnívoros altoandinos en simpatria con un enfoque basado en las interacciones interespecíficas, dado que ha sido propuesto que la competencia intragremial sea un factor determinante del estado de conservación del gato andino ya que, por ser éste y el gato

del pajonal dos especies filogenéticamente cercanas (Johnson, et al. 2006) y morfológicamente similares, el potencial de competencia podría ser muy alto (Lucherini y Luengos Vidal 2003; Walker, et al. 2007; Lucherini, et al. 2008).

El presente trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento de las especies en estudio, aportando de esta manera a la efectiva toma de decisiones de manejo y conservación. Se espera proveer información ecológica básica, como abundancias, dieta y patrones de uso del espacio y tiempo.

A lo largo de los capítulos se tratará, donde fuera posible, de utilizar un enfoque comparativo, analizando las posibles interacciones interespecíficas, ya sea entre las especies foco de estudio, así como con los demás carnívoros altoandinos.

Esta tesis es parte de un proyecto de investigación desarrollada por el Grupo de Ecología Comportamental de Mamíferos (GECM), que comenzó en el año 1999, enfocado en la investigación y conservación del gato andino y demás carnívoros altoandinos. Asimismo el proyecto y sus integrantes forman parte de la Alianza Gato Andino (AGA) una organización internacional que nuclea a las personas que se encuentran desarrollando actividades de conservación e investigación relacionadas con el gato andino en todo su rango de distribución conocido.



## Referencias

- Acosta, G., D. Cossíos, M. Lucherini y L. Villalba. 2009. *Leopardus jacobita*. In: IUCN 2008. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org. Downloaded on 10 July 2012.
- AGA. 2011. Plan estratégico para la conservación del gato andino. 2011-2016. La Paz, Bolivia.
- Atwood, T. C. y E. M. Gese. 2010. Importance of resource selection and social behavior to partitioning of hostile space by sympatric canids. *Journal of Mammalogy* **91**:490-499.
- Brodie, J. F. 2009. Is research effort allocated efficiently for conservation? Felidae as a global case study. *Biodiversity and Conservation* **18**:2927-2939.
- Cabrera, A. 1940. Notas sobre carnívoros sudamericanos. *Notas del Museo de La Plata (Zoología)* **5**:1-22.
- Cabrera, A. L. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Acmé, Buenos Aires.
- Cajal, J. L. 1998. Las unidades morfoestructurales, el clima, la vegetación y las poblaciones humanas en la Puna y cordillera frontal. pp. 9-24 en J. L. Cajal, J. J. García Fernández y R. Tecchi, editores. *Bases para la conservación y anejo de la Puna y Cordillera Frontal de Argentina*. El rol de las reservas de biosfera. FUCEMA, UNESCO.
- Cajal, J. L., J. García Fernández y R. Tecchi. 1998. *Bases para la conservación y manejo de la Puna y la Cordillera Frontal de Argentina*. El rol de las reservas de biósfera. FUCEMA, UNESCO.
- 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 carnivores. *PLoS Biology* **2**:e197.
- Caro, T. 1994. *Cheetahs of the Serengeti Plains: Group living in an asocial species*. University of Chicago Press, Chicago, IL. USA.
- Carr, G. M. y D. W. Macdonald. 1986. The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour* **34**:1540-1549.
- Cavalcanti, S. M. C. y E. M. Gese. 2009. Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera Onca*) in the Southern Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy* **90**:935-945.
- Cei, J. M. 1993. *Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas*. Museo regionale di scienze naturali, Torino, Italia.
- Chebez, J. C., N. A. Nigro, G. A. Solís y A. T. Strumia. 2008. Confirmación de la presencia del gato del pantanal *Lynchailurus braccatus* (Cope, 1889) en la Argentina. *Notulas Faunísticas* **19**:1-11.
- Cossíos, E. D., A. Madrid, J. L. Condori y U. Fajardo. 2007. An update on the distribution of Andean cat *Oreailurus jacobita* and pampas cat *Lynchailurus colocolo* in Peru. *Endangered Species Research* **3**:313 - 320.

- Crooks, K. R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* **16**:488-502.
- Crooks, K. R. y M. E. Soule. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* **400**:563-566.
- Díaz, G. B. y R. A. Ojeda. 2000. Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos.
- Eaton, R. L. 1984. Survey of smaller felid breeding. *Zoologischen Garten* **54**:101-120.
- Fernández Salvador, R. 1996. Definición de las familias del orden *Carnivora*. pp. 17-44 en R. García-Perea, R. Baquero, R. Fernández Salvador y J. Gisbert, editores. Carnívoros: Evolución, ecología y conservación. MNCN, SECEM, Madrid, España.
- Galende, G. I., D. Grigera y J. von Thüngen. 1998. Composición de la dieta del chinchillón (*Lagidium viscacia*, Chinchillidae) en el noroeste de la Patagonia. *Mastozoología Neotropical* **5**:123-128.
- García-Perea, R. 1994. The Pampas cat group (genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora, Felidae) : a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates* **3096**:1-35.
- García-Perea, R. y M. J. Hamilton. 2002. Andean mountain cat, *Oreailurus jacobita*: Morphological description and comparison with other felines from the altiplano. *Journal of Mammalogy* **83**:110-124.
- Gasaway, W. C., R. D. Boertje, D. V. Grandgard, K. G. Kellyhouse y R. O. Stephenson. 1992. The role of predation in limiting moose at low densities in Alaska and Yukon and implications for conservation. *Wildlife Monographs* **120**:1-59.
- Gorman, M. L. y B. J. Trowbridge. 1989. The role of odor in the social lives of carnivores. pp. 57-88 en J. L. Gittleman, editor. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, Ithaca.
- Harmsen, B. J. 2006. The use of camera traps for estimating abundance and studying the ecology of jaguars (*Panthera onca*). PhD Thesis. University of Southampton, Southampton, UK.
- Inskip, C. y A. Zimmermann. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx* **43**:18-34.
- Iriarte, A. 2008. Mamíferos de Chile. Lynx Ediciones. Barcelona, España.
- Johnson, W. E., E. Eizirik, J. Pecon-Slattey, W. J. Murphy, A. Antunes, E. Teeling y S. J. O'Brien. 2006. The Late Miocene radiation of modern Felidae: A genetic assessment. *Science* **311**:73 - 77.
- Johnson, W. E., J. P. Slattey, E. Eizirik, J. H. Kim, M. M. Raymond, C. Bonacic, R. Cambre, P. Crawshaw, A. Nunes y H. N. Seuanez. 1999. Disparate phylogeographic patterns of

- molecular genetic variation in four closely related South American small cat species. *Molecular Ecology* **8**:S79 - S94.
- Karanth, U. K. y R. Chellam. 2009. Carnivore conservation at the crossroads. *Oryx* **43**:1-2.
- Kasper, C. B., M. Da Fontoura-Rodriguez, G. N. Cavalcanti, T. De Freitas, F. Rodrigues, T. Gomez De Oliveira y E. Eizirik. 2009. Recent advances in the knowledge of Molina's hog-nosed skunk *Conepatus chinga* and striped hog-nosed skunk *C. semistriatus* in South America. *Small Carnivore Conservation* **41**:25-28.
- Kerr, J. T. y D. J. Currie. 1995. Effects of human activity on global extinction risk. *Conservation Biology* **9**:1528-1538.
- Kitchener, A. C., B. Van Valkenburgh y N. Yamaguchi. 2010. Felid form and function. pp. 83-106 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Lande, R. 1998. Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Researches on Population Ecology* **40**:259-269.
- Logan, K. A. y L. L. Swenar. 2001. Desert puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore. Island Pr.
- Lucherini, M. y E. Luengos Vidal. 2003. Intraguild competition as a potential factor affecting the conservation of two endangered cats in Argentina. *Endangered Species Update* **20**:211-220.
- Lucherini, M., E. Luengos Vidal y M. J. Merino. 2008. How rare is the rare Andean cat? *Mammalia* **72**:95-101.
- Lucherini, M., J. I. Reppucci, R. S. Walker, M. L. Villalba, A. Wursten, G. Gallardo, A. Iriarte, R. Villalobos y P. Perovic. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* **90**:1404-1409.
- Lucherini, M., D. Sana y D. Birochio. 1999. The Andean mountain cat (*Oreailurus jacobita*) and the other wild carnivores in the proposed Anconquiya National Park, Argentina. *Società zoologica "La Torbiera"*, Italy.
- Macdonald, D., P. J. Apps, G. M. Carr y G. Kerby. 1987. Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats, *Felis catus*. *Advances in Ethology* **28**:1-64.
- Macdonald, D. y A. Loveridge. 2010. *The biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press.
- Macdonald, D. W., A. J. Loveridge y K. Nowell. 2010a. *Dramatis personae: an introduction to the wild felids*. pp. 3-59 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Macdonald, D. W., A. Mosser y J. L. Gittleman. 2010b. *Felid society*. p. 762 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

- Marino, J., M. Bennett, D. Cossios, A. Iriarte, M. Lucherini, P. Plissock, C. Sillero Zubiri, L. Villalba y S. Walker. 2011. Bioclimatic constraints to Andean cat distribution: a modelling application for rare species. *Diversity and Distributions* **17**:311-322.
- Marino, J., M. Lucherini, M. L. Villalba, M. Bennet, D. Cossios, A. Iriarte, P. Perovic y C. Sillero Zubiri. 2010. Highland cats: ecology and conservation of the rare and elusive Andean cat. pp. 581-592 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Napolitano, C., M. Bennett, W. E. Johnson, S. J. O'Brien, P. A. Marquet, I. Barria, E. Poulin y A. Iriarte. 2008. Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology* **17**:678-690.
- Narosky, T. y D. Yzurieta. 2006. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Vazquez Mazzini Editores. Buenos Aires.
- Novaro, A., S. Walker, R. Palacios, M. Monteverde, S. Cañadell, L. Rivas y D. Cossios. 2010. Endangered Andean cat distribution beyond the Andes in Patagonia. *Cat News* **53**:8-10.
- Novaro, A. J. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. *Mammalian Species* **558**:1-8.
- Nowell, K. y P. Jackson. 1996. *Wild cats: A status survey and conservation action plan*. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). Gland, Switzerland.
- Pereira, J., M. Lucherini, T. de Oliveira, E. Eizirik, G. Acosta y R. Leite Pitman. 2008. *Leopardus colocolo*. In: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Downloaded on 10 July 2012.
- Perovic, P. G., S. R. Walker y A. J. Novaro. 2003. New records of the endangered Andean mountain cat in northern Argentina. *Oryx* **37**:374-377.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. Menge, A., W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco y R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience* **40**:609-620.
- Primack, R., R. Rozzi, P. Feisinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Redford, K. H. y J. F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics, Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. . The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**:18-32.
- Schaller, G. B. 1972. *The Serengeti lion: A study of predator-prey relations*. University of Chicago Press, Chicago, IL.

- Silveira, L. 1995. Notes on the distribution and natural history of the Pampas cat, *Felis colocolo*, in Brazil. *Mammalia* **59**:284 - 288.
- Steneck, R. S. 2005. An ecological context for the role of large carnivores in conserving biodiversity. pp. 9-33 *en* J. C. Ray, K. H. Redford, R. S. Steneck y J. Berger, editores. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Island Press, Washington, USA.
- Sunquist, M. E. 1981. The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. *Smithsonian Contributions to Zoology* **336**.
- Sunquist, M. E. y F. Sunquist. 2002. Wild cats of the world. University of Chicago Press. Chicago, IL.
- Sunquist, M. E. y F. C. Sunquist. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. pp. 283-301 *en* J. L. Gittleman, editor. Carnivore behavior, ecology, and evolution Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Tellaeche, C. G. 2010. Análisis de hábitos alimenticios de dos especies de felinos simpátricos (*Leopardus jacobita* y *Leopardus colocolo*) Tesis de Grado. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Terborgh, J., J. A. Estes, K. Ralls, D. Boyde-Heger, B. J. Miller y R. F. Noss. 1999. The role of the top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. *en* M. E. Soule y J. Terborgh, editores. Continental Conservation: Scientific Foundations of Regional Reserve Networks. Island Press, Washington DC.
- Trowbridge, B. J. 1983. Olfactory communication in the European otter (*Lutra lutra*). Ph.D. Theses. University of Aberdeen.
- Vaira, M. y J. L. Cajal. 1998. Herpetofauna. pp. 9-24 *en* J. L. Cajal, J. J. García Fernández y R. Tecchi, editores. Bases para la conservación y anejo de la Puna y Cordillera Frontal de Argentina. El rol de las reservas de biosfera. FUCEMA, UNESCO.
- Villalba, L., M. Lucherini, S. R. Walker, D. Cossíos, A. Iriarte, J. Sanderson, G. Gallardo, F. Alfaro, C. Napolitano y C. Sillero-Zubiri. 2004. El gato andino. Plan de acción para su conservación. Alianza Gato Andino, La Paz, Bolivia.
- Walker, R. S., G. Ackermann, J. Schachter-Broide, V. Pancotto y A. J. Novaro. 2000. Habitat use by mountain vizcachas (*Lagidium viscacia* Molina, 1782) in the Patagonian steppe. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Saugetierkunde* **65**:293-300.
- Walker, S. R., A. J. Novaro, P. G. Perovic, R. Palacios, E. Donadio, M. Lucherini, M. Pía y M. S. López. 2007. Diets of three species of Andean carnivores in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy* **88**:519-525.
- Wozencraft, W. C. 2005. Order Carnivora. pp. 532 - 628 *en* D. E. Wilson y D. M. Reader, editores. Mammalian species of the world, 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Yensen, E. y K. L. Seymour. 2000. *Oreailurus jacobita*. *Mammalian Species* **664**:1-6.

# Capítulo dos

## Metodología de trampeo fotográfico

“Una Fotografía no se toma,  
se hace”

ANSEL ADAMS

## Introducción

Dado que el trampeo fotográfico será la técnica de muestreo fundamental en esta tesis, se dedicará el presente capítulo a su descripción general y particular de cada muestreo; posteriormente en cada capítulo se recapitularán los aspectos importantes y se desarrollarán las cuestiones específicas relacionadas con el correspondiente capítulo.

Una trampa cámara es un dispositivo conformado por una cámara fotográfica y un sistema que la acciona (provocando el disparo) ante la presencia de un animal. La cámara puede ser analógica (la cual almacena las fotografías en película fotográfica) o digital (almacena las fotografías en una tarjeta de memoria), y puede estar integrada a la trampa cámara o ser una cámara normal de mano adaptada para este fin. Existen diferentes sistemas de accionamiento de la cámara, entre ellos pueden distinguirse dos grupos, mecánico y óptico. El mecánico es físicamente accionado por el animal, por ejemplo provocando el disparo al retirar un cebo colocado frente a la trampa cámara o mediante la presión ejercida al pisar una plataforma conectada a un interruptor. Otro tipo de sistema de disparo es el óptico que consta de un sensor. Los sistemas de sensores pueden ser activos o pasivos; en los primeros hay un emisor de un rayo infrarrojo y un receptor, cuando el animal pasa interrumpe el rayo y este no es detectado por el receptor y se provoca la toma fotográfica. Los sensores pasivos, que son en la actualidad los más utilizados, detectan el calor en forma de radiación infrarroja de los animales que pasan frente al sensor, provocando así el disparo. Si bien cada tipo de sensor tiene sus ventajas y desventajas, para la realización de esta tesis se utilizaron exclusivamente trampas cámara con sensor pasivo infrarrojo, ya que es el más común entre los modelos de trampas cámara comerciales.

Aunque tal vez el trampeo fotográfico para algunos parezca una técnica relativamente nueva, las trampas cámaras han sido utilizadas desde hace mucho tiempo. La primera foto de un animal tomada por una trampa cámara fue en el año 1877, y se trató de una fotografía de un caballo corriendo; la cámara fue activada mediante un cable (Cutler y Swann 1999). Pero no fue hasta 130 años después, en la década del 50, que se comenzó a ver su utilización en la literatura científica. En un principio los modelos utilizados eran diseñados por los investigadores o sus colaboradores y los sistemas de disparo eran mecánicos. Otro mecanismo muy utilizado fueron (y son) los disparos automáticos periódicos (se toma una fotografía cada un intervalo de tiempo determinado).

En principio las trampas cámaras fueron utilizadas mayormente para responder preguntas relacionadas con depredación de nidos, ecología trófica y de nidificación (Cutler y Swann 1999), aunque en la actualidad los temas abordados utilizando esta metodología están más relacionados con detección de especies, patrones de actividad y ecología poblacional (Kucera y Barrett 2011).

En los últimos 20 años las trampas cámara se volvieron más económicas y fáciles de conseguir, por lo que se convirtieron en una herramienta importante en biología de la conservación y ecología. Esto se ve acompañado por el hecho que su utilización en las publicaciones científicas ha tenido en la última década un incremento anual del 50% (Rowcliffe y Carbone 2008).

Este aumento se ve reflejado de manera importante en la bibliografía relacionada con grandes félidos (p.ej. Karanth y Nichols 1998; Maffei, et al. 2004; Soisalo y Cavalcanti 2006; Wang y Macdonald 2009), mientras que los félidos medianos han recibido menor atención (p.ej. Di Bitetti, et al. 2006; Haines, et al. 2006; Maffei y Noss 2007), y



la literatura referida a pequeños félidos es escasa (Cuéllar, et al. 2006; Pereira, et al. 2010; Can, et al. 2011).

Probablemente una de las razones por la que este incremento se ha dado principalmente en el estudio de félidos es la presencia de distintivos patrones de pelaje (rayas, rosetas, puntos, etc.) que se observan en la mayoría de estas especies, lo que permite la identificación de individuos de manera no intrusiva. A su vez esto facilita la tarea de muestreo y evita la manipulación de individuos, la cual podría afectar su conducta y/o supervivencia (Murray y Fuller 2000).

### **Método de muestreo**

Se utilizaron varios modelos comerciales de trampas cámara, analógicas y digitales: entre las primeras podemos mencionar Camtrakker (aproximadamente el 80% del total de las trampas cámara analógicas usadas), Stealth Cam, Trail Master y Trapa Camara; y entre las digitales, Reconyx (aproximadamente el 60 % de las trampas cámara digitales), Moultrie, Cuddeback y Scout Guard.

Para el muestreo, se procedió a la instalación de estaciones de muestro, que consistieron en una o dos trampas cámara (estaciones de muestreo simples y dobles respectivamente); en el último caso se colocó una a cada lado de la trayectoria esperada que tomaría el animal. La instalación en cada estación de muestreo de dos trampas cámara nos permitió obtener fotografías de ambos lados de los animales, y de esta forma identificar a nivel de individuo por medio de la observación y comparación del patrón de manchas, el cual es característico de cada individuo y es asimétrico, es decir, diferente en cada flanco del animal.

Cada estación de muestreo se colocó tratando de maximizar la probabilidad de captura (Karanth y Nichols 1998; Karanth y Nichols 2002; Jackson, et al. 2005); para

esto se eligieron sitios donde se encontraron evidencias de presencia de carnívoros, como por ejemplo heces o huellas.

Cada trampa cámara se colocó a una altura de entre 10 y 30 cm del suelo, lo que permitió obtener fotografías a la altura de los animales en estudio. Se fijaron al suelo mediante estacas o fueron atadas a rocas dependiendo de las características del sitio. En los casos en que las estaciones de muestreo constaron de dos trampas cámara se trató de colocarlas formando un ángulo de entre 45 y 60 grados entre la dirección a la que apunta la cámara y la trayectoria esperada del animal, para que el flash de una trampa cámara no interfiriera en la otra (Figura 2-1). Se trató de que la distancia entre la trayectoria esperada del animal y la trampa cámara fuera al menos de 1,5-2 m (Figura 2-1).

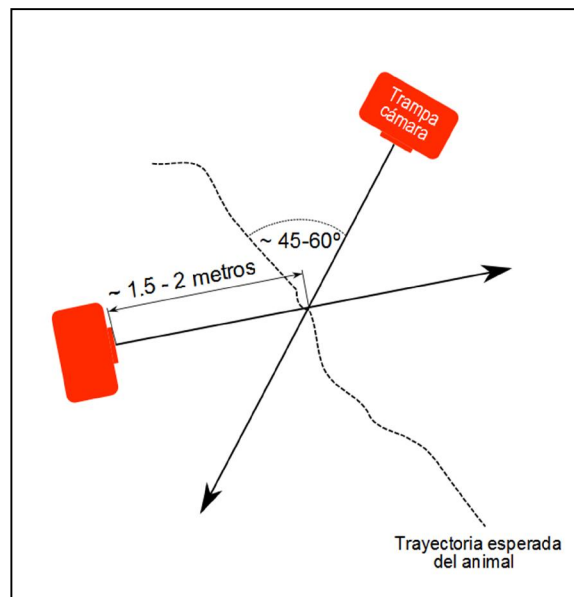


Figura 2-1 Esquema de estación de muestreo formada por dos trampas cámara.

Si bien estas fueron las condiciones de instalación ideales, en algunos casos no pudieron cumplirse dada la topografía del sitio. El mayor problema encontrado fue la distancia de la trampa cámara al animal que en algunos casos fue menor al ideal

obteniéndose fotografías parciales y/o fuera de foco (aunque fue posible identificar individuos en la mayoría de los casos).

Las estaciones de muestreo que constaron de trampas cámara analógicas fueron controladas con una frecuencia cercana a la semanal (rango: 3-10 días), dependiendo del modelo de trampa cámara. Esta alta frecuencia de controles fue necesaria dada la corta duración de las baterías y la cantidad de fotos sin aparente activación por un animal, causadas probablemente por el calentamiento de las rocas a causa del intenso sol, y el gran número de fotografías de especies más abundantes que los carnívoros, como aves, vizcachas y otros roedores. En cada visita se cambió, de ser necesario, baterías y película y se comprobó el funcionamiento de la trampa cámara. Las estaciones de muestreo con trampas cámara digitales pudieron ser controladas menos frecuentemente (rango: 15-45 días) dado su menor consumo de baterías y la mayor capacidad de almacenamiento de fotografías (aunque la mayor sensibilidad de éstas da como resultado muchas fotografías sin animales o con animales pequeños).

Si bien se espera que las estaciones de muestreo tomen datos continuos, en algunas ocasiones las trampas cámara agotaron las pilas, la película o sufrieron algún malfuncionamiento. Cuando se detectó un malfuncionamiento en una estación de muestreo, ésta se consideró inactiva durante el periodo incluido entre la última foto tomada y el momento en que se reparó o reemplazó la trampa cámara. Esta información se tuvo en cuenta al medir el esfuerzo de muestreo, el cual fue calculado como la suma del número de noches que estuvo activa cada estación de muestreo (noches trampa).

En algunas ocasiones las posiciones de las estaciones fueron cambiadas para maximizar las probabilidades de captura (Karanth y Nichols 2002; Jackson, et al. 2005); estos movimientos serán detallados más adelante en este capítulo.

## **Campañas de muestreo mediante trampeo fotográfico**

Entre febrero de 2005 y noviembre de 2011 se realizaron once campañas donde se utilizó como técnica principal el trampeo fotográfico (Figura 2-2). El esfuerzo total de muestreo fue de 9665 noches trampa, en cada campaña el esfuerzo varió en la manera en que se detalla a continuación.

A continuación se describirán las características generales de cada área y en la Tabla 2-1 pueden encontrarse los detalles relacionados al muestreo en cada una de ellas.

Para cada período y sitio de muestreo se calculó el área del polígono convexo formado por las posiciones de las estaciones de muestreo más externas (polígono de EM, de ahora en adelante); este dato debe ser interpretado en conjunto con el mapa de las posiciones de las estaciones de muestreo ya que el tamaño del área del polígono es muy sensible a las posiciones relativas de las estaciones de muestreo. Un gran cambio en el área del polígono podría significar un pequeño cambio en el área de muestreo; por ejemplo si se tienen tres cámaras equidistantes alineadas el área sería cero, si éstas están a la misma distancia formando un triángulo equilátero el área aumentará mucho sin cambiar número de estaciones de muestreo ni las distancias entre ellas. Se eligió esta medida dada la imposibilidad de calcular el área de muestreo cubierta por cada estación de muestreo de manera objetiva, y porque, si se usa en conjunto con el mapa y su escala, es útil para la interpretación del arreglo espacial de las estaciones de muestreo. Por otro lado este dato es frecuentemente proporcionado por diferentes autores en estudios similares (p. ej. Trolle y Kéry 2003; Soisalo y Cavalcanti 2006).

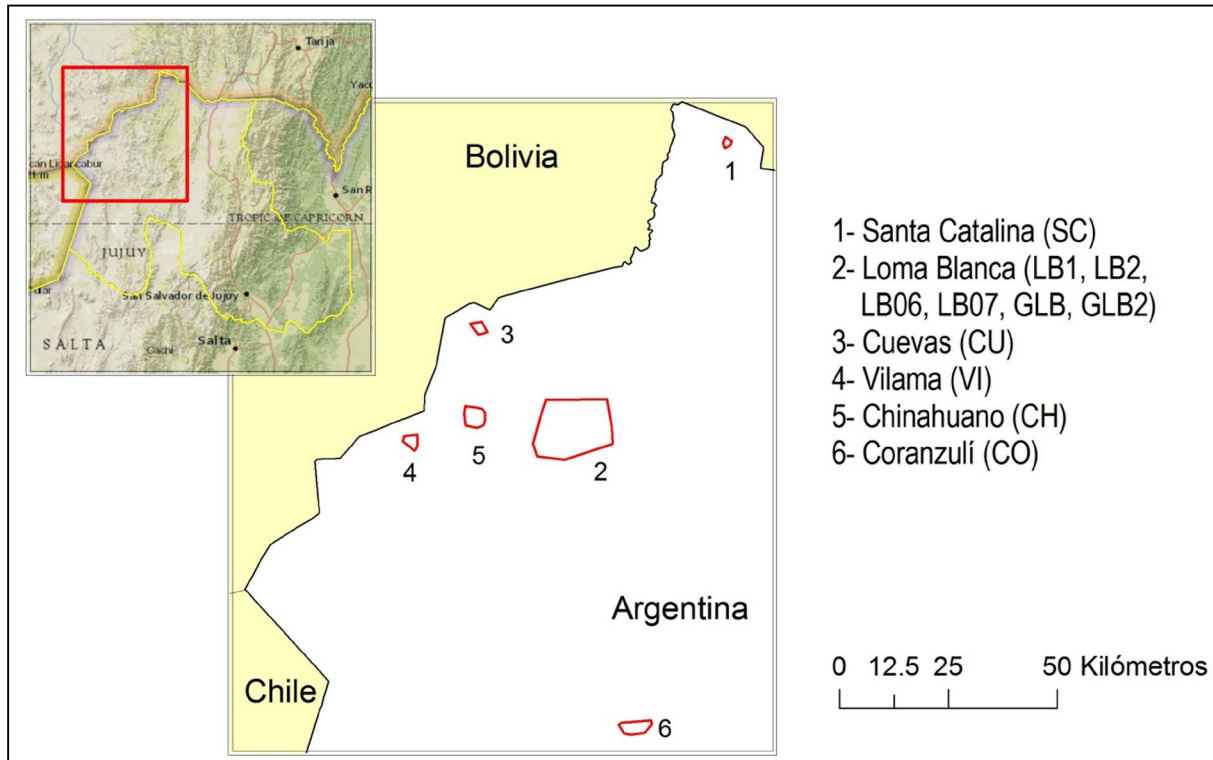
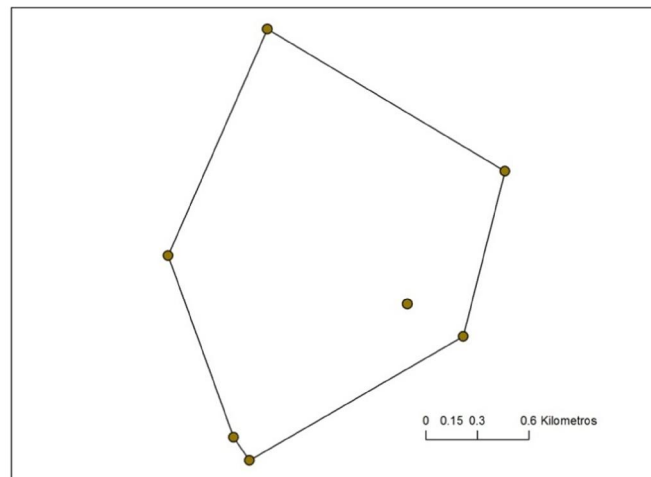


Figura 2-2 Detalle del norte de la Provincia de Jujuy, mostrando las posiciones de las áreas de muestreo. Los polígonos engloban las estaciones de muestreo, para el caso del área Loma Blanca el polígono mostrado es el del año 2011. Los acrónimos que figuran entre paréntesis corresponden a los diferentes períodos de muestreo en cada área y están explicados más adelante en el texto.

La variación observada en los métodos de muestreo en los diferentes años dependió principalmente de cuestiones logísticas como la cantidad de trampas cámara disponibles o de la presencia de información base (generada en muestreos anteriores). Los mayores cambios en la configuración del muestreo dependieron de la pregunta ecológica que se buscaba responder; por ejemplo, cuando fue necesario identificar individuos para estimar abundancia se colocaron estaciones de muestreo dobles y cuando solo se necesitó detectar la presencia de la especie se utilizaron estaciones de muestreo simples. Estos detalles serán explicados más adelante en los capítulos específicos que intentarán arrojar luz a cada pregunta ecológicas formulada.

### **Santa Catalina, 2005 (SC)**

En el mes de febrero de 2005, cerca de la localidad de Santa Catalina (Figura 2-2), se realizó el primer muestreo. El área está ubicada al norte de la Provincia de Jujuy ( $21^{\circ}51''$  S,  $66^{\circ}07''$ O) y posee una altura media aproximada de 4150 metros sobre el nivel del mar (msnm). Se muestreó en un área formada por un valle principal y varios valles secundarios que convergen en el primero, alternándose parches de topografía muy abrupta formada por plegamientos verticales y áreas llanas de pendiente variable (Figura 2-14). Se instalaron siete estaciones de muestreo simples (Figura 2-3).



**Figura 2-3 Posiciones de las estaciones de muestreo en SC.**

### **Loma Blanca, 2005 (LB1 y LB2)**

El área de muestreo está ubicada cerca de la localidad de Loma Blanca ( $22^{\circ}31''$ S,  $66^{\circ}31''$ O), (Figura 2-2), con una altura media aproximada de 4400 msnm. Posee una topografía muy abrupta con numerosos acantilados y afloramientos rocosos de origen volcánico (ignimbritas), también pueden encontrarse en menor medida algunas zonas de suave topografía (Figura 2-15).

Se realizaron dos campañas cortas, una comenzando a fines de septiembre y la segunda a fines noviembre. En la primera (LB1) se colocaron nueve estaciones de

muestreo (Figura 2-4) y en el segundo periodo de muestreo (LB2) se colocaron tres estaciones de muestreo simples (Figura 2-5).

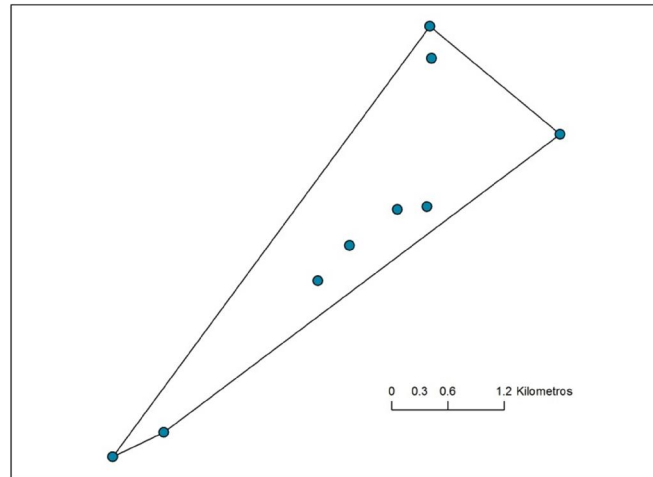


Figura 2-4 Posiciones de las estaciones de muestreo en LB1.

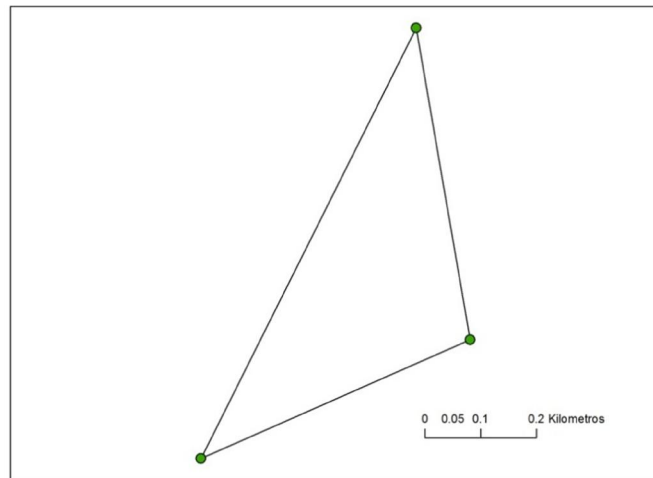


Figura 2-5 Posiciones de las estaciones de muestreo en LB2.

### **Cuevas, 2005 (CU)**

Esta área de muestreo está ubicada en el centro-oeste de la provincia, muy cerca al límite con Bolivia ( $22^{\circ}15''S$ ,  $66^{\circ}39''O$ ), y posee una altura media aproximada de 4550 msnm. La topografía es abrupta conformada por una serie de valles paralelos con fuertes pendientes (Figura 2-16Figura 2).

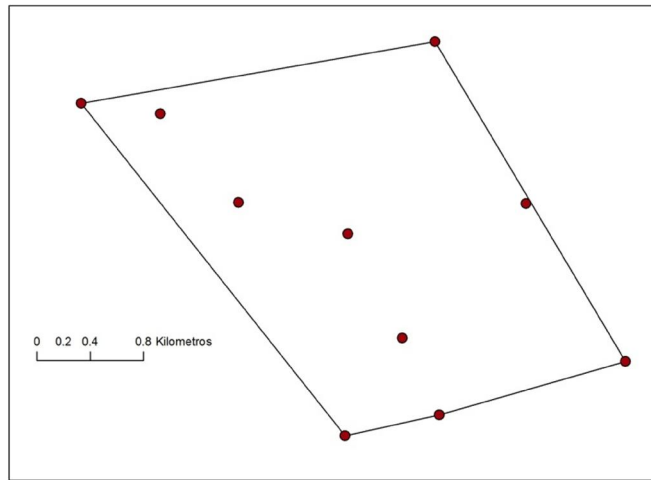


Figura 2-6 Posiciones de las estaciones de muestreo en CU.

Este muestreo fue llevado a cabo en el período de tiempo entre LB1 y LB2, comenzando en principios de noviembre. Se colocaron 10 estaciones de muestro simples (Figura 2-6Figura 2).

### **Vilama, 2006 (VI)**

El área de muestreo denominada Vilama (Figura 2-2Figura 2) se encuentra en el centro-oeste de la Provincia de Jujuy a unos 30 km al sur de Cuevas, también muy cerca del límite con Bolivia.

Localizada a los  $22^{\circ} 29''\text{S}$   $66^{\circ}48''\text{O}$  y una altura media de alrededor de 4650 msnm., el área está conformada por amplios valles de suave topografía con afloramientos rocosos de diferentes tamaños (Figura 2-17).

Se comenzó el muestreo a fines de abril y se colocaron 18 estaciones de muestreo simples (Figura 2-7).



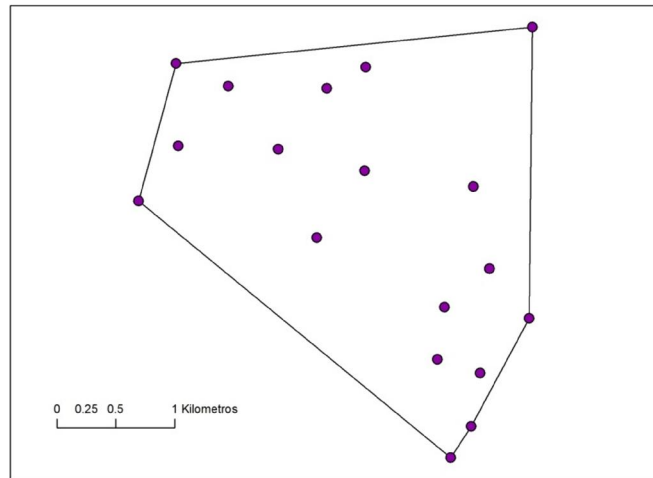


Figura 2-7 Posiciones de las estaciones de muestreo en VI

### Loma Blanca, 2006 (LB06)

Esta área de muestreo incluye las áreas muestreadas en LB1 y LB2, realizándose una ampliación que la extendió hacia el este cubriendo una zona de similares características.

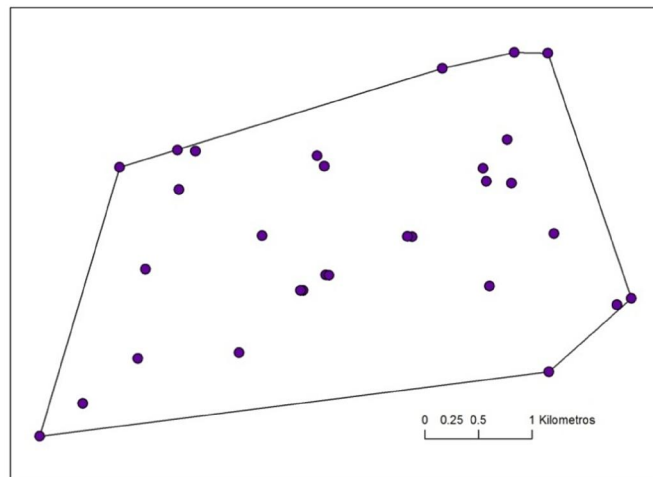


Figura 2-8 Posiciones de las estaciones de muestreo en LB06

Esta campaña comenzó a principios del mes de octubre; se colocaron 22 estaciones de muestreo dobles (Figura 2-8).

### **Loma Blanca, 2007 (LB07)**

Esta área de muestreo coincidió en su mayor parte con LB06, incrementándose levemente el tamaño pero manteniendo las características generales del paisaje. Comenzando a finales de abril, se colocaron 22 estaciones de muestreo dobles (Figura 2-9).

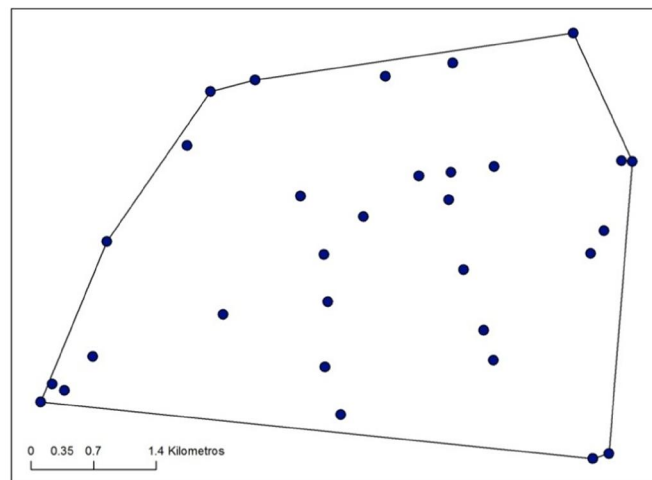


Figura 2-9 Posiciones de las estaciones de muestreo en LB07.

### **Chinahuano, 2007 (CH)**

Esta área de muestreo se encuentra cerca de la localidad de Lagunillas del Farallón (Figura 2, 22°26”S, 66°40”O), a una altura media aproximada de 4450 msnm. y se caracteriza por la presencia afloramientos de mediano y gran tamaño, de gran altura y con gran cantidad de acantilados inmersos en una matriz de terreno de suave topografía y baja pendiente (Figura 2-18).

Se comenzó el muestreo a fines de octubre y se colocaron 21 estaciones de muestreo dobles (Figura 2-10).

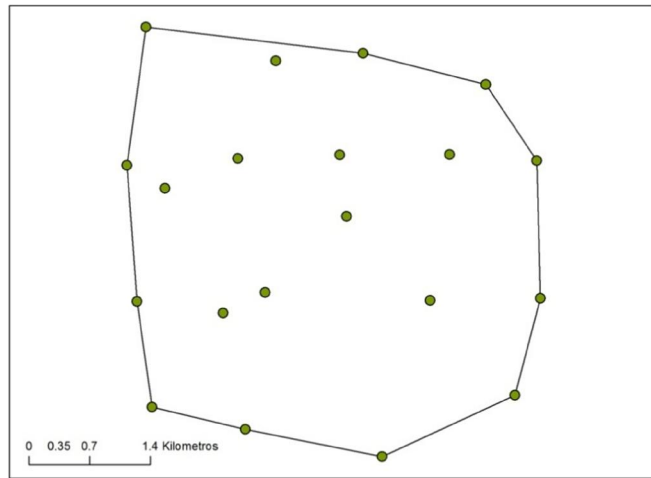


Figura 2-10. Posiciones de las estaciones de muestreo en CH.

### Coranzulí, 2008 (CO)

Esta área de muestreo es la más austral de todas ( $23^{\circ}04'S$   $66^{\circ}17'O$ ), Figura 2-2Figura 2), está localizada cerca de la localidad de Coranzulí, y su altura media aproximada es de 4000 msnm. El área se caracteriza por ser un gran parche de roquedales finamente quebrados y atravesado por numerosos valles profundos de gran pendiente con gran cantidad de acantilados. El muestreo se realizó en uno de los bordes de este gran sistema de roquedales (Figura 2-19).

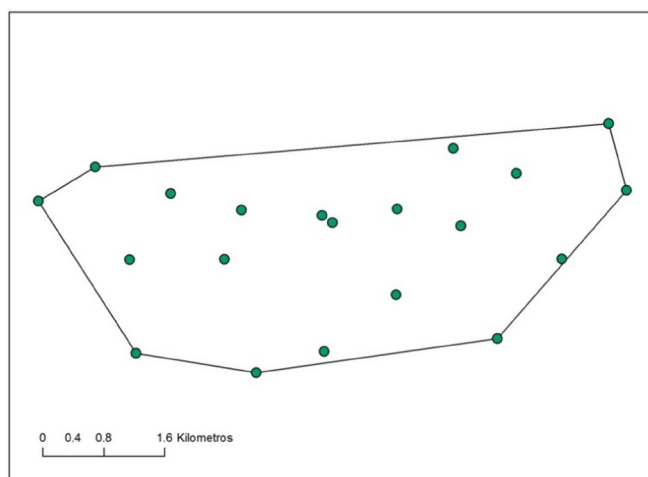


Figura 2-11 Posiciones de las estaciones de muestreo en CO.

Comenzando a fines de octubre, se colocaron 20 estaciones de muestreo dobles (Figura 2-11).

### **Loma Blanca, 2009 (GLB)**

Para este muestreo se expandió el área con respecto a los muestreos anteriores en la misma localidad, esta vez abarcando diferentes tipos de hábitats y alternando zonas de abrupta topografía y otras con suaves pendientes (Figura 2-2 y Figura 2-21).

A partir de septiembre de 2009 se instalaron 55 estaciones de muestreo simples (Figura 2-12Figura 2).

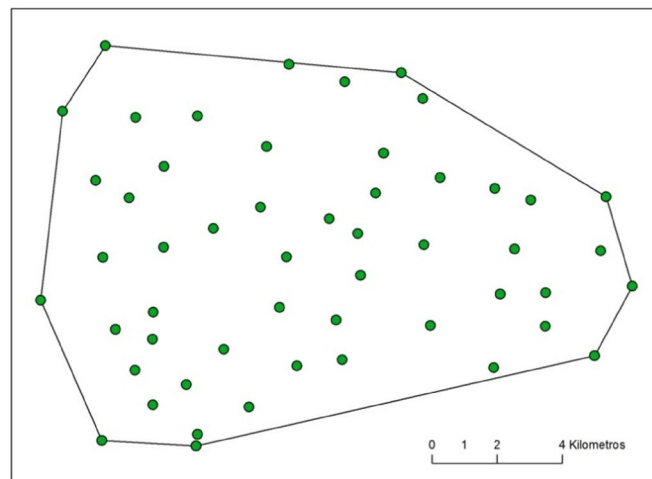


Figura 2-12 Posiciones de las estaciones de muestreo en GLB.

### **Loma Blanca, 2011 (GLB2)**

El área de muestreo fue similar a GLB1, cubriendo la mayor parte ésta.

Comenzando en mayo de 2011 se instalaron 39 estaciones de muestreo simples (Figura 2-13).

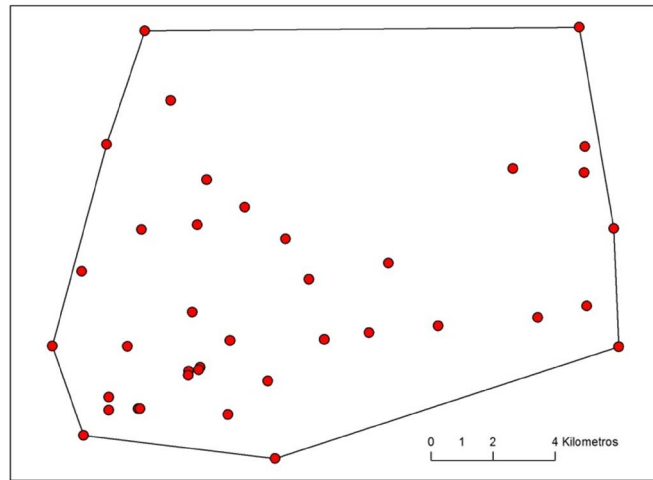


Figura 2-13. Posiciones de las estaciones de muestreo en GLB2.

Muestreo	Nro. EM	Descripción de trampas cámara	Descripción de EM	Nro. de relocalizaciones de EM	Esfuerzo (Noches trampa)	Área del polígono EM (ha)
SC	7	Analógicas	Simples	0	52	669,93
LB1	9	Analógicas	Simples	0	115	547,95
LB2	3	Analógicas	Simples	0	33	14,53
CU	10	Analógicas	Simples	0	149	669,93
VI	18	Analógicas	Simples	0	556	814,23
LB06	22	Analógicas	Dobles	7	1113	1308,67
LB07	22	Analógicas	Dobles	4	1078	1317,13
CH	21	Analógicas	Dobles	0	986	1952,48
CO	20	Analógicas y digitales	Dobles	0	949	1751,46
GLB	55	Analógicas y digitales	Simples	0	2781	16674,70
GLB2	39	Analógicas y digitales	Simples	0	1853	20857,80

Tabla 2-1 Detalle de los diferentes muestreos. EM, estaciones de muestreo.



Figura 2-14 Foto ilustrativa del tipo de topografía presente en el área Santa Catalina.



Figura 2-15 Foto ilustrativa del tipo de topografía presente en el área Loma Blanca.



Figura 2-16 Foto ilustrativa del tipo de topografía presente en el área Cuevas.



Figura 2-17 Foto ilustrativa del tipo de topografía presente en el área Vilama



Figura 2-18 Foto ilustrativa del tipo de topografía presente en el área Chinahuano.



Figura 2-19 Foto ilustrativa del tipo de topografía presente en el área Coranzulí.





Figura 2-20 Foto ilustrativa del tipo de topografía de características más suaves que se agregó en los muestreos en el área Loma Blanca a partir del año 2009.



Figura 2-21 Foto ilustrativa del tipo de topografía que se agregó en los muestreos en el área Loma Blanca a partir del año 2009.

## Referencias

- Can, Ö. E., İ. Kandemir y I. Togan. 2011. The wildcat *Felis silvestris* in northern Turkey: assessment of status using camera trapping. *Oryx* **45**:112-118.
- Cuéllar, E., L. Maffei, R. Arispe y A. J. Noss. 2006. Geoffroy's cats at the northern limit of their range: activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **41**:169 - 177.
- Cutler, T. L. y D. E. Swann. 1999. Using remote photography in wildlife ecology: a review. *Wildlife Society Bulletin* **27**:571-181.
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo y C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* **270**:153-163.
- Haines, A. M., J. E. Janecka, M. E. Tewes, L. I. Grassman y P. Morton. 2006. The importance of private lands for ocelot *Leopardus pardalis* conservation in the United States. *Oryx* **40**:90-94.
- Jackson, R. M., J. D. Roe, R. Wangchuk y D. O. Hunter. 2005. Surveying snow leopard populations with emphasis on camera trapping: A handbook. The Snow Leopard Conservancy, Sonoma, USA.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* **79**:2852-2862.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 2002. Monitoring tigers and their prey: A manual for researchers, managers and conservationists in tropical Asia. Centre for Wildlife Studies, Bangalore, Karnataka, India.
- Kucera, T. E. y R. H. Barrett. 2011. A history of camera trapping. p. 271 *en* A. F. O'Connell Jr, J. D. Nichols y K. U. Karanth, editores. *Camera traps in animal ecology. Methods and analyses*. Springer, Tokyo, Dordrecht, Heidelberg, London, New York.
- Maffei, L., E. Cuéllar y A. J. Noss. 2004. One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of Zoology* **262**:295-304.
- Maffei, L. y A. J. Noss. 2007. How small is too small? Camera trap survey areas and density estimates for ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica* **40**:71-75.
- Murray, D. L. y M. R. Fuller. 2000. A critical review of the effects of marking on the biology of vertebrates. p. 442 *en* L. Boitani y T. K. Fuller, editores. *Research techniques in animal ecology. Controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, USA.
- Pereira, J. A., M. S. Di Bitetti, N. G. Fracassi, A. Paviolo, C. D. De Angelo, Y. E. Di Blanco y A. J. Novaro. 2010. Population density of Geoffroy's cat in scrublands of central Argentina. *Journal of Zoology* **283**:37-48.

- Rowcliffe, J. M. y C. Carbone. 2008. Surveys using camera traps: are we looking to a brighter future? *Animal Conservation* **11**:185-186.
- Soisalo, M. K. y S. M. C. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of a Jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* **129**:487-496.
- Trolle, M. y M. Kéry. 2003. Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy* **84**:607-614.
- Wang, S. W. y D. W. Macdonald. 2009. The use of camera traps for estimating tiger and leopard populations in the high altitude mountains of Bhutan. *Biological Conservation* **142**:606-613.

# Capítulo tres

## Abundancia poblacional

“Más vale un pájaro en mano que dos en el árbol”

PROVERBIO SIGLO XIII

“Un pájaro en la mano vale lo que dos en el árbol...  
...si  $P = 0.5$ ”

ANDREW ROYLE, 2009

## Introducción

El manejo y la conservación de las especies se basan en varios factores entre los cuales la comprensión de las variaciones en abundancia o densidad poblacional de una especie debe ser considerada. Por esto, una fiable estimación de la abundancia poblacional es esencial en la toma de decisiones en conservación (Caughley y Sinclair 1994; Sadler, et al. 2004; Thompson 2004). Sin embargo, aunque muchas especies de carnívoros sufren de algún grado de amenaza a su conservación y son por lo tanto de interés para su manejo y preservación, los miembros de este orden de mamíferos son frecuentemente difíciles de estudiar dado su comportamiento nocturno y/o elusivo (Smallwood y Schonewald 1998; Gese 2001; Wilson y Delahay 2001). Los félidos de vida solitaria suelen ser particularmente complicados de investigar, dadas sus áreas de acción comparativamente grandes, bajas densidades poblacionales y naturaleza críptica (Gese 2001). Teniendo en cuenta estos factores, un diseño de muestreo y análisis robustos son requeridos para lograr entender los patrones de abundancia y la dinámica de las poblaciones en estudio y poder tomar decisiones de manejo fundamentadas.

Si bien el gato andino es considerado menos abundante que el gato de los pajonales (p. ej. Perovic, et al. 2003; Villalba, et al. 2004; Lucherini, et al. 2008), hasta el momento ningún estudio ha tenido en cuenta la probabilidad de detección respectiva de cada especie, para poder determinar si su menor abundancia aparente se debe a una menor abundancia real o a una menor detectabilidad (Marino, et al. 2010). La afirmación de que el gato andino es menos abundante que el gato del pajonal está basada en índices de abundancia obtenidos por un conjunto de técnicas diferentes: observaciones oportunísticas, pieles poseídas por pobladores locales y hallazgos de heces (Perovic, et al. 2003); análisis de haplotipos obtenidos de heces encontradas

oportunísimamente y en búsquedas organizadas (Napolitano, et al. 2008); encuestas a pobladores locales más búsqueda de evidencias directas e indirectas y trampeo fotográfico (Lucherini, et al. 2008, Villalba, et al. 2012). Si bien Lucherini et al. (2008) tienen en cuenta el esfuerzo de muestreo, en ninguno de los casos mencionados la probabilidad de detección fue tenida en cuenta.

El sesgo debido a la detección imperfecta es una consideración muy importante a tener en cuenta al estimar la abundancia poblacional, en particular cuando se quiere comparar entre especies o áreas, dado que casi siempre es imposible detectar la totalidad de los individuos de la población. Es decir, la probabilidad de detectar un animal es menor a uno en la mayoría de las situaciones, por lo que tener en cuenta esta variable es esencial para hacer una estimación de abundancia o densidad minimizando las fuentes de sesgos (Mackenzie, et al. 2005). En el caso específico de los dos félidos en estudio, al incorporar la probabilidad de detección al análisis de sus abundancias poblacionales, el resultado podría ser diferente al encontrado previamente por los autores mencionados.

Existe una gran variedad de técnicas para estimar la abundancia relativa de carnívoros, como por ejemplo el muestreo estandarizado de signos de presencia (Gese 2001), las estaciones de cebado (Sargeant, et al. 2003) o conteo de huellas (Wilson y Delahay 2001). Esta abundancia estimada (relativa), puede ser comparada entre áreas o a lo largo del tiempo y en este caso se asume que hay una relación real y positiva con la abundancia absoluta (Carbone, et al. 2001). Esto es cierto bajo el supuesto de que la probabilidad de detección de los signos es igual entre las diferentes áreas o tiempos que se desea comparar (Walker, et al. 2000; Conroy y Carroll 2009). En la mayoría de los casos esta relación no está demostrada ni cuantificada (Novaro, et al.

2000; Walker, et al. 2000). Algunos autores han obtenido resultados muy consistentes (Cavallini 1994; Novaro, et al. 2000), mientras que otros autores encontraron resultados menos concluyentes (Smith, et al. 1994; Sargeant, et al. 1998).

Si bien los métodos de estimación de abundancias absolutas son en general más complicados de aplicar, éstos nos dan un resultado más versátil y con la posibilidad de realizar comparaciones válidas entre áreas o tiempos (Conroy y Carroll 2009).

El muestreo mediante una matriz de trampas cámara proporciona datos espaciales y temporales y, en el caso de especies con marcas (naturales o artificiales), la identificación de individuos. Este conjunto de datos puede ser utilizado para estimar abundancia absoluta y probabilidad de detección (Karanth y Nichols 2002).

La identificación individual permite construir una historia de capturas para cada individuo y aplicar modelos de captura-recaptura (Otis, et al. 1978; Nichols 1992).

Tradicionalmente estos estudios han utilizado una variedad de modelos para estimar el tamaño de poblaciones cerradas, es decir poblaciones en las que el número de individuos se mantiene constante sin nacimientos, muertes, emigración ni inmigración durante el periodo de muestreo. Desafortunadamente hay importantes supuestos que corren riesgo de ser violados al analizar datos de trampeo fotográfico de carnívoros, y particularmente en félidos (Foster y Harmsen 2012). Entre ellos uno de los más sensibles a ser violado es el que asume que la población sea geográficamente cerrada, debido a que los animales con grandes áreas de acción podrían estar entrando y saliendo de la matriz de trampeo. Este movimiento de individuos en los bordes de la matriz de trampeo puede sesgar las estimaciones de abundancia y/o probabilidad de detección (Efford 2004; Royle y Young 2008; Gardner, et al. 2009), ya que potencialmente cada animal tiene una diferente porción de su área de acción dentro de la matriz de muestreo, lo que estaría sumando heterogeneidad en la probabilidad

de detección. Por otro lado, la baja cantidad de datos que es obtenida generalmente cuando se trabaja con especies poco abundantes o difíciles de detectar genera otro problema. Los modelos de captura-recaptura más utilizados están basados en la estimación de parámetros mediante algoritmos de máxima verosimilitud, un método que, a su vez, se basa en inferencia asintótica, lo cual lo hace no recomendable para muestras pequeñas (Le Cam 1990).

Tradicionalmente una vez calculada la abundancia mediante los métodos de captura-recaptura (Otis, et al. 1978), este dato es transformado en densidad con la fórmula *abundancia/área de muestreo*. El área de muestreo es estimada mediante la adición de un *buffer* alrededor del polígono formado por las posiciones de las estaciones de muestreo (EM) más externas (o, menos frecuentemente, a cada estación de muestreo (p. ej. Cuéllar, et al. 2006; Pereira, et al. 2010). La magnitud de este buffer se calcula en relación a la Distancia Media Máxima Recorrida (MMDM, por sus siglas en inglés) por los individuos registrados en más de una oportunidad. A su vez ésta puede ser estimada mediante el uso de telemetría, utilizando el radio del área de acción (p.ej. Soisalo y Cavalcanti 2006), o mediante trampeo fotográfico, como el promedio de las distancias máximas detectadas para cada individuo capturado (Karanth y Nichols 1998; Karanth y Nichols 2002; Jackson, et al. 2005). No hay acuerdo entre los autores sobre el uso del total o la mitad de la MMDM (1/2 MMDM) para establecer la magnitud del radio del buffer. Aunque este último valor parece ser el más usado (p. ej. Trolle y Kéry 2003; Di Bitetti, et al. 2006; Marker, et al. 2009), algunos estudios recomiendan el uso de la MMDM total (Parmenter, et al. 2003; Trolle y Kéry 2005) o incluso el uso de la distancia máxima recorrida absoluta (Kawanishi y Sunquist 2004). Debido a que la adición del mencionado buffer para el cálculo de la densidad poblacional parece funcionar en simulaciones (Wilson y Anderson 1985, para 1/2



MMDM; Parmenter, et al. 2003, para la MMDM completa) y por ser, hasta hace relativamente poco tiempo, la única forma de calcular el área muestreada, este método ha sido usado frecuentemente para transformar abundancia en densidad (Trolle y Kéry 2003). Sin embargo, además de haber varias posibilidades diferentes (que ofrecen resultados sensiblemente diferentes), sin que en la mayoría de los casos haya una forma objetiva de justificar la selección de una de ellas, la adición de este buffer tiene poca justificación teórica (Williams, et al. 2002). Finalmente, el carácter subjetivo de la elección del radio del buffer, dificulta interpretar o formalizar matemáticamente un modelo (Royle y Gardner 2010).

En respuesta a estas y otras limitaciones metodológicas, a partir del año 2004 comenzaron a formalizarse los modelos espacialmente explícitos de captura-recaptura (Efford 2004; Borchers y Efford 2008; Royle y Young 2008; Royle, et al. 2009), los cuáles no necesitan la elección subjetiva de un buffer para la estimación de densidad. Estos modelos funcionan mejor, que el método tradicional de la adición de un buffer, en la mayoría de las condiciones (Ivan 2011), por lo que su uso en la bibliografía está comenzando a aumentar (Foster y Harmsen 2012).

En este capítulo se presentan los resultados de estimación de densidad poblacional de gato del pajonal y gato andino, para la cual se utilizó una matriz de estaciones de muestreo con trampas cámara y un modelo de captura-recaptura espacialmente explícito que incorpora la información espacial de los puntos donde los animales fueron detectados de manera objetiva y formalizada dentro del modelo (Royle y Young 2008; Gardner, et al. 2010). El modelo está implementado en un marco de estadística Bayesiana, el cual provee inferencias válidas para muestras pequeñas de datos (Royle y Dorazio 2008).

## Método

### Muestreo

Las generalidades del muestreo mediante trampeo fotográfico están mencionadas en detalle en el Capítulo 2; en esta sección se hace una recapitulación de los principales aspectos del método y se detallan los aspectos específicos inherentes a la estimación de densidad poblacional.

Con el objetivo de estimar densidad de gato andino y gato del pajonal, se realizaron cuatro muestreos independientes en tres diferentes áreas (LB06, LB07, CH y CO) en cada una de las cuales se dispuso una matriz de estaciones de muestreo (EM) conformadas por un par de cámaras trampa. Las matrices contaron con 22 estaciones de muestreo en LB06 y LB07, 20 en CH y CO.

Las matrices de estaciones de muestreo fueron construidas asegurando de no dejar “agujeros”, es decir áreas donde pueda haber un animal sin posibilidades de ser detectado (Karanth y Nichols 2002). De esta forma todos los individuos presentes dentro del polígono formado por las estaciones más externas de la matriz de muestreo, podrían potencialmente ser detectados por las cámaras trampa.

Para establecer la distancia máxima entre estaciones de muestreo que podía establecerse sin dejar “agujeros”, es posible utilizar como referencia el diámetro estimado del área de acción de una hembra de la especie (generalmente menor al del macho de la misma especie (Wallace, et al. 2003; Pereira, et al. 2010). Como no hay información de tamaño de área de acción para gato del pajonal ni gato andino, se tomó como referencia el estimado para félidos de similar tamaño (el radio del área de acción estimada para una hembra de *Leopardus geoffroyi*, 0,77 km (Manfredi, et al. 2006) y para una hembra de *Felis silverstris*, 0,85 km (Monterroso, et al. 2009)). Dada la baja

productividad del área se asumió que una distancia de entre 1 y 2 km entre estaciones sería apropiada para las especies en estudio. Los datos obtenidos en los primeros muestreos fueron tenidos en cuenta para la disposición de las EM en los sucesivos muestreos.

Para el muestreo en LB06, debido a que no se contaba con datos previos de la especie, se utilizó un criterio conservativo, tratando de que la distancia entre EM no superara los 1000 m (Figura 2.8). Para los siguientes muestreos, LB07, CH y CO, teniendo en cuenta los resultados previos, fue posible distanciar un poco más las EM, en algunos casos hasta 1500-2000 m (Figura 2.12, Figura 2.13, Figura 2.14).

En algunas ocasiones las posiciones de las estaciones fueron cambiadas para maximizar las probabilidades de captura (Karanth y Nichols 2002; Jackson, et al. 2005). Para los dos períodos de muestreo en Loma Blanca (LB06 y LB07 respectivamente), las posiciones de algunas de las estaciones de muestreo fue cambiada de un año al otro y dentro de cada período de muestreo se realizaron siete relocalizaciones en LB06 y cuatro en LB07. En los muestreos en los sitios Chinahuano (CH) y Coranzulí (CO), las estaciones de muestreo permanecieron en la misma posición durante la totalidad de los períodos de muestreo.

Para su análisis se dividió el período total de muestreo en ocasiones de muestreo con esfuerzos de trampeo similares (~180 noches trampa). Se denominó *captura* a cada evento en que un animal fue fotografiado, y todas las fotos de un individuo en una determinada estación dentro del lapso de una hora quedaron comprendidas dentro de la misma *captura*, como una medida para evitar la pseudoreplicación (Di Bitetti, et al. 2006).

Para la identificación individual de los animales capturados las fotos fueron examinadas separadamente por tres personas, para minimizar el riesgo de error en el

reconocimiento de individuos (Kelly y Holub 2008). Los félidos altoandinos tienen un pelaje muy grueso, por lo que, para evitar errores en la identificación, se buscó en todos los casos la coincidencia o diferencia en los patrones en diferentes grupos de manchas (Jackson, et al. 2005). Para el gato andino resultaron más fáciles de comparar los anillos de la cola y las manchas de las patas delanteras, mientras que para el gato del pajonal se utilizaron en algunos casos los anillos de las patas delanteras y manchas de los laterales, los anillos de la cola no fueron útiles para la identificación.

De esta forma se construyó una historia de captura para cada individuo donde constan las ocasiones de muestreo y posiciones geográficas donde fue capturado.

### Análisis de datos

#### ***Formulación del modelo***

Se asumió que cada individuo en la población  $N$ , tiene un centro de actividad (coincidente con el centro del área de acción), el cual está definido en coordenadas como  $s_i = (s_{1i}, s_{2i})$ ;  $i = 1, 2, 3, \dots, n$  para el individuo  $i$ , siendo  $s_{1i}$  y  $s_{2i}$  la primer y segunda coordenada del centro de actividad (en este caso corresponden a coordenadas planas UTM), de igual manera para cada uno de los centros de actividad de la población  $N$  que se encontrarán uniformemente distribuidos en  $S$ .  $S$  se definió como un área que contiene todas las estaciones de muestreo y el hábitat que las rodea y tiene un tamaño arbitrariamente grande para poder descartar la posibilidad de que un individuo detectado en alguna estación de muestreo pueda salir de éste área, lo que influiría sobre la estimación de los parámetros (Royle y Young 2008). Para éste estudio,  $S$  tuvo un tamaño de 168 km<sup>2</sup> para los muestreos en Loma Blanca (LB06 y LB07) y de 300

km<sup>2</sup> para Chinahuano (CH). Para el muestreo en Coranzulí no se definió  $S$  (ver Resultados).

Se tuvieron en cuenta las posiciones de las estaciones de muestreo  $J$  con coordenadas  $\mathbf{x}_j = (x_{1j}, x_{2j})$ ;  $j=1,2,\dots, J$ ; se definieron las historias de captura para el individuo  $i = 1,2,\dots,n$ , la estación de muestreo  $j = 1,2,\dots,J$ , y la ocasión de muestreo  $k = 1,2,\dots,K$ , como  $y_{ijk}$ .

Estas historias de capturas están constituidas por un vector de largo  $K$ , para cada estación de muestreo y cada individuo detectado, cada componente del vector corresponderá al número de veces que el animal  $i$  fue capturado en la estación de muestreo  $j$ .

La cantidad de veces que el individuo  $i$  es capturado en la trampa  $j$  en la ocasión de muestreo  $k$  se definió como una variable aleatoria de distribución Poisson con media  $\lambda_{ijk}$

$$y_{ijk} \sim \text{Poisson} (\lambda_{ijk})$$

Y el término que determina la detección está formulado como un modelo lineal logarítmico de distribución *half-normal*

$$\log (\lambda_{ijk}) = \log (\lambda_0) - (1/\sigma^2) d_{ij}^2,$$

donde  $\lambda_0$  (tasa de captura basal) es la cantidad de capturas esperadas si la estación de muestreo se encuentra en el mismo lugar que el centro de actividad del animal,  $\sigma$  es el parámetro de escala que determina la forma de la curva que describe la probabilidad de detección,  $d$  es la distancia euclídea entre el centro de actividad  $s_i$  y la estación de muestreo  $x_j$ ,  $d_{ij} = \|s_i - x_j\|$ .

El modelo está formulado como un modelo lineal generalizado con factor aleatorio (GLMM, *Generalized Linear Mixed Model*), en este caso la variable latente es  $d_{ij}^2$  ya que esta distancia no puede ser observada.

La abundancia  $N$ , es igual a la cantidad de centros de actividad  $s_i$ , estimada para el área total  $S$ . La densidad será igual a  $N/S$ .

Los datos de diferentes períodos de muestreo pueden ser combinados, para estimar  $\lambda_0$ ,  $\sigma$ ,  $N_1$  y  $N_2$ , siendo estas últimas dos las abundancias para el año uno y dos respectivamente. De este modo se asume que las características de las áreas de acción y la probabilidad de detección son constantes a través de los diferentes períodos de muestreo.

Al utilizar una distribución de Poisson para la historia de captura, la probabilidad de detectar un individuo está dada por:

$$\Pr( y_{ij} > 0 ) = 1 - \exp(-\lambda_{ij})$$

Mediante esta fórmula puede convertirse la frecuencia de captura  $\lambda_0$  en probabilidad de detección.

El modelo es desarrollado en un marco de trabajo de estadística bayesiana mediante la adición de una cantidad  $M$ , de historias de capturas sin detecciones, correspondiendo a los animales no detectados. Este es un proceso conocido como “*data augmentation*” (Royle, et al. 2007; Royle y Dorazio 2008) y es equivalente a asumir Valores Iniciales no informativos (Royle y Dorazio 2008).  $M$  debe ser arbitrariamente grande. Durante el proceso de incorporación de historias de capturas, se incorpora adicionalmente la variable latente  $z_i$ , la cual asumirá un valor de 1 si el individuo  $i$  está considerado dentro de la población en la respectiva simulación y un valor de 0 en el caso contrario. La relación entre  $N$  y  $z$  es:

$$N = \sum_{i=1}^M z(i)$$

Los Valores Iniciales para todos los parámetros estimados fueron no informativos.

## Resultados

A continuación se reportan los resultados para los muestreos LB06, LB07 y CH, los resultados del muestreo CO no son reportados en este capítulo porque, debido a varios factores, principalmente malfuncionamiento de cámaras, no fue posible identificar correctamente los individuos fotografiados, aun cuando este muestreo se menciona en los métodos dado que el diseño de muestreo fue realizado para la estimación de la abundancia. Para el muestreo en CH, dado la baja cantidad de fotografías de gato andino y que en éstas no pudieron identificarse los diferentes individuos con un buen nivel de confianza, no se estimó la abundancia para la especie.

El esfuerzo de muestreo para cada área fue similar, de alrededor de 1000 noches trampa (Tabla 3-1). Esto resultó en seis ocasiones de muestreo para LB06 y CH, y siete para LB07.

Durante estos períodos se obtuvieron un total de 45 capturas de gato del pajonal y 26 de gato andino. De los 15 individuos de gato del pajonal capturados en LB07, cinco fueron capturados también en el muestreo previo, LB06. Solo un gato andino fue capturado en los dos períodos.

La cantidad de capturas obtenidas y de individuos identificados en los tres muestreos fue siempre mayor para gato del pajonal y se observa que la relación número promedio de capturas/individuos es mayor para el gato andino ( $\bar{x} = 2,14$ ) que para el gato del pajonal ( $\bar{x} = 1,36$ ) sugiriendo que la probabilidad de captura para el gato andino es mayor (Tabla 3-1).

Muestreo	Noches-trampa	Ocasiones de muestreo	Individuos capturados		Capturas totales	
			GP	GA	GP	GA
LB06	1113	6	13	3	19	6
LB07	1078	7	15	7	17	16
CH	986	6	6	N/A	9	4

Tabla 3-1 Detalle de los resultados del trapeo fotográfico en las tres áreas en las cuales pudo obtenerse alguna estimación de abundancia. GP: gato de los pajonales; GA: gato andino.

Especie	Muestreo	Parámetro	Media	DS	IP (95%)	
GA	LB06	N	11,21	5,45	4,00-25,00	
	LB07	N	20,47	8,06	16,00-40,00	
	LB06	D	0,07	0,03	0,04-0,15	
	LB07	D	0,12	0,05	0,08-0,24	
	LB06/LB07	$\sigma$	2,05	0,42	1,40-3,00	
	LB06/LB07	$\lambda_0$	0,08	0,03	0,04-0,14	
GP	LB06	N	125	51,02	50,00-248,00	
	LB07	N	131,51	49,71	50,00-246,00	
	LB06	D	0,74	0,3	0,29-1,48	
	LB07	D	0,78	0,3	0,32-1,46	
	LB06/LB07	$\sigma$	1,91	0,43	1,25-2,87	
	LB06/LB07	$\lambda_0$	0,02	0,02	0,01-0,04	
	CH	N		61	26,54	22-121
			D	0,20	0,17	0,07-0,40
			$\sigma$	1,11	0,51	0,68-2,61
			$\lambda_0$	0,04	0,04	0,01-0,16

Tabla 3-2. Parámetros estimados en los diferentes muestreos realizados para gato andino (GA) y gato del pajonal (GP). N, abundancia; D, densidad en individuos por km<sup>2</sup>;  $\sigma$ , parámetro de escala, en kilómetros;  $\lambda_0$  tasa de captura basal; DS, desvío estándar; IP, intervalo posterior del 95%.

El número de centros de actividad de gato andino estimados en LB06 fue de 11,21 mientras que para LB07 fue de 20,47, los cuáles derivaron en una densidad de 0,07 y 0,12 individuos por km<sup>2</sup> (ind/km<sup>2</sup>) para LB06 y LB07 respectivamente (Tabla 3-2).



La tasa de captura basal  $\lambda_0$ , fue mayor para el gato andino que para el pajonal, en el área Loma Blanca (Tabla 3.2). En el área Chinahuano el gato del pajonal tuvo un  $\lambda_0$  estimado de 0,04.

Las probabilidades de captura fueron muy similares a la tasa de captura basal  $\lambda_0$  (lo que sucede cuando  $\lambda_0$  es chico ( $<0,5$ )); 0,07 para gato andino y para el gato del pajonal 0,02 y 0,04 en los muestreos de Loma Blanca y Chinahuano respectivamente.

## Discusión

Las densidades estimadas para gato andino (0,07–0,12 ind/km<sup>2</sup>) fueron extremadamente bajas comparadas con las del gato del pajonal para los mismos muestreos (0,74–0,79 ind/km<sup>2</sup>), y levemente más bajas que en el muestreo en CH (0,20 ind/km<sup>2</sup>). También fueron más bajas en comparación con otras especies similares: Pereira (2010) encontró una densidad de gato montés (*Leopardus geoffroyi*) en el centro de la Argentina de entre 1,2 a 2,9 ind/km<sup>2</sup>; de Oliveira et al. (2010) reportan (a partir de datos propios y recopilados) que las mayores densidades de félidos neotropicales de tamaños similares (yaguarundi, *Puma yaguarondi*; margay, *L. wiedii*; tigrina, *L. tigrinus* y gato montés) muestran valores de entre 0,20 y 0,42 ind/km<sup>2</sup>, mientras que la densidad del ocelote (*L. pardalis*), el cuál suele ser el felido más abundante en su área de estudio, alcanza valores de hasta 1 ind/km<sup>2</sup> en ecosistemas muy productivos. Teniendo en cuenta estos datos y tratándose de especies de similares tamaños y características, las densidades obtenidas fueron mayores a lo esperado para gato del pajonal y menores para el gato andino. Esto podría ser resultado de la gran adaptabilidad y superioridad competitiva del gato del pajonal sobre el gato andino. Los datos de densidad de otras especies mencionados son de áreas donde conviven varias especies de pequeños félidos. En la región

Altoandina el gato del pajonal tiene menos competencia en este aspecto, sobre todo teniendo en cuenta la baja abundancia de gato andino, lo que podría explicar su alta densidad. Si bien la región Altoandina en general es un ambiente poco productivo, pueden encontrarse muchos parches de alta diversidad y abundancia de presas, y una especie adaptada a realizar una explotación de estos y en presencia de escasa competencia podría llegar a una alta abundancia, sobre en lugares como el área de estudio, donde por el momento el impacto de la presencia del hombre ha sido bajo. La gran diferencia entre la densidad en LB y CH encontrada para el gato del pajonal, podría sugerir que el gato andino también tuvo una densidad muy baja en esta área de estudio, y que esta fue la causa por la cual resultó imposible estimar su abundancia.

La menor densidad del gato andino con respecto al gato de pajonal está de acuerdo con al menos dos grandes generalizaciones ecológicas, conocidas como la hipótesis de Brown (1984). La primera es que los animales más especialistas -como el gato andino por ejemplo a nivel de dieta (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008) y, en cierto modo, también en cuanto al uso de hábitat (Napolitano, et al. 2008)- ocurren en bajas densidades. El segundo es que cuando se considera un grupo de especies ecológicamente similares, existe una correlación positiva entre el tamaño del rango de distribución de las especies y su abundancia local. La abundancia de presas es uno de los principales factores que determinan la abundancia de carnívoros (Carbone y Gittleman 2002), pero en este caso, al no contar con datos de abundancia de presas, no es posible analizar el efecto de esta variable.

Por otro lado, según Napolitano (2008) el gato del pajonal utiliza los hábitats más abundantes en la región (observando a gran escala), lo que podría estar conduciendo a una mayor densidad promedio de esta especie.

En todos los aspectos mencionados (p. ej. dieta, hábitat), la competencia interespecífica podría estar jugando un papel muy importante en la determinación de las abundancias (Carbone y Gittleman 2002; Lucherini y Luengos Vidal 2003). Las diferentes dimensiones del nicho ecológico de estas especies son aún poco conocidas, lo que complica cualquier tipo de inferencia o conclusión en relación a las interacciones de competencia, y pone de manifiesto la necesidad de aumentar el nivel de conocimiento de estas especies, sobre todo teniendo en cuenta el estatus de conservación del gato andino.

Carbone y Gittleman (2002) presentan una estimación de una ecuación alométrica que relaciona la masa de una especie de carnívoro con su densidad. Ésta debe interpretarse con mucho cuidado ya que en esta ecuación no se utilizó la biomasa de presas disponible para la estimación (factor que los autores mencionan como fundamental) y fue construida con las abundancias estimadas por diferentes métodos en diferentes ecosistemas alrededor del mundo. Las variaciones entre ecosistemas pueden ser muy importantes dado que la productividad y, por consiguiente, la abundancia de presas que puede albergar un ecosistema es diferente. El resultado de esta ecuación podría interpretarse como una “media general esperada”, por lo que para un lugar como los Altos Andes, con relativamente baja productividad, podría esperarse que las densidades sean menores a lo predicho por la ecuación. Sobre la base de esta ecuación, para un carnívoro con la masa del gato andino se predice un valor de 0,52 ind/km<sup>2</sup> y para la masa del gato del pajonal 0,58 ind/km<sup>2</sup>. La comparación entre estos valores y los resultados obtenidos concuerda con lo hallado anteriormente al comparar con otras especies, ya que se obtuvieron densidades un poco mayores a las esperadas para el gato del pajonal y mucho más bajas para el gato

andino. Como ya se mencionó, esto podría indicar la presencia de factores importantes que regulan las abundancias, como podría ser la competencia intragremial (Linnell y Strand 2000; Carbone y Gittleman 2002; Lucherini y Luengos Vidal 2003) tanto entre los félidos como con los demás carnívoros, especialmente el zorro colorado.

A diferencia de lo que encontrado para el gato del pajonal, las estimaciones de densidad de gato andino son muy diferentes para los dos muestreos en Loma Blanca, aumentando alrededor de un 70% en el segundo muestreo. No se puede excluir que esto haya sido en parte provocado por la baja cantidad de datos en ambos muestreos, por lo que una pequeña diferencia (p. ej. la captura de un individuo) puede afectar fuertemente las estimaciones. Sin embargo existen posibles explicaciones alternativas. Teniendo en cuenta factores ecológicos, esta diferencia podría estar relacionada con un aumento en la población de presas, el cual es en general uno de los principales factores que determinan la abundancia de carnívoros (Carbone y Gittleman 2002), aunque la corroboración de esta hipótesis no puede realizarse sin datos acerca de la dinámica poblacional de las presas. Por otro lado, la época de nacimientos para el gato andino ocurre entre los meses de septiembre y noviembre (Villalba, et al. 2004), por lo que en el segundo período (LB07) podrían haber sido capturados algunos juveniles (aún no detectables en LB06). En LB06 los recién nacidos probablemente no habían dejado todavía sus madrigueras, o se limitaban a movimientos en sus inmediaciones o se movían acompañados de adultos, lo que los hace muy difíciles de detectar (Karanth, et al. 2006). En el segundo muestreo estos individuos podrían haber estado buscando nuevas áreas para establecerse, desplazándose separados de sus progenitores. A este efecto podría sumarse la aparición de individuos que podrían estar inmigrando de otras áreas, dado que, sobre la base de los conocimientos de la ecología del gato

andino, se puede considerar el área de muestreo como un hábitat excelente para éstos félidos, lo que pudo causar un aparente aumento poblacional. Si la especie tuviera una dinámica metapoblacional tipo fuente-sumidero, se podría pensar que el área de muestreo, dada su alta calidad, está funcionando como fuente, por lo que sería esperable un considerable aumento poblacional temporario de individuos que luego dispersarían hacia otras áreas (Dias 1996), potencialmente estos sumideros podrían ser parches de similares características al área de estudio pero de menor tamaño que pueden encontrarse en las inmediaciones. Esta última afirmación, tiene cierto carácter especulativo, ya que no se tiene suficiente información sobre la biología y preferencias ecológicas, pero es una hipótesis interesante para ser investigada en el futuro.

La ausencia de un fenómeno similar para el gato del pajonal, podría explicarse por la mayor adaptabilidad de esta especie y su menor asociación con los ambientes de roquedales (Napolitano, et al. 2008), los que representaron la mayor parte de las áreas muestreadas en LB06 y LB07.

Un factor importante a tener en cuenta al analizar los resultados obtenidos es que al centrar los esfuerzos de muestreos en áreas identificadas, basándose en la morfología del lugar así como la presencia de evidencia indirectas, como “comparativamente buenas” para félidos pequeños y en particular el gato andino y debido a que el área de muestreo fue relativamente chica (Maffei y Noss 2007), es posible que se haya sobreestimado la abundancia poblacional de estas especies a escala de paisaje. Por esta razón no es recomendable considerar los valores obtenidos como representativos para estas dos especies de gatos silvestres más allá de las áreas de estudio.

Como se ha mencionado, los modelos de captura-recaptura tradicionales, pueden producir resultados de densidad muy variados en función de las diferentes opciones

de buffer seleccionadas, aun cuando la estimación de abundancia no varíe. Por otro lado, el modelo de captura-recaptura espacialmente explícito utilizado en este trabajo no necesita especificar subjetivamente un área de muestreo. Adicionalmente el método utilizado hace uso de las posiciones de las estaciones de muestreo y aprovecha la información a través de los diferentes muestreos, lo cual es muy importante para mejorar las estimaciones en especies en las cuáles es difícil obtener buena cantidad de datos.

Teniendo en cuenta solo los resultados de Loma Blanca (LB06 y LB07), ya que ésta fue la única área donde se obtuvieron estimaciones simultáneas para las dos especies de félidos estudiadas, la densidad del gato del pajonal fue entre siete y 11 veces mayor que del gato andino. Si se hubiera utilizado un índice para medir la abundancia relativa (número de capturas/esfuerzo de captura medido en noches trampa) podríamos haber llegado a la conclusión de que el gato del pajonal es entre tres veces más abundante a igualmente abundante que el gato andino; finalmente, utilizando el número de individuos detectados (en lugar de número de capturas) como índice se hubiera concluido que es entre dos y cuatro veces más abundante. Lo mismo sucedería si se pretendiera monitorear una especie en el tiempo. Esto demuestra que los índices que no tienen en cuenta la probabilidad de detección podrían conducirnos a resultados sesgados y llevar por ejemplo a una sobreestimación de la abundancia de la especie más rara, con mayores riesgos para su conservación. Esto puede pasar en particular en casos como el estudiado, donde la especie menos abundante tiene mayor probabilidad de detección. Este efecto ya ha sido demostrado en situaciones donde se conoce inequívocamente el tamaño poblacional (Nichols 1986).

Hasta hace poco no se había podido aclarar si la aparente rareza del gato andino reflejara reales bajas abundancias poblacionales o fuera debida a una baja

detectabilidad de la especie (Marino, et al. 2010). Los resultados expuestos en este capítulo indican que en realidad la probabilidad de detección del gato andino es mayor a la del gato del pajonal y que es probable que el gato andino sea más raro de lo que se piensa, aún más teniendo en cuenta que se considera al área de muestreo particularmente buena para esta especie.

La aplicación de estas técnicas en diferentes áreas sería de importante ayuda en la comprensión de los patrones que rigen la abundancia de estos félidos y particularmente para contribuir con evidencias cuantitativas a la evaluación de su estado de conservación.

## Referencias

- Borchers, D. L. y M. G. Efford. 2008. Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics* **64**:377-385.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* **124**:255-279.
- Carbone, C., S. Christie, K. Conforti, T. Coulson, N. Franklin, J. R. Ginsberg, M. Griffiths, J. Holden, K. Kawanishi, M. Kinnaird, R. Laidlaw, A. Lynam, D. W. Macdonald, D. Martyr, C. McDougal, L. Nath, T. O'Brien, J. Seidensticker, D. J. L. Smith, M. Sunquist, R. Tilson y W. N. Wan Shahrudin. 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation* **4**:75-79.
- Carbone, C. y J. L. Gittleman. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* **295**:2273-2276.
- Caughley, G. y A. R. E. Sinclair. 1994. *Wildlife Ecology and Management* Blackwells, Oxford and Boston.
- Cavallini, P. 1994. Faeces count as an index of fox abundance. *Acta Theriologica* **39**:417-424.
- Conroy, M. J. y J. P. Carroll. 2009. *Quantitative conservation of vertebrates*. Wiley-Blackwell. Chichester, UK.
- Cuéllar, E., L. Maffei, R. Arispe y A. J. Noss. 2006. Geoffroy's cats at the northern limit of their range: activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **41**:169 - 177.
- de Oliveira, T. G., M. A. Tortato, L. Silveira, C. B. Kasper, F. D. Mazim, M. Lucherini, A. T. Jácomo, J. B. G. Soares, R. V. Marques y M. Sunquist. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. pp. 559-580 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo y C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* **270**:153-163.
- Dias, P. C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* **11**:326-330.
- Efford, M. G. 2004. Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* **106**:598-610.
- Foster, R. J. y B. J. Harmsen. 2012. A critique of density estimation from camera-trap data. *The Journal of Wildlife Management* *in press*.
- Gardner, B., J. A. Royle y M. T. Wegan. 2009. Hierarchical Models for Estimating Density from DNA Mark - Recapture Studies. *Ecology* **90**:1106-1115.



- Gardner, B., J. A. Royle, M. T. Wegan, R. E. Rainbolt y P. D. Curtis. 2010. Estimating Black Bear Density Using DNA Data From Hair Snares. *Journal of Wildlife Management* **74**:318-325.
- Gese, E. M. 2001. Monitoring of terrestrial carnivore populations. pp. 372-396 *en* J. L. Gittleman, D. W. Funk, D. W. Macdonald y R. K. Wayne, editores. *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ivan, J. S. 2011. Density, demography and seasonal movements of snowshoe hares in central Colorado. Ph. D. Thesis, Colorado State University, Fort Collins, USA.
- Jackson, R. M., J. D. Roe, R. Wangchuk y D. O. Hunter. 2005. Surveying snow leopard populations with emphasis on camera trapping: A handbook. The Snow Leopard Conservancy, Sonoma, USA.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* **79**:2852-2862.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 2002. Monitoring tigers and their prey: A manual for researchers, managers and conservationists in tropical Asia. Centre for Wildlife Studies, Bangalore, Karnataka, India.
- Karanth, K. U., J. D. Nichols, N. S. Kumar y J. E. Hines. 2006. Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture sampling. *Ecology* **87**:2925-2937.
- Kawanishi, K. y M. E. Sunquist. 2004. Conservation status of tigers in a primary rainforest of Peninsular Malaysia. *Biological Conservation* **120**:329-344.
- Kelly, M. J. y E. L. Holub. 2008. Camera trapping of carnivores: Trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist* **15**:249-262.
- Le Cam, L. 1990. Maximum likelihood; an introduction. *International Statistical Review* **58**:153-171.
- Linnell, J. D. C. y O. Strand. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions* **6**:169-176.
- Lucherini, M. y E. Luengos Vidal. 2003. Intraguild competition as a potential factor affecting the conservation of two endangered cats in Argentina. *Endangered Species Update* **20**:211-220.
- Lucherini, M., E. Luengos Vidal y M. J. Merino. 2008. How rare is the rare Andean cat? *Mammalia* **72**:95-101.
- Mackenzie, D. I., J. D. Nichols, N. Sutton, K. Kawanishi y L. L. Bailey. 2005. Improving inferences in population studies of rare species that are detected imperfectly. *Ecology* **85**:1101-1113.
- Maffei, L. y A. J. Noss. 2007. How small is too small? Camera trap survey areas and density estimates for ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica* **40**:71-75.

- Manfredi, C., L. Soler, M. Lucherini y E. B. Casanave. 2006. Home range and habitat use by Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in a wet grassland in Argentina. *Journal of Zoology* **268**:381-387.
- Marino, J., M. Lucherini, M. L. Villalba, M. Bennet, D. Cossios, A. Iriarte, P. Perovic y C. Sillero Zubiri. 2010. Highland cats: ecology and conservation of the rare and elusive Andean cat. pp. 581-592 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Marker, L. L., E. Fabiano y M. Nghikembua. 2009. The use of remote camera traps to estimate density of free ranging cheetahs in North-Central Namibia. *Cat News* **49**:22-24.
- Monterroso, P., J. C. Brito, P. Ferreras y P. C. Alves. 2009. Spatial ecology of the European wildcat in a Mediterranean ecosystem: dealing with small radio-tracking datasets in species conservation. *Journal of Zoology* **279**:27-35.
- Napolitano, C., M. Bennett, W. E. Johnson, S. J. O'Brien, P. A. Marquet, I. Barria, E. Poulin y A. Iriarte. 2008. Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology* **17**:678-690.
- Nichols, J. D. 1986. On the use of enumeration estimators for interspecific comparisons, with comments on "trappability" estimator. *Journal of Mammalogy* **67**:590-593.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-recapture models: using marked animals to study population dynamics. *Bioscience* **42**:94-102.
- Novaro, A. J., M. C. Funes, C. Rambeaud y O. Monsalvo. 2000. Calibración del índice de estaciones odoríferas para estimar tendencias poblacionales del zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) en Patagonia. *Mastozoología Neotropical* **7**:81-88.
- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White y D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* **62**:1-135.
- Parmenter, R. R., T. L. Yates, D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Dunnum, A. B. Franklin, M. T. Friggens, B. C. Lubow, M. Miller, G. S. Olson, C. A. Parmenter, J. Pollard, E. Rexstad, T. M. Shenk, T. R. Stanley y G. C. White. 2003. Small-mammal density estimation: A field comparison of grid-based vs web-based density estimators. *Ecological Monographs* **73**:1-26.
- Pereira, J. A., M. S. Di Bitetti, N. G. Fracassi, A. Paviolo, C. D. De Angelo, Y. E. Di Blanco y A. J. Novaro. 2010. Population density of Geoffroy's cat in scrublands of central Argentina. *Journal of Zoology* **283**:37-48.
- Perovic, P. G., S. R. Walker y A. J. Novaro. 2003. New records of the endangered Andean mountain cat in northern Argentina. *Oryx* **37**:374-377.
- Royle, A. J. y B. Gardner. 2010. Hierarchical spatial capture-recapture models for estimating density from trapping arrays. pp. 163-190 *en* A. F. O'Connell, J. D. Nichols y K. U.

- Karanth, editores. Camera traps in animal ecology. Methods and analyses. Springer, Tokyo, Dordrecht, Heidelberg, London, New York.
- Royle, J. A. y R. M. Dorazio. 2008. Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities. Academic Press, Bullington, MA, USA.
- Royle, J. A., R. M. Dorazio y W. A. Link. 2007. Analysis of multinomial models with unknown index using data augmentation. *Journal of Computational and Graphical Statics* **16**:67-85.
- Royle, J. A., J. D. Nichols, K. U. Karanth y A. M. Gopalaswamy. 2009. A hierarchical model for estimating density in camera trap studies. *Journal of Applied Ecology* **46**:118-127.
- Royle, J. A. y K. V. Young. 2008. A Hierarchical model for spatial capture-recapture data. *Ecology* **89**:2281-2289.
- Sadlier, L. M. J., C. C. Webbon, P. J. Baker y S. Harris. 2004. Methods of monitoring red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles*: are field signs the answer? . *Mammal Review* **34**:75-98.
- Sargeant, G. A., D. H. Johnson y W. E. Berg. 1998. Interpreting carnivore scent-station surveys. *The Journal of Wildlife Management* **62**:1235-1245.
- Sargeant, G. A., D. H. Johnson y W. E. Berg. 2003. Sampling designs for carnivore scent-station surveys. *The Journal of Wildlife Management* **67**:289-298.
- Smallwood, S. K. y C. Schonewald. 1998. Study design and interpretation of mammalian carnivore density estimates. *Oecologia* **113**:474-491.
- Smith, W. P., D. L. Borden y K. M. Endres. 1994. Scent-Station visits as an index to abundance of raccoons: An experimental manipulation. *Journal of Mammalogy* **75**:637-647.
- Soisalo, M. K. y S. M. C. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of a Jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* **129**:487-496.
- Thompson, W. L. 2004. Sampling Rare or Elusive Species: Concepts, Designs, and Techniques for Estimating Population Parameters. Island Press, Washington D.C.
- Trolle, M. y M. Kéry. 2003. Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy* **84**:607-614.
- Trolle, M. y M. Kéry. 2005. Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia* **69**:405-412.
- Villalba, L., M. Lucherini, S. R. Walker, D. Cossios, A. Iriarte, J. Sanderson, G. Gallardo, F. Alfaro, C. Napolitano y C. Sillero-Zubiri. 2004. El gato andino. Plan de acción para su conservación. Alianza Gato Andino, La Paz, Bolivia.

- Villalba, M. L., N. Bernal, K. Nowell y D. W. Macdonald. 2012. Distribution of two Andean small cats (*Leopardus jacobita* and *Leopardus colocolo*) in Bolivia and the potential impacts of traditional beliefs on their conservation. *Endangered Species Research* **16**:85-94.
- Walker, R. S., A. J. Novaro y J. D. Nichols. 2000. Consideraciones para la estimación de abundancia de poblaciones de mamíferos. *Mastozoología Neotropical* **7**:73-80.
- Walker, S. R., A. J. Novaro, P. G. Perovic, R. Palacios, E. Donadio, M. Lucherini, M. Pia y M. S. López. 2007. Diets of three species of Andean carnivores in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy* **88**:519-525.
- Wallace, R. B., H. Gomez, G. Ayala y F. Espinoza. 2003. Camera trapping for Jaguar (*Panthera onca*) in the Tuichi Valley, Bolivia. *Journal of Neotropical Mammalogy* **10**:133-139.
- Williams, B. K., J. D. Nichols y M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. Academic Press. San Diego.
- Wilson, G. J. y R. J. Delahay. 2001. A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Research* **28**:151-164.
- Wilson, K. R. y D. R. Anderson. 1985. Evaluation of two density estimators of small mammal population size. *Journal of Mammalogy* **66**:13-21.

# Capítulo cuatro

## Hábitos alimenticios

“No hay amor más sincero  
que el amor a la comida”

GEORGE BERNARD SHAW

## Introducción:

Los félidos son en general la Familia más especializada del orden Carnivora, lo que se ve reflejado en la menor amplitud de su nicho trófico comparado con otras familias de este orden (Fernández Salvador 1996; Nowak 2005). La alimentación, y por consecuencia, la disponibilidad de presas, es un factor fundamental en la vida de los carnívoros y en muchos casos una de las  $n$  dimensiones de su nicho ecológico más limitantes (Harmsen 2006); por ejemplo ha sido demostrado que la mayor amenaza a la conservación del tigre es la reducción poblacional de sus presas (Karanth y Stith 1999; Karanth, et al. 2004). Por esto, los requerimientos dietarios de una especie son un aspecto fundamental a conocer para interpretar los demás aspectos de su ecología y poder tomar decisiones de conservación y manejo, así como investigar las potenciales interacciones competitivas entre especies simpátricas (Jaksic, et al. 1992; Marucco, et al. 2008).

Existen básicamente tres métodos para el análisis de los hábitos alimenticios de una especie en condiciones no controladas: el análisis de contenido estomacal, el análisis de muestras fecales y la observación directa. El primer método tiene la desventaja de que usualmente requiere sacrificar el animal y se le suman los sesgos relacionados al tipo de captura que se realiza del animal (Litvaitis 2000), aunque tiene la ventaja de que el alimento puede observarse sin estar totalmente digerido. El método de observación directa ha sido utilizado principalmente en herbívoros o grandes carnívoros en lugares abiertos y se limita generalmente a observaciones diurnas y especies relativamente fáciles de detectar, adicionalmente la presencia del observador podría afectar tanto al depredador como a sus presas (Mills 1992; Litvaitis 2000). Finalmente mediante el análisis de las heces se observan los restos de los alimentos

que son eliminados después de haberse completado el proceso de digestión, lo cual dificulta la identificación del material consumido. La principal ventaja de este método es que es una técnica no invasiva, que permite realizar estudios de especies elusivas de las que no pueden realizarse observaciones y que permite obtener un tamaño muestral relativamente grande, potencialmente de muchos individuos de forma relativamente rápida y económica (Hockman y Chapman 1983; Reynolds y Aebischer 1991; Cavallini y Volpi 1996).

En el primer análisis de los hábitos alimenticios de los carnívoros Altoandinos (*L. jacobita*, *L. colocolo*, y *P. culpaeus*; Walker, et al. 2007), el cual incluyó muestras de diferentes áreas del centro oeste y noroeste de la Argentina, se encontró un gran solapamiento trófico, en cuanto las tres especies consumían los mismos recursos aunque en diferentes proporciones. El gato andino resultó tener el nicho trófico más acotado, con una gran especialización en los chinchillones (*Lagidium vizcacia*). Dado que el trabajo antes mencionado incluye muestras obtenidas en diferentes áreas alejadas entre sí, y, por lo tanto, abarca poblaciones sujetas a muy diferentes factores ambientales (p. ej. disponibilidad de presas), las diferencias o similitudes encontradas podrían estar fuertemente influenciadas por estos factores. Por esto es de gran interés determinar la composición de la dieta en un área específica.

Se encontró que la dieta del gato andino en el centro y noroeste de la Argentina estuvo compuesta principalmente por roedores cricetinos (46% del total de los ítems), chinchillones (37%) y aves sin identificar (14%) (Walker, et al. 2007). La dieta del gato del pajonal en el centro y noroeste de la Argentina comprendió roedores cricetinos y tucos-tucos (*Ctenomys* sp) en igual medida (22%), seguidos por pericotes (*Phyllotis* sp) y aves no identificadas (13 y 11% respectivamente), (Walker, et al. 2007).

Los estudios de dieta son en algunos casos realizados a partir de muestras tomadas durante un período de tiempo acotado; este tipo de muestreo puede tener sesgos, al tratar de representar la dieta de una especie en un determinado lugar, debido a fluctuaciones temporales en la abundancia de presas, las cuales pueden ser de naturaleza estacional o fortuita. En este estudio se pretende describir la dieta del de los pequeños félidos analizando muestras colectadas en una región limitada a lo largo de 21 meses con el objetivo de minimizar los sesgos antes mencionados. Por otra parte las condiciones ambientales de los Altos Andes favorecen la preservación de las heces, pudiendo mantenerse en buen estado por más de un año (obs. pers.), por lo que de esta forma el período muestreado se amplía de manera importante.

## **Método:**

### **Muestreo:**

Si bien recolectaron muestras durante todas las campañas mencionadas en el Capítulo 2 para el análisis de hábitos alimenticios solo se utilizaron las muestras provenientes del área Loma Blanca (Figura 4-1). Éstas se recolectaron a lo largo de recorridas de búsqueda de evidencias indirectas y durante la realización de transectas de búsqueda de evidencias de carnívoros.

En cada hallazgo se tomó la posición y se recolectaron datos de hábitat. Las heces fueron recolectadas utilizando una pinza y se colocaron individualmente en sobres rotulados.

Posteriormente los sobres fueron almacenados en bolsas de nylon con silica-gel para extraer la humedad de las heces y evitar la formación de hongos.

Se utilizaron el olor y características morfológicas para diferenciar las heces de pequeños félidos de las de los demás carnívoros (zorro, puma, hurón o zorrino)



(Manfredi, et al. 2004; Murdoch, et al. 2010). Para la identificación a nivel específico de las heces de pequeños félidos se realizó un análisis a nivel molecular, del ADN contenido en las células que se desprenden de las paredes del intestino y pueden encontrarse en la parte externa de la hez (Cossíos y Angers 2006). Una porción del ADN mitocondrial fue amplificada por medio de la técnica de PCR (*Polymerase Chain Reaction*) y patrones de RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*) fueron usados para distinguir las especies (Cossíos y Angers 2006). Este análisis fue realizado por Daniel Cossíos (Université de Montréal, Canadá) como parte de su tesis doctoral.

**Procesado de muestras:**

Las heces se pusieron en remojo en agua durante 15 minutos para facilitar el disgregado, luego se lavaron bajo agua con un tamiz de poros pequeños (0,5 mm), lo que permitió remover los restos de sangre y facilitar la disgregación.

Los restos disgregados se separaron en diferentes categorías y sub-categorías (Tabla 4-1).

Clase	Sub-clase
Vertebrados	Micromamíferos
	Macromamíferos
	Reptiles
	Aves
Invertebrados	
Vegetales	Hojas
	Semillas

Tabla 4-1. Categorías de ítems alimenticios utilizadas en el estudio de la dieta de los carnívoros altoandinos.

La subclase Micromamíferos incluye mayormente pequeños roedores y marsupiales de un peso menor a 1 kg y la clase Macromamíferos a los mayores a 1 kg.

Dentro de cada una de las clases se trató de identificar los restos a nivel de género o especie donde fue posible. Para esto se compararon los molares encontrados con colecciones de referencia. También se analizó la morfología de los pelos hallados en las heces, analizando a nivel macroscópico diferencias en color, patrones de largo, ancho y textura. Para la observación a nivel microscópico se montaron preparados (o impresiones) en esmalte transparente para uñas para ser observados al microscopio, y así poder observar los patrones medulares y cuticulares (Vázquez, et al. 2000).

Luego de la identificación al mayor nivel de resolución posible, los diferentes ítems se agruparon en “clases funcionales”, las cuáles no respondieron a un ordenamiento taxonómico ni filogenético, sino a un agrupaciones según la características ecológicas de cada especie, como patrones de actividad, hábitat de ocurrencia y(o) tamaño.

#### **Análisis de los datos:**

Con el objetivo de identificar si la cantidad de muestras fue adecuada para describir los hábitos alimenticios de la especie, se realizaron curvas incrementales (Foster, et al. 2010), las cuáles describen el aumento en el número de ítems detectados a medida que aumenta el tamaño muestral. Para esto se hicieron clases incrementales, aumentando en tres el número de ítems a cada paso (1, 4, 7, 10...  $N$ ), y mediante remuestreo ( $n=1000$ ) se calcularon la media y cuantiles de 95%. Estas curvas se realizaron tanto con los ítems a la máxima resolución posible como utilizando las clases funcionales.

Si bien los estudios de dieta analizados a partir de biomasa consumida tienen mayor significación ecológica (Klare, et al. 2011), estos métodos, en el caso de basarse en el

análisis de muestras fecales, deben utilizar factores de conversión para transformar la cantidad de restos encontrados en las heces en la biomasa que si no están formulados para la especie en estudio o una muy similar producen muchos sesgos (Rühe, et al. 2008). Las especies más similares con las que se cuenta con factores de conversión son el lince (*Lynx lynx*, Rühe, et al. 2007) y el bobcat (*Lynx rufus*, Baker, et al. 1993), especies que tienen una masa de un 50-100% mayor que las especies en estudio, aunque Klare et al. (2011) consideran que se cuenta con los modelos suficientes para la familia Felidae. Si bien sería importante realizar un análisis basado en biomasa en el futuro, debido al bajo número de muestras en este estudio, se consideró que el uso de factores de conversión podría introducir demasiados sesgos en los resultados, por lo que se utilizaron las frecuencias de ítems.

Se decidió utilizar el análisis mediante frecuencias, que es uno de los más utilizados en la bibliografía (Klare, et al. 2011) y permite una comparación objetiva con diferentes especies y áreas de estudio (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008; Marino, et al. 2010). Se calculó la Frecuencia de Ocurrencia Absoluta (FA), es decir el número de heces que contienen un ítem presa determinado sobre el total de las muestras analizadas, por cien (Cavallini y Volpi 1996; Walker, et al. 2007), y la Frecuencia de Ocurrencia Relativa (FR), calculada como la frecuencia de un ítem sobre el número total de ítems por 100. La FR depende del nivel taxonómico empleado (Cavallini y Volpi, 1996). Tanto la FA como la FR se calcularon para ambos niveles de resolución (a nivel de especie en donde fue posible y de clase funcional).

Se estimaron también la amplitud y superposición de nicho trófico para ambos niveles de resolución. Para la amplitud se utilizó el índice de Levins (1968):

$$B = \frac{1}{\sum_{j=1}^N P_j^2}$$

Donde  $j$  hace referencia a un ítem determinado y  $P_j$  es la proporción de muestras en la que se encontró el ítem  $j$ . Este índice varía entre uno y  $N$  (número de ítems), el valor será de uno cuando la especie consuma un solo ítem, correspondiendo con la mínima amplitud de nicho trófico; cuando todos los ítems sean utilizados en la misma proporción el valor del índice será de  $N$ , siendo esta la máxima amplitud de nicho trófico.

Para una mejor comparación de los resultados el índice de Levins fue estandarizado entre cero y uno (Colwell y Futuyma 1971).

$$B_{est} = \frac{(B - 1)}{(nro. de items - 1)}$$

Para la superposición de nicho trófico entre ambas especies se calculó el índice de Pianka (1973).

$$O = \frac{\sum_{j=1}^N P_{ji} \times P_{jk}}{\sqrt{\sum_{j=1}^N P_{ji}^2 \times \sum_{j=1}^N P_{jk}^2}}$$

Donde  $i$  y  $k$  hacen referencia a las dos especies que se está comparando,  $P_{ji}$  es la proporción de los ítems  $j$  usados por la especie  $i$ , mientras que  $P_{jk}$  es la proporción de los ítems  $j$  usados por la especie  $k$ .

Este índice puede tomar valores de entre cero y uno, correspondiendo valores de cero cuando la superposición de nicho trófico es nula y uno cuando la superposición es completa.

Para todos los índices calculados se estimaron intervalos de confianza mediante técnicas de remuestreo (Krebs 1999; Home y Jhala 2009).

### Resultados:

El número total de heces de carnívoros que se han hallado a lo largo de los diferentes muestreos es de 1451, de los cuáles correspondieron 675 a pequeños félidos, 692 a zorro, 7 a hurón, 7 a zorrino y 70 a puma. Si bien se recolectó un gran número de muestras, debido al elevado costo de los análisis genéticos, éstos solo se realizaron para una porción de aquellas previamente identificadas como pertenecientes a pequeños félidos.

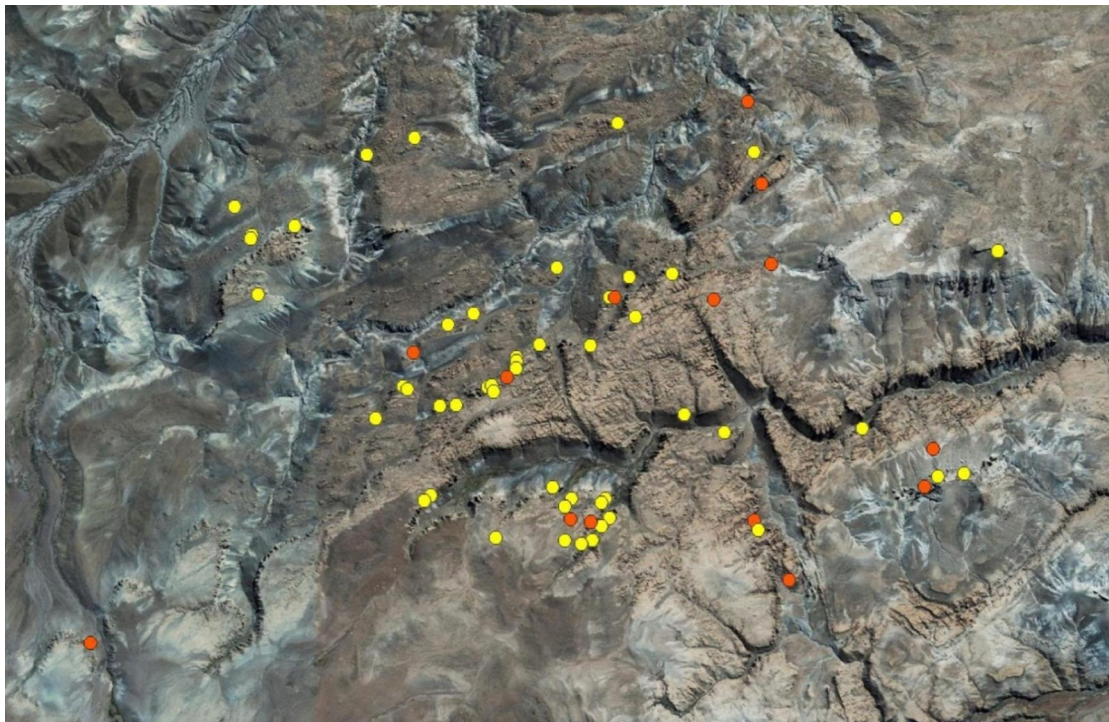


Figura 4-1 Distribución espacial de las muestras fecales analizadas, amarillo GP, naranja GA. Escala 1:50000.

En general las heces de félidos fueron encontradas en letrinas (en algunos casos de más de 100 heces), por lo que podría haberse asumido que pertenecían todas a la misma especie (Walker, et al. 2007), bastando con realizar análisis genéticos a una

sola muestra; éste método se descartó ya que en el 9,1% de los casos en que se analizaron dos heces por letrina (N=11) se registraron ambas especies de félidos; además se encontró un porcentaje igual de detecciones de gato del pajonal y zorro en la misma letrina. Otros autores también han encontrado letrinas mixtas para estas especies (Marino, et al. 2010). Esto, sumado a la baja frecuencia de heces de gato andino encontradas, redujo ulteriormente el número de muestras disponibles para el análisis. Como resultado, el estudio fue basado en 70 heces de gato del pajonal y 15 de gato andino, todas provenientes del área Loma Blanca (Capítulo 2).

Las especies detectadas en el total de muestras y el modo en que fueron configuradas las clases funcionales se presentan en la Tabla 4-2. La clase OR correspondió a roedores y marsupiales nocturnos de alrededor de 100-150mm de cuerpo (Kramer y Birney 2001; Napolitano, et al. 2008); la clase CL correspondió a roedores diurnos de un largo de alrededor de 60-70 mm (Iriarte 2008; Napolitano, et al. 2008); GM incluyó solo a cuises (*Galea musteloides*), roedores diurnos de 170-250 mm que habitan en laderas con alta cobertura vegetal (Iriarte 2008), lo que en el área de muestreo coincide con la cercanía de vegas; RN englobó a las especies de roedores *Abracoma cinerea* y *Octodontomys gliroides*, de mayor tamaño a los anteriores (entre 150 a 200mm), nocturnos y habitantes de roquedales (Iriarte 2008); la clase CH fue sólo compuesta por chinchillones; la clase correspondiente a las aves (AV), estuvo compuesta por aves de pequeño tamaño, probablemente passeriformes y en menor medida *Bolborrhynchus* spp, y no se detectaron especies que potencialmente, dadas sus características ecológicas y tamaño, pudieran conformar otra clase, como podrían ser perdices o flamencos; la clase VG engloba a los vegetales encontrados, mayormente hojas, que, si bien se incluyen en la Tabla 4-2, fueron excluidos de los

análisis por que se consideró que fueron ingeridos accidentalmente junto con las presas (Walker, et al. 2007).

Los gráficos incrementales (Figura 4-2) muestran como aumenta la probabilidad de detectar cierto número de ítems al aumentar el tamaño muestral. Puede observarse que la curva se estabiliza para el análisis de clases funcionales para el gato del pajonal, y en menor medida para el análisis a la mayor resolución. Por otro lado no parece llegarse a la estabilidad en ninguna de las dos opciones de resolución para el gato andino.

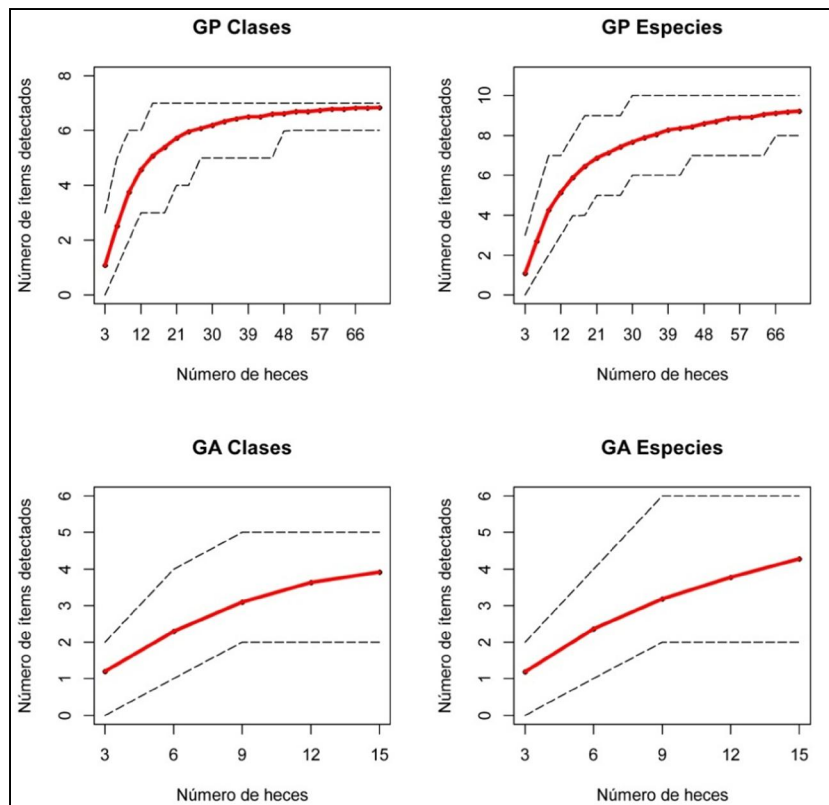


Figura 4-2 Gráficos incrementales del número de ítems alimentarios en función del número de muestras obtenidos por remuestreo. Las líneas punteadas representan el espacio intercuantílico del 95% del remuestreo. GP Clases: gato del pajonal utilizando las clases funcionales; GP Especies: gato del pajonal al mayor nivel de resolución; GA Clases: gato andino utilizando las clases funcionales; GA Especies: gato andino al mayor nivel de resolución.

El número medio de ítems por hez fue de 1,28 para el gato del pajonal y de 1,15 para el gato andino. En el 73,9% de las heces de gato del pajonal se encontró un individuo depredado, en el 23,9% dos individuos y en el 2,2% tres individuos. Para el gato andino se encontró un individuo depredado en el 84,6% de las heces y dos en el 15,4%.

Items	Clase Funcional	Gato andino			Gato del pajonal		
		n	FR	FA	n	FR	FA
<i>Akodon albiventer</i>	CL	0	0	0	7	9,3	10
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	OR	10	55,5	66,7	24	32	34,3
<i>Octodontomys gliroides</i>	RN	1	5,5	6,7	2	2,7	2,9
<i>Galea musteloides</i>	GM	1	5,5	6,7	12	16	17,1
<i>Thylamys pallidior</i>	OR	0	0	0	5	6,7	7,1
<i>Lagidium viscacia</i>	CH	4	22,2	26,7	15	19,5	21,4
<i>Abrocoma cinerea</i>	RN	1	5,5	6,7	2	2,7	2,9
<i>Andinomys edax</i>	OR	0	0	0	1	1,3	1,4
<i>Calomys sp.</i>	CL	1	5,5	6,7	0	0	0
Reptiles	RE	0	0	0	2	2,7	2,9
Aves	AV	0	0	0	7	9,3	10
Vegetales	VG				48		
N° total de ítems		18			77		
N° total de heces		15			70		

Tabla 4-2 Composición de la dieta del gato andino y gato del pajonal, al mayor nivel de resolución. n: número de muestras donde el ítem fue encontrado, FR: frecuencia relativa del ítem, FA: frecuencia absoluta del ítem. Para cada ítem se especifica en que clase funcional fue incluido.

Las frecuencias de ocurrencia y frecuencias relativa se muestran en las Tablas 4-2 y 4-3, para el mayor nivel de resolución y utilizando las clases funcionales respectivamente. Se observa que ambas especies tienen una alta frecuencia de la especie *Phyllotis xanthopygus* (OR en el análisis de clases funcionales) seguido,



también en ambas especies, por *Lagidium viscacia* (CH en el análisis de clases funcionales).

Clase Funcional	Gato andino			Gato del pajonal		
	n	FR	FA	n	FR	FA
OR	10	55,6	66,7	29	39,2	41,4
CL	1	5,6	6,7	7	9,5	10,0
CH	4	22,2	26,7	15	19,7	21,4
GM	1	5,6	6,7	12	16,2	17,1
RN	2	11,1	13,3	4	5,4	5,7
RE	0	0	0	2	2,7	2,9
AV	0	0	0	7	9,5	10
VG	2			48		
N° total de ítems	18			76		
N° total de heces	15			70		

Tabla 4-3 Composición de la dieta del gato andino y gato del pajonal utilizando las clases funcionales descritas en la Tabla 4.2. n: número de muestras donde el ítem fue encontrado, FR: frecuencia relativa del ítem, FA: frecuencia absoluta del ítem.

La amplitud de nicho trófico estimada por medio del índice de Levins resulto ser mucho menor para el gato andino, tanto con el análisis al mayor nivel de resolución como con las clases funcionales (Tabla 4-4).

	Clases funcionales		Especies	
	GA	GP	GA	GP
B	1,81 (1,11-2,88)	3,71 (2,53-5,37)	1,87 (1,13-3,20)	4,54 (3,00-6,61)
B <sub>est</sub>	0,20	0,45	0,17	0,39
O	0,89 (0,77-0,97)		0,82 (0,67-0,94)	

Tabla 4-4. Índices de amplitud y solapamiento de nicho trófico, con sus respectivos intervalos de confianza (entre paréntesis), para las dos especies de félidos y las dos resoluciones estudiadas. B: índice de Levins, B<sub>est</sub>: índice de Levins estandarizado; O: índice de Pianka; GA: gato andino; GP: gato del pajonal.

## Discusión:

Si bien el número de muestras fue bajo, según muestran los gráficos incrementales, el número sería adecuado para la descripción del nicho trófico del gato del pajonal, más aún si se consideran los grupos funcionales que podrían tener mayor significado ecológico. Con el gato andino el panorama es un poco menos alentador ya que no puede observarse que la curva se halla estabilizado, aunque por otro lado los intervalos de confianza superiores llegan al máximo aproximadamente a la mitad del gráfico, lo que podría indicar que se está cerca de la estabilidad. Adicionalmente, se ha encontrado que en lugares con baja biodiversidad el número de muestras necesario para detectar los ítems alimenticios es bastante bajo (Foster, et al. 2010), lo que confiere un poco más de peso a los resultados encontrados, sobre todo teniendo en cuenta que se están haciendo inferencias acerca de especies “raras”, donde la regla son los conjuntos de datos exiguos. De todos modos se necesitarían más muestras para confirmar la confiabilidad de los resultados obtenidos, Dado que al momento de la presentación de esta tesis no se cuenta con más muestras identificadas molecularmente, algunas de las conclusiones deberán ser tomadas con una precaución aún mayor a la que habitualmente se tiene.

Es importante tener en cuenta, al momento de realizar comparaciones, que los estudios previos en la ecología trófica de estas especies (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008) presentan una visión amplia de la alimentación de estas especies, un acercamiento muy significativo en la comprensión de la ecología de las especies a una escala global ya que se trata de trabajos a gran escala y que sin embargo, al adoptar un esfuerzo de muestreo distribuido sobre un área muy grande de

manera no balanceada podría causar la dilución de algunos efectos en comparación con un estudio a una escala local como el presente.

En este área de estudio, los datos indican que las dietas tanto del gato andino como del gato del pajonal estuvieron constituidas casi exclusivamente por vertebrados mamíferos, en particular roedores.

Dentro de los roedores predominaron las especies de pequeño tamaño, entre las cuales el más consumido por ambos félidos fue el género *Phyllotis*. Este género fue también el género más representado en muestreos de roedores realizados en la misma zona (Reppucci, et al. 2010). Esto sugiere que el alto aporte en la dieta estaría relacionado con la abundancia de esta presa. La alta proporción de *Phyllotis* en la dieta de ambas especies se contradice con lo hallado en el único estudio anterior sobre estas especies en Argentina (Walker, et al. 2007). En este trabajo el género *Phyllotis* se encontró presente en menos del 1% de las heces de gato andino y en el 13,4% de gato del pajonal. Para el norte de Chile se encontraron resultados más similares a los de este estudio encontrándose en el 33,3% de las heces analizadas de gato andino y el 22% de las de gato del pajonal (Napolitano, et al. 2008; Marino, et al. 2010). El género *Galea* no fue encontrado por los autores mencionados, mientras que en el presente estudio se encontró en un 17,1% de las heces de gato del pajonal y un 6,7% de las de gato andino.

*Ctenomys* (género cuyos miembros son conocidos como tuco-tucos) fue el segundo ítem más frecuentemente consumido por el gato del pajonal en el estudio de Walker et al. (2007). Si bien pueden encontrarse indicios de estos roedores en nuestra área de estudio, la abundancia parece ser baja y en muchos casos asociada a elementos antrópicos como caminos o casas (obs. pers.), éstos no aparecieron restos en la dieta; esto podría deberse a que los tuco-tucos suelen habitar en áreas de suelo arenoso en

planicies (Redford y Eisenberg 1992) y no en los roquedales, que se supone son las áreas más utilizadas por los félidos (Lucherini, et al. 2008; Marino, et al. 2010).

Las diferencias existentes entre ambos trabajos pueden deberse al gran área utilizada para la recolección de heces por Walker et al. (2007), que incluyó las provincias de Jujuy, Catamarca, San Juan y La Rioja, ya que la disponibilidad de presas en los diferentes lugares puede variar, y esto se vería reflejado en la dieta de los animales que habitan las diferentes áreas. Lo mismo ocurre en el caso del trabajo de Napolitano et al. (2008), en el cual también se abarcaron áreas alejadas y con diferentes características entre sí.

Otra diferencia importante que se encontró con los estudios precedentes (Walker, et al. 2007, para Argentina ; Napolitano, et al. 2008, para Chile ; Viscarra Siñani 2008, para Bolivia), es la presencia relativamente baja del chinchillón en la dieta de ambos félidos encontrada en el presente trabajo, el cual fue abundante en las muestras analizadas por aquellos autores y es considerado como una de las principales presas del gato andino. Esto puede deberse a diferencias en las técnicas de análisis de heces o es posible que se trate de una diferencia que refleje una alta disponibilidad de pequeños roedores en el área de estudio. Por otro lado, siendo *L. viscacia* un animal relativamente grande, puede suceder que estos pequeños félidos coman principalmente sus partes blandas sin ingerir huesos, dientes y pelos (Rühe, et al. 2008), por lo que sería más difícil detectarlos, aun cuando, por supuesto, esto no explica las diferencias ya que tendría un efecto similar en todos los estudios.

Si bien los chinchillones tuvieron una baja representación en las muestras, se destaca que por su masa corporal mucho mayor a la de los demás ítems, reviste gran importancia en la dieta de los félidos en estudio. De igual manera, pero en menor medida (dado su menor biomasa) deben considerarse a *Galea* para el caso del gato del

pajonal y *Octodontomys gliroides* y *Abracomia cinerea* para el gato andino como presas más importantes de lo que sugiere su ocurrencia.

El gato andino resultó tener un nicho trófico más acotado que el gato del pajonal, lo cual concuerda con el trabajo de Napolitano et al. (2008), pero difiere del trabajo de Walker et al. (2007), en el cual las dos especies tienen amplitudes muy similares. La superposición de nicho entre las especies fue grande, siendo el valor obtenido del índice de Pianka muy similar al reportado por Walker et al. (2007) y Napolitano et al. (2008).

Podemos concluir que, en nuestra área de estudio, ambos félidos tienen una dieta constituida casi exclusivamente por roedores y una superposición de nicho muy alta, lo cual es de gran importancia desde el punto de vista de la conservación del gato andino, también porque este último resultó tener un nicho trófico mucho más acotado.

## Referencias

- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. R. Sauer, J. E. Hines y K. H. Pollock. 1998. Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* **79**:1018-1028.
- Cavallini, P. y T. Volpi. 1996. Variation in the diet of the red fox in a Mediterranean area. *Revue de Ecologie — la terre et la vie* **51**:173-189.
- Colwell, R. K. y D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* **52**:567-576.
- Cossios, E. D. y B. Angers. 2006. Identification of Andean felid feces using PCR-RFLP. *Mastozoología Neotropical* **13**:239-244.
- Fernández Salvador, R. 1996. Definición de las familias del orden *Carnivora*. pp. 17-44 en R. García-Perea, R. Baquero, R. Fernández Salvador y J. Gisbert, editores. *Carnívoros: Evolución, ecología y conservación*. MNCN, SECEM, Madrid, España.
- Foster, R. J., B. J. Harmsen y C. P. Doncaster. 2010. Sample-size effects on diet analysis from scats of jaguars and pumas. *Mammalia* **74**:317-321.
- Harmsen, B. J. 2006. The use of camera traps for estimating abundance and studying the ecology of jaguars (*Panthera onca*). PhD Thesis. University of Southampton, Southampton, UK.
- Hockman, G. J. y J. A. Chapman. 1983. Comparative feeding habits of red foxes (*Vulpes vulpes*) and grey foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in Maryland. *The American Midland Naturalist* **110**:276-285.
- Home, C. y Y. V. Jhala. 2009. Food habits of the Indian fox (*Vulpes bengalensis*) in Kutch, Gujarat, India. *Mammalian Biology - Zeitschrift fur Säugetierkunde* **74**:403-411.
- Iriarte, A. 2008. *Mamíferos de Chile*. Lynx Ediciones. Barcelona, España.
- Jaksic, F. M., P. Feisinger y J. E. Jiménez. 1992. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid Neotropical site. *Oikos* **67**:87-96.
- Karanth, K. U., J. D. Nichols, N. S. Kumar, W. A. Link y J. E. Hines. 2004. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**:4854-4858.
- Karanth, K. U. y B. M. Stith. 1999. Prey depletion as a critical determinant of tiger population viability. pp. 100-113 en J. Seidensticker, S. Christie y P. Jackson, editores. *Riding the tiger: tiger conservation in human-dominated landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Klare, U., J. F. Kamler y D. MacDonald. 2011. A comparison and critique of different scat analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal Review* **41**:294-312.

- Kramer, K. y E. Birney. 2001. Effect of light intensity on activity patterns of patagonian leaf-eared mice, *Phyllotis xanthopygus*. *Journal of Mammalogy* **82**:535-554.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman, Menlo Park, California, USA.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments* Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Litvaitis, J. A. 2000. Investigating food habits of terrestrial vertebrates. pp. 165-190 *en* L. Boitani y R. Fuller, editores. *Research techniques in animal ecology. Controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, USA.
- Lucherini, M., E. Luengos Vidal y M. J. Merino. 2008. How rare is the rare Andean cat? *Mammalia* **72**:95-101.
- Manfredi, C., M. Lucherini, A. D. Canepuccia y E. B. Casanave. 2004. Geographical variation in the diet of Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in Pampas grassland of Argentina. *Journal of Mammalogy* **85**:1111.
- Marino, J., M. Lucherini, M. L. Villalba, M. Bennet, D. Cossios, A. Iriarte, P. Perovic y C. Sillero Zubiri. 2010. Highland cats: ecology and conservation of the rare and elusive Andean cat. pp. 581-592 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Marucco, F., D. H. Pletscher y L. Boitani. 2008. Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: Wolves in the Alps as a case study. *Journal of Mammalogy* **89**:665-663.
- Mills, M. G. L. 1992. A comparison of methods used to study food habits of large African carnivores. pp. 1112-1124 *en* D. R. McCullough y B. Barrett, editores. *Wildlife 2001: Populations*. Elsevier, New York, USA.
- Murdoch, J. D., T. Munkhzul, S. Buyandelger, R. P. Reading y C. Sillero-Zubiri. 2010. Seasonal food habits of corsac and red foxes in Mongolia and the potential for competition. *Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde* **75**:36-44.
- Napolitano, C., M. Bennett, W. E. Johnson, S. J. O'Brien, P. A. Marquet, I. Barria, E. Poulin y A. Iriarte. 2008. Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology* **17**:678-690.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-recapture models: using marked animals to study population dynamics. *Bioscience* **42**:94-102.
- Nichols, J. D. y K. H. Pollock. 1983. Estimating taxonomic diversity, extinction rates, and speciation rates from fossil data using capture-recapture models. *Paleobiology*:150-163.
- Nowak, R. M. 2005. *Walker's carnivores of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and Londres.

- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**:53-74.
- Redford, K. H. y J. F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics, Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. . The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Reynolds, J. C. y N. J. Aebischer. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review* **21**:97-122.
- Rühe, F., T. Burmester y M. Ksinsik. 2007. Data for estimating eaten prey masses from Eurasian lynx *Lynx lynx* scats in Central and East Europe. *Acta Theriologica* **52**:317-322.
- Rühe, F., M. Ksinsik y C. Kiffner. 2008. Conversion factors in carnivore scat analysis: sources of bias. *Wildlife Biology* **14**:500-506.
- Vázquez, D. E., P. G. Perovic y A. A. de Olsen. 2000. Patrones cuticulares y medulares de pelos de mamíferos del noroeste argentino (Carnivora y Artiodactyla). *Mastozoología Neotropical* **7**:131-147.
- Villalba, L., M. Lucherini, S. R. Walker, D. Cossíos, A. Iriarte, J. Sanderson, G. Gallardo, F. Alfaro, C. Napolitano y C. Sillero-Zubiri. 2004. El gato andino. Plan de acción para su conservación. Alianza Gato Andino, La Paz, Bolivia.
- Viscarra Siñani, M. E. 2008. Evaluación de la distribución, densidad y dieta de carnívoros de cuatro tipos de hábitats en un área de la provincia Sud Líped (Potosí-Bolivia). Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Walker, S. R., A. J. Novaro, P. G. Perovic, R. Palacios, E. Donadio, M. Lucherini, M. Pía y M. S. López. 2007. Diets of three species of Andean carnivores in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy* **88**:519-525.
- Yensen, E. y K. L. Seymour. 2000. *Oreailurus jacobita*. *Mammalian Species* **664**:1-6.



# Capítulo cinco

Patrones de uso del  
tiempo y espacio

“La mayoría de la gente normal hace  
lo que sea para evitar una pelea.”

TYLER DOURDEN

## Introducción

Los patrones de actividad de una especie son una importante dimensión de su nicho ecológico. El conocimiento de los mismos es importante para la comprensión de la biología y ecología de la especie y puede ser de utilidad para la creación de planes de manejo y conservación (Hwang y Garshelis 2007).

Los patrones de actividad pueden estar determinados por diferentes factores; abióticos, como intensidad lumínica y temperatura (p. ej. Nielsen 1984; Patterson, et al. 1999) y bióticos, como, por ejemplo, los factores fisiológicos, las interacciones inter e intraespecíficas (p. ej. Bunnell y Harestad 1990; O'Donoghue, et al. 1998), y los disturbios antropogénicos (p. ej. Van Dyke, et al. 1986; Paviolo, et al. 2009).

Particularmente, los patrones de actividad de los carnívoros suelen mostrar sincronización con el momento de mayor vulnerabilidad de sus principales presas (Theuerkauf, et al. 2003).

Históricamente, el estudio de los patrones de actividad de las especies ha sido fuertemente afectado por el tipo de muestreo. Los métodos basados en observaciones directas tienen la limitación de que la detección puede variar a lo largo del día, o por el tipo de comportamiento de la especie, y que la presencia del observador puede afectar el comportamiento del animal (Macdonald, et al. 2010). Aunque en algunos casos particulares han sido exitosos (e.g Sliwa 2004), los estudios mediante observaciones en félidos son en general inviables (Macdonald, et al. 2010).

Uno de los métodos más utilizados para estudiar los patrones de actividad en carnívoros es la telemetría. Esta técnica permite detectar el movimiento mediante la fluctuación de la señal o mediante sensores de movimiento implementados en los radiotransmisores y/o la distancia entre triangulaciones consecutivas. Las desventajas de estos métodos son que pequeñas interferencias en la señal causadas

por diferentes motivos pueden ser malinterpretadas como fluctuaciones en la señal atribuibles a movimiento y que el nivel de fluctuación que se considera como movimiento es subjetivo y puede cambiar con el operador. Además, es difícil discernir entre movimiento sedentario (p. ej. acicalamiento) y desplazamiento (Wagner, et al. 2001), aún con la ayuda de los sensores de movimiento. Finalmente, las triangulaciones sucesivas requieren gran esfuerzo, lo que lleva a un número final de observaciones muy bajo. Aunque algunas de estas desventajas pueden ser mejoradas con calibración intensiva con animales en cautiverio (Janis, et al. 1999) o con el uso de collares con GPS o satelitales que permiten obtener una gran cantidad de posiciones, los estudios de los patrones de actividad mediante telemetría están en general asociados a un número de individuos relativamente bajo y en algunos casos se ha detectado que el radiotransmisor modifica el comportamiento de los animales (Murray y Fuller 2000).

Por otro lado el trampeo fotográfico ha sido utilizado satisfactoriamente para el estudio de los patrones de actividad por varios autores (p. ej. Smythe 1978; van Schaik y Griffiths 1996; Bridges, et al. 2004), es una técnica no intrusiva que no modifica el comportamiento de los animales y que detecta a los mismos solo en condiciones de desplazamiento (Bridges, et al. 2004; Kucera y Barrett 2011), siendo este tipo de actividad el más interesante desde el punto de vista ecológico ya que se relaciona, por ejemplo, con el acceso a los recursos o el riesgo de depredación (Bridges, et al. 2004). Otra ventaja es que potencialmente todos los individuos que utilizan el área de muestreo pueden ser detectados.

Si bien la mayoría de los félidos son de hábitos nocturnos (Nowak 2005; Macdonald, et al. 2010), existen varias especies con actividad diurna o crepuscular (Macdonald, et al. 2010). En cuanto a las especies en estudio, Silveira et al. (2005) reportan que el gato

del pajonal tiene un comportamiento principalmente diurno con alguna actividad crepuscular y ocasionalmente nocturna, mientras que Lucherini et al. (2009) encontraron casi un 71% de actividad nocturna para la especie. En el mismo trabajo se reporta para el gato andino actividad diurna y crepuscular del 28 y 34% respectivamente, siendo la actividad nocturna (38%) casi la mitad de la del gato del pajonal.

Los patrones de actividad de algunos mamíferos en relación a la fase lunar fueron estudiados por algunos autores (p. ej. O'Farrel 1974; Emmons, et al. 1989; Di Bitetti, et al. 2006; Kauhala, et al. 2006), y los resultados han resultado dispares, desde la ausencia de un efecto a una alta influencia en el comportamiento y actividad del animal. Para las especies en estudio, se encontró que la luna no tiene efectos en los patrones de actividad, en un estudio a gran escala que abarco gran parte de la distribución del gato andino en Argentina (Lucherini, et al. 2009).

Un estudio sobre interacciones inter o intraespecíficas, no está completo si no se tiene en cuenta, además de la segregación temporal, también factores espaciales. Si bien la segregación temporal ha sido reportada como una un factor que evita la competencia directa en especies que, por compartir características similares, podrían potencialmente ser competidoras (p. ej. Karanth y Sunquist 2000; Di Bitetti, et al. 2009; González-Maya, et al. 2009), en algunos casos la segregación espacial es importante (p. ej Johnson y Franklin 1994; Durant 1998). La adición de un eje (temporal o espacial) más al conjunto de resultados puede repercutir fuertemente en las conclusiones (p. ej Harmsen 2006; Reppucci, et al. 2009), reforzándolas o reformulándolas, y ayudando a comprender la ecología de la(s) especies en estudio. En este capítulo se analizarán los patrones de uso del espacio y tiempo de tres carnívoros altoandinos, el gato del pajonal, el gato andino y el zorro colorado, así como

también de una de sus presas principales, el chinchillón. A través de los análisis se tratará de estudiar las relaciones interespecíficas, tanto de potencial competencia como depredación.

## **Método**

### **Solapamiento temporal**

Para el muestreo se utilizaron trampas cámara de acuerdo a lo mencionado en el Capítulo 2, incluyendo en el análisis los datos provenientes de todos los muestreos (Capítulo 2). En los casos en que se usaron estaciones de muestreo con dos trampas cámaras (obteniéndose dos o más fotografías del animal), solo una foto se tuvo en cuenta en los análisis. Adicionalmente, cuando se obtuvo más de una foto de una misma especie en un lapso igual o menor a una hora, se utilizó solo el dato de la primera observación con el fin de evitar pseudoreplicación. Para las presas (chinchillones) se usó como tiempo de independencia 30 minutos, porque estos animales viven en colonias numerosas y es probable que subsecuentes fotografías correspondan a diferentes individuos.

Debido a que en el área de estudio la mayor variación climática se da a lo largo del día más que a través del año y que en algunos momentos del año se recolectó una baja cantidad de datos, se decidió analizar el conjunto de datos sin realizar ninguna división estacional.

En algunos casos no pudo obtenerse la hora de la fotografía, debido a diferentes motivos, como: limitaciones de la trampa cámara, falta de contraste en el área donde se imprime la fecha o fallas técnicas asociadas a las baterías. Por este motivo se realizaron dos análisis. Para el primero, denominado análisis general, se agruparon las observaciones en cuatro clases: día, noche, amanecer y atardecer. Las últimas dos

podieron diferenciarse también en los casos donde no estaba disponible la hora, mediante la observación de la orientación de las sombras en la fotografía y la dominancia de la luz. Cuando se dispuso de la hora se asignó a la clase amanecer a todas las fotografías obtenidas en el período de una hora antes y una después del horario del amanecer en la fecha y el área de la fotografía obtenido con el programa LunarPhase Pro v3.35; para la clase atardecer se procedió de manera análoga (Theuerkauf, et al. 2003). Se utilizó una prueba exacta de Fisher para determinar si los patrones de actividad estaban distribuidos homogéneamente a lo largo del día y realizar las comparaciones entre especies.

La intensidad de la luz solar es el factor más importante en la coordinación de los ritmos biológicos, influenciando tanto en la fisiología como en el comportamiento de los mamíferos (Kramer y Birney 2001). Esta intensidad de la luz varía para una hora determinada a lo largo del año, este efecto es más notorio a medida que se incrementa la distancia al ecuador, por lo que en zonas distantes al mismo este efecto debería ser tenido en cuenta. Para contrarrestar este efecto se utilizó la altura del sol como una medida de la intensidad lumínica, ésta obtuvo mediante el programa LunarPhase Pro v3.35 para cada captura, teniendo en cuenta el día, la hora y la posición de la misma. En los casos en que las capturas fueron durante la noche, mediante el mismo programa, se calculó también altura y porcentaje iluminado de la luna.

Dado que durante el invierno el sol no llega a estar perpendicular a la tierra, se estandarizaron los ángulos para que coincidan con  $0^\circ$  al amanecer,  $90^\circ$  al mediodía,  $180^\circ$  al atardecer y  $275^\circ$  a la medianoche, obteniendo así una variable que explica el paso del día. Debido a que el tamaño muestral no permitía, para algunas especies, un análisis por hora, los datos se agruparon en 12 clases de  $30^\circ$  (dos horas), que se utilizaron para los análisis posteriores. Para facilitar la interpretación visual de los

datos se realizaron gráficos de rosa a los que se agregó una estimación de densidad de Kernel calculada a partir de los datos crudos (no separados en clases), con un ancho de banda estimado por el método de “*direct plug-in*” (Venables y Ripley 2002).

Para comparar los patrones de actividad entre las diferentes especies de carnívoros y el chinchillón se realizaron correlaciones de Pearson, utilizando las clases de 30° mencionadas con anterioridad.

Previos estudios han analizado el efecto de la luna en los patrones de actividad de especies de carnívoros, asignando una clase correspondiente a cierto porcentaje de iluminación de la luna para cada noche, sin tener en cuenta si en el momento de la captura la luna se encontraba por encima del horizonte (p. ej Maffei, et al. 2005; Harmsen, et al. 2010). En este estudio se pretende estudiar el efecto de la iluminación de la luna, por lo que se tuvo en cuenta el porcentaje iluminado y la altura de la luna en el momento y lugar de la captura. Se consideró que la luna estaba iluminando cuando su ángulo era de 12° o más por encima del horizonte; no se tuvo en cuenta la nubosidad, dado que en el área de estudio es casi nula por las noches en los períodos de muestreo.

Para estimar la frecuencia de los diferentes porcentajes de luna a lo largo de tiempo, se seleccionaron al azar 323 momentos a lo largo de un año, para los cuáles se calculó la altura y porcentaje de luna iluminada, obteniendo así la “disponibilidad de luna”.

Se agruparon las observaciones en 10 clases de acuerdo al porcentaje de luna iluminado tanto para la disponibilidad de luna como para las capturas obtenidas durante la noche; posteriormente para cada especie se realizaron correlaciones de Pearson entre las frecuencias de captura en cada clase y la disponibilidad de luna.

### **Solapamiento espacial**

Para estudiar el solapamiento espacial se realizaron correlaciones de Pearson entre el número de capturas de cada especie en las diferentes estaciones de muestreo. Se espera una correlación negativa si las especies utilizan áreas diferentes, y positiva en caso de solapamiento espacial (Harmsen 2006).

### **Solapamiento espacio-temporal**

Para incluir la variable tiempo en el análisis espacial se midió la distancia temporal (en días) entre capturas consecutivas de las diferentes especies para cada estación de muestreo.

En este caso se espera que si las especies se rechazan, las capturas de una especie en particular estén agrupadas en el tiempo, es decir, en promedio el tiempo entre capturas de la misma especie sería menor que entre capturas de dos animales de diferentes especies. Las comparaciones se realizaron con la mediana dado que ésta es más apropiada para poblaciones de datos asimétricas y no es sensible a datos extremos.

## **Resultados**

### **Patrones de actividad temporales**

Se contó con 1454 datos para los análisis utilizando el día dividido en cuatro clases, de las cuales 69 correspondieron a gato andino, 139 a gato del pajonal, 98 a zorro y el resto (1148) a chinchillón. En el análisis general (cuatro clases, amanecer, atardecer, día y noche) la actividad de todas las especies estudiadas fue mayor a la esperada (dada la duración de los períodos disponible) por la noche, con este nivel de resolución se encontraron diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) con la duración de las clases solo



para el zorro y el chinchillón, los félidos por el contrario parecen tener patrones de actividad no diferentes con respecto a lo esperado sobre la base de la duración de cada fase del día (Figura 5-1).

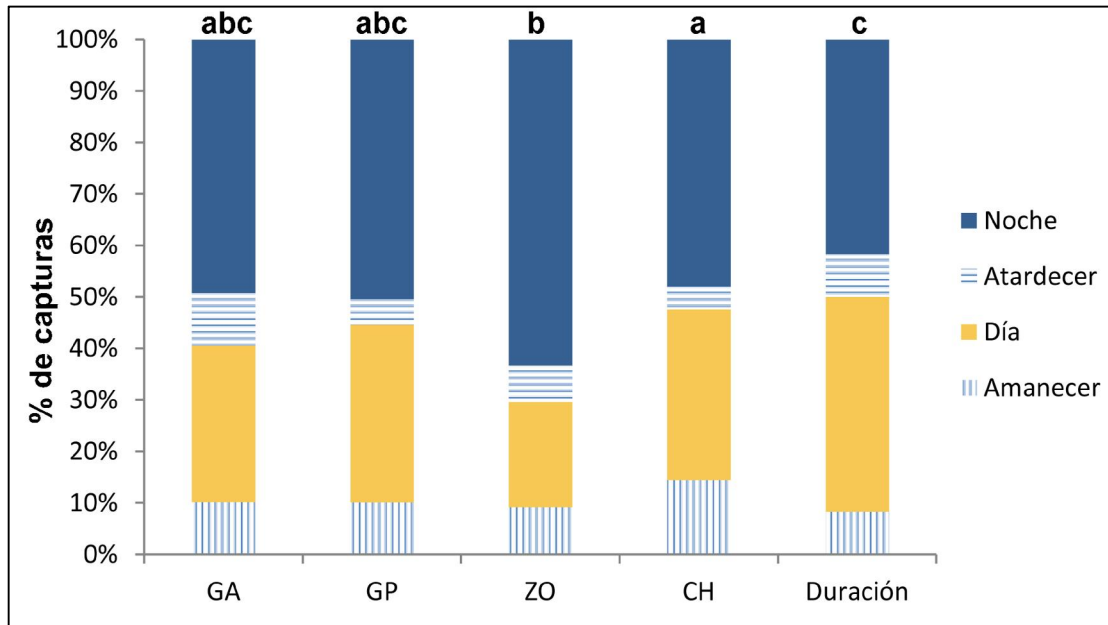


Figura 5-1 Frecuencia de capturas de las diferentes especies en cada una de las cuatro clases en las que se dividió el día y la duración de cada clase. Las letras diferentes indican las diferencias significativas ( $p < 0,05$ ). GA: gato andino; GP: gato del pajonal; ZO: zorro; CH: chinchillón.

En el análisis más detallado la cantidad total de datos se redujo a 1181, correspondiendo 900 a capturas de chinchillones, 66 de gato andino, 127 de gato del pajonal y 88 de zorro. Los patrones de actividad se esquematizan mediante los diagramas de rosa y las densidades de Kernel (Figura 5-2), donde puede observarse que, en general, los tres carnívoros tienen mayor actividad en la primera mitad de la noche, mientras que el chinchillón en la segunda mitad de la noche y la primera parte de la mañana. Sin embargo, los patrones de actividad fueron más consistentes en el chinchillón y el zorro mientras los félidos tienen mayor cantidad de fluctuaciones.

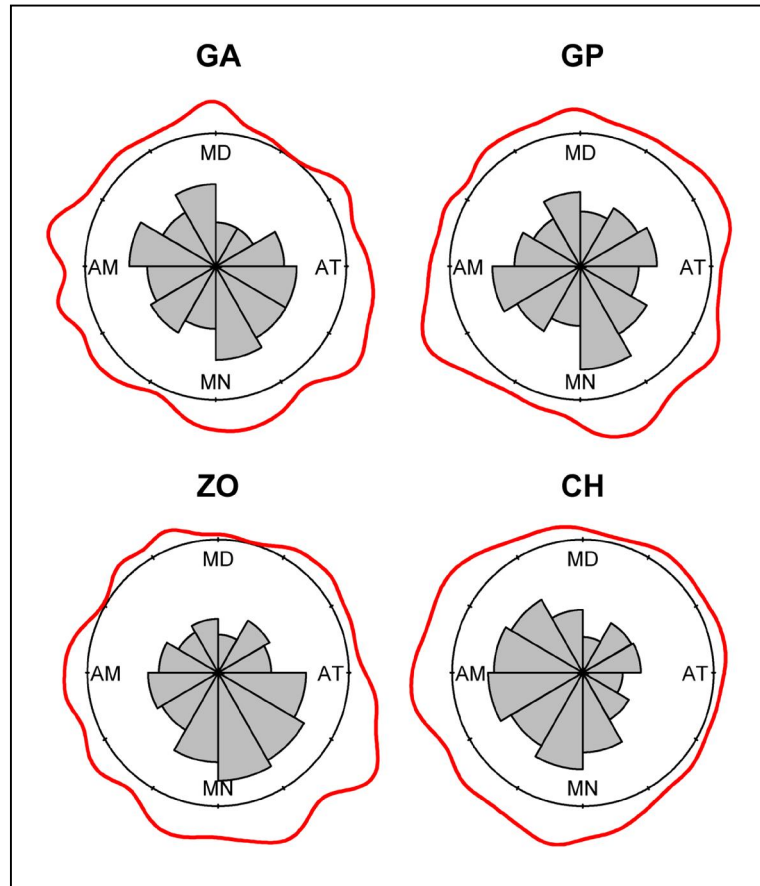


Figura 5-2 Diagrama de rosa, de 12 clases, y densidad de Kernel para la frecuencia de capturas fotográficas de cada especie estudiada. MD=Mediodía, AT=Atardecer, MN=Medianoche, AM=Amanecer. GA: gato andino; GP: gato del pajonal; ZO: zorro; CH: chinchillón.

Las correlaciones entre los patrones de actividad de las diferentes especies no mostraron asociaciones muy fuertes (Figura 5-3), y las similitudes se dan más entre los carnívoros que entre los carnívoros y los chinchillones. Asimismo las correlaciones de Pearson entre los carnívoros fueron mayores que entre ellos y los chinchillones, GA-GP: 0,56  $p=0,06$ ; GA-ZO: 0.60  $p=0,04$ ; GP-ZO: 0,50  $p=0,10$ ; GA-CH: 0,21  $p=0,52$ ; GP-CH: 0,20  $p=0,53$  y ZO-CH: 0,08  $p=0,81$ .

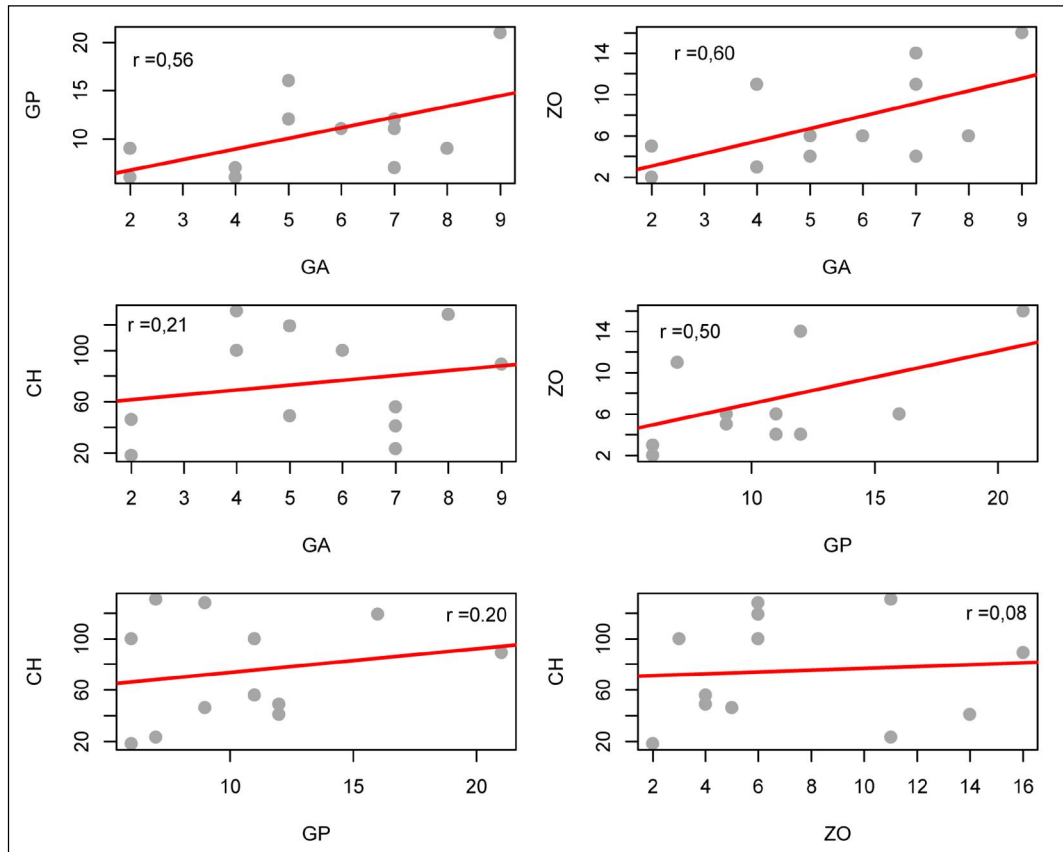


Figura 5-3 Correlaciones de Pearson entre las frecuencias de captura fotográfica en las 13 clases del día, para los diferentes pares de especies. GA: gato andino; GP: gato del pajonal; ZO: zorro; CH: chinchillón.

Del total de capturas obtenidas en las que pudo reconocerse fecha y hora, 691 fueron de noche, de las cuales 513 correspondieron a chinchillones, 39 a gato andino, 73 a gato del pajonal y 66 a zorro.

Todas las especies en estudio mostraron patrones de actividad similares entre si con respecto al porcentaje de luna iluminada (Figura 5-4 (a-d)) y muy similares a la disponibilidad de las diferentes intensidades de iluminación (porcentaje de la luna iluminada) a lo largo del ciclo lunar (Figura 5-4 -d). Se encontró una alta correlación entre los patrones de actividad y la disponibilidad de luna ( $r > 0,98$  para todas las especies), así como para las correlaciones de los patrones de actividad con respecto a la iluminación de la luna entre las diferentes especies (Tabla 5-1).

	GA	GP	ZO	Disponibilidad
GA				0,98 (p<0,01)
GP	0,95 (p<0,01)			0,99 (p<0,01)
ZO	0,97 (p<0,01)	0,96 (p<0,01)		0,98 (p<0,01)
CH	0,94 (p<0,01)	0,99 (p<0,01)	0,96 (p<0,01)	0,98 (p<0,01)

Tabla 5-1 Valores de las correlaciones de Pearson entre las diferentes especies y entre éstas y la disponibilidad de luna. GA: gato andino; GP: gato del pajonal; ZO: zorro; CH: chinchillón.

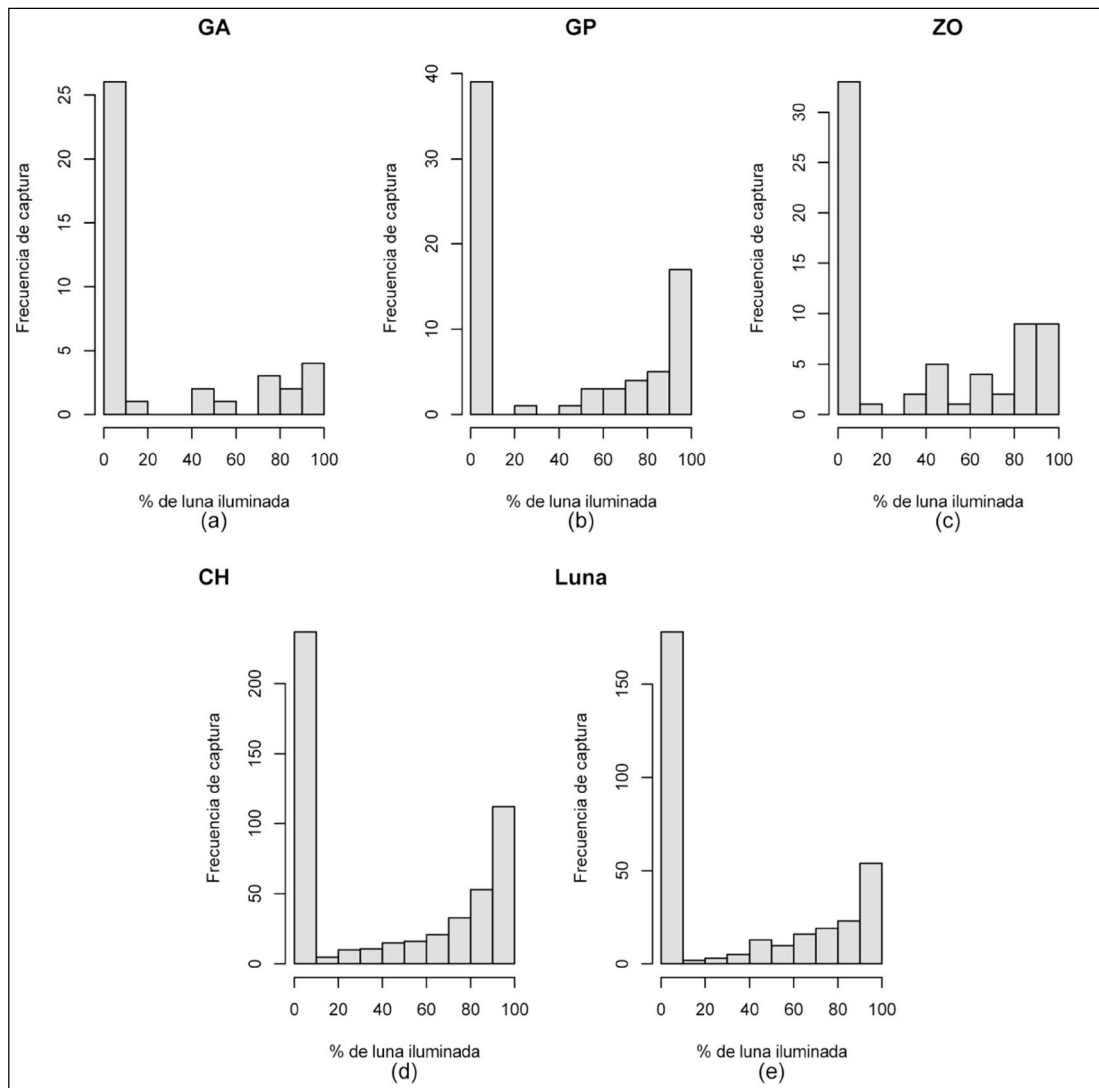


Figura 5-4 Patrones de actividad de las diferentes especies en relación al porcentaje de luna iluminada (a-d) y disponibilidad de las diferentes clases de porcentaje de iluminación de la luna a lo largo del ciclo lunar en el área de estudio y durante los muestreos (e). GA: gato andino; GP: gato del pajonal; ZO: zorro; CH: chinchillón.

### Patrones de actividad espaciales

Se utilizaron los datos de 108 estaciones de muestreo, en donde se obtuvieron 71 capturas de gato andino 133 de gato del pajonal y 81 de zorro. Se encontró una fuerte asociación espacial en las capturas de los félidos, pero ninguna relación entre los félidos y el zorro (Figura 5-5).

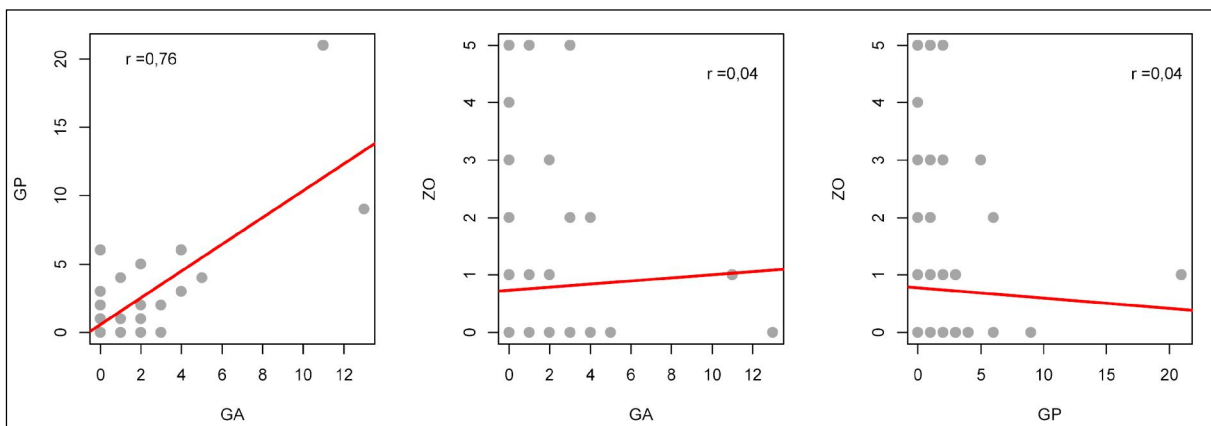


Figura 5-5 Correlaciones de Pearson entre las capturas en cada estación de muestreo para las diferentes especies de carnívoros. GA: gato andino; GP: gato del pajonal; ZO: zorro; CH: chinchillón.

### Patrones de actividad espacio-temporales

En general se encontró mucha variación en el tiempo transcurrido entre capturas consecutivas, para la misma especie, y entre las diferentes especies de carnívoros. Si bien hay una gran diferencia en la el tiempo medio transcurrido entre las capturas intraespecíficas y las interespecíficas, los intervalos de confianza muestran un amplio solapamiento (Figura 5-6).

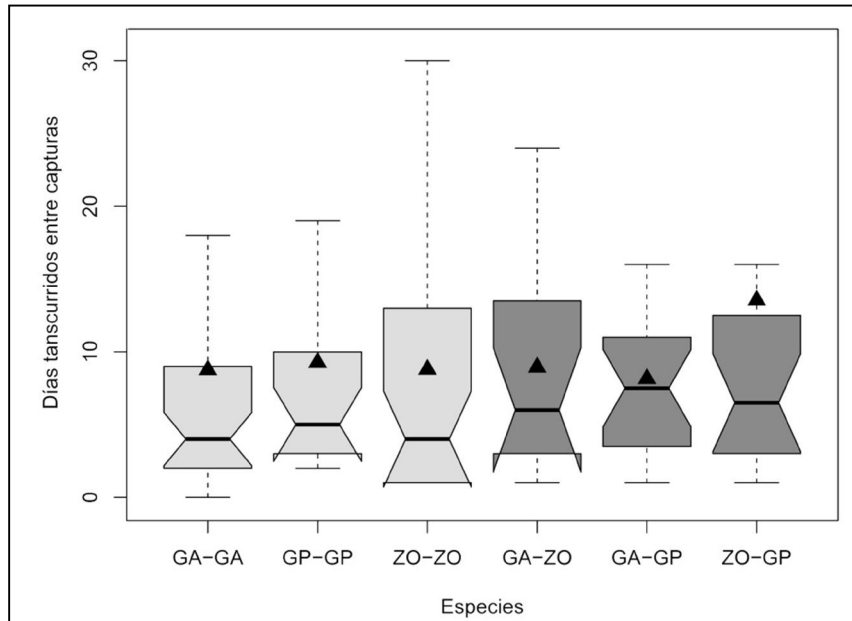


Figura 5-6. Tiempo transcurrido (en días) entre capturas consecutivas para las diferentes combinaciones de especies de carnívoros, gris claro entre animales de la misma especie, gris oscuro entre diferentes especies. La línea oscura representa la mediana, los bordes de la caja los cuartiles uno y 3 (Q3 y Q1), y el largo de los bigotes se extiende por 1,5 veces el rango intercuartílico, los angostamientos representan el intervalo de confianza de la mediana y los puntos triangulares la media. GA: gato andino; GP: gato del pajonal; ZO: zorro; CH: chinchillón.

## Discusión

La información previa respecto a los patrones de actividad de las especies estudiadas es en algunos casos escasa e incongruente. El gato del pajonal es descrito por Macdonald et al. (2010), en la más reciente revisión de la biología de la Familia Felidae, como primariamente diurno con alguna actividad crepuscular y ocasionalmente nocturna, lo que concuerda con lo previamente encontrado por Silveira (1995) y difiere a su vez de lo reportado por Cabrera y Yepes (1960). En los Altos Andes los patrones de actividad del gato del pajonal fueron descritos como mayormente nocturnos (Lucherini, et al. 2009). En este capítulo se encontraron patrones de actividad más similares a los reportados para la región Altoandina, pero con una mayor tendencia a la nocturnidad. El mayor pico de actividad, cerca de la

medianoche no había sido reportado con anterioridad, mientras que se encontraron unos picos menores al amanecer y atardecer, al igual que se encontró en Brasil (Silveira, et al. 2005). Esta gran diferencia en los patrones de actividad por los diferentes autores puede estar relacionada con características del hábitat, dado que se trata de una especie de muy amplia distribución y gran plasticidad (Macdonald et al. 2010).

Con respecto al gato andino, Scrocchi y Halloy (1986) sugieren que la especie es nocturna, y Lucherini et al. (2009) encontraron que es el más diurno de los carnívoros altoandinos, aunque pareciera presentar mayor actividad a la esperada en la noche y en horas crepusculares (dada la duración de estos períodos). En este estudio se encontraron resultados concordantes: si bien el gato andino tienen mayor actividad nocturna, presenta una considerable actividad en la primera mitad del día, hasta el mediodía donde la actividad baja para luego aumentar después del atardecer. Sin embargo, el porcentaje total de fotos durante el día fue levemente mayor para el gato de los pajonales que el gato andino.

Los patrones de actividad del zorro, han sido un poco más estudiados (Johnson y Franklin 1994; Salvatori, et al. 1999; Lucherini, et al. 2009), y en general concuerdan con lo encontrado en este estudio, mostrando al zorro como una especie mayormente nocturna.

Con respecto a los chinchillones, algunos autores los han descritos como animales diurnos (p. ej. Nowell y Jackson 1996; Nowak 2005; Iriarte 2008), mientras que un estudio específico sobre este aspecto (Lucherini, et al. 2009), encontró una similar actividad para el día que para la noche. En la presente tesis se ha aumentado la resolución en comparación con el estudio mencionado anteriormente, por lo que puede

verse que la mayor parte de la actividad diurna está concentrada en la primera mitad del día, mientras que la actividad es aún mayor en la segunda mitad de la noche.

Los patrones de actividad en los carnívoros responden en general a dos procesos ecológicos, la competencia interespecífica (p. ej. Fedriani, et al. 1999; Karanth y Sunquist 2000) y la depredación, incluyéndose en este último caso, tanto el acceso a las presas (p. ej. Zielinski 1988; Theuerkauf, et al. 2003) como la evitación de la depredación intragremial (Palomares y Caro 1999). Sin embargo hay que tener en cuenta que los procesos mencionados tienen una íntima relación y no deberían ser analizados sin tener en cuenta sus posibles interacciones.

En todos los casos se espera que el animal tome sus decisiones maximizando el ahorro de energía, por ejemplo cazando en los momentos de mayor vulnerabilidad de las presas (Zielinski 1988; Pereira 2010). Para el caso de las vizcachas, éste podría no ser el momento de mayor actividad. Como se mencionó anteriormente, la actividad analizada con la metodología del trampeo fotográfico debe ser interpretada como desplazamiento; para las vizcachas que son animales que acostumbran realizar baños de sol, quietas sobre las rocas (Nowak 2005), sobre todo por las mañanas (obs. pers.), podría esperarse que las cámaras registren una alta actividad cuándo salen de sus madrigueras, pero luego ésta bajaría durante los baños de sol cuando presumiblemente podrían ser más vulnerables.

Teniendo en cuenta lo anterior, y lo encontrado en estudios de hábitos alimenticios (Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008) y en el Capítulo 4 de esta tesis, se puede pensar que el pico de actividad alrededor del mediodía que se observa en el patrón del gato andino podría reflejar esta fase de alta vulnerabilidad de los chinchillones. Por otra parte la actividad nocturna podría estar relacionada con su depredación sobre *Phyllotis*. Esto podría explicar la falta de una similitud fuerte entre la actividad del



gato andino y el chinchillón concuerda con lo encontrado en este capítulo así como por Lucherini, et al. (2009).

La presencia de una actividad diurna mayor y más regular en el gato del pajonal en el área de estudio podría relacionarse con la presencia de varias especies diurnas en su dieta, entre ellas aves, reptiles, tuco-tucos y cuises, que están ausentes o son poco frecuentes en la alimentación del gato andino (Capítulo 4 de esta tesis, Walker, et al. 2007; Napolitano, et al. 2008).

No se observó una clara segregación temporal entre el zorro y los félidos, lo que concuerda con lo encontrado por Lucherini et al. (2009). A su vez los patrones de actividad del zorro parecen diferir bastante de los del chinchillón lo que está en acuerdo con la representación relativamente baja que esta especie tiene en la dieta del zorro en los altos Andes Argentinos (Walker, et al. 2007).

La falta de segregación temporal encontrada en general entre los carnívoros, como indican las correlaciones entre sus patrones y el hecho que el pico de mayor actividad de las tres especies está en la misma posición, alrededor de la medianoche, es llamativa y podría estar condicionada por algún factor desconocido. Se descarta que este efecto de sincronización sea condicionado por la actividad del hombre como se encontró en otros estudios (p. ej. Theuerkauf, et al. 2003), ya que la presencia del hombre en el área es relativamente baja y de muy bajo impacto (obs. pers.).

Se observó una alta frecuencia de capturas en momentos de la noche sin luna, en concordancia con la disponibilidad de la misma. Esto, sumado a la fuerte similitud de la distribución de las capturas con respecto a la iluminación lunar y la esperada llevan a concluir que la luz de la luna no afecta los patrones de actividad de los carnívoros, al menos en sus desplazamientos. Varios autores encontraron influencia

de la luz de la luna en los patrones de actividad de félidos (p. ej. Emmons, et al. 1989; Beltrán y Delibes 1994; Manfredi, et al. 2011), por lo que no se descarta que ésta exista también para las especies estudiadas y que no haya sido detectada por los métodos utilizados en esta tesis. Por otra parte, en el caso del ocelote, Maffei et al. (2005) no encontraron un efecto de la luna en los patrones de actividad, mientras que Di Bitetti et al. (2006) y Emmons (1989) sí lo hicieron para diferentes áreas, por lo que el efecto de la iluminación lunar podría cambiar en diferentes áreas o ser susceptible a ser detectado dependiendo del método de muestreo o la implementación del mismo, por ejemplo en el caso del trampeo fotográfico a la disposición espacial de las estaciones de muestreo. También debe tenerse en cuenta que la mayoría de los autores que estudiaron el efecto de la luna en la actividad mediante el uso trampas cámaras utilizaron como medida de la iluminación la fase lunar de la noche de la captura, y no la cantidad de luz disponible al momento de la captura, como se hizo en éste estudio, y que, por esta razón, los resultados no son directamente comparables.

Algunas especies disminuyen el riesgo de competencia mediante la evitación de ciertas zonas ocupadas por sus potenciales competidores, más allá de los diferentes tipos de hábitat que éstas tengan (p. ej. Fuller y Keith 1981; Palomares, et al. 1996; Durant 1998). Si bien Napolitano et al. (2008) encontraron evidencias de una segregación altitudinal entre el gato andino y el gato del pajonal, en este trabajo no se pudo encontrar evidencia de segregación espacial entre los mismos, por lo que se presume que éstos no solo comparten ciertos tipos de hábitat sino también zonas específicas, por lo menos en el ámbito de las áreas muestreadas. La falta de asociación o repulsión entre los félidos y el zorro puede estar dada por la gran plasticidad de este último (Novaro 1997), que podría usar diferentes tipos de hábitat, y ocurrir tanto en

estaciones muy visitadas por los félidos como en otras en donde éstos estuvieron ausentes.

Finalmente, la falta de diferencias que se encontró mediante el análisis del tiempo transcurrido entre pares de capturas intra e interespecíficas en cada sitio de trapeo excluiría la posibilidad de que los animales utilicen las mismas áreas, pero evitando el contacto al hacerlo en momentos diferentes (Harmsen 2006; Reppucci, et al. 2009). A modo de conclusión puede afirmarse que, aun cuando los patrones de actividad de los félidos estudiados muestran algunas diferencias, no se ha encontrado una clara segregación temporal entre el gato andino y al gato del pajonal. Esto difiere con lo concluido por Lucherini et al. (2009), quiénes sugieren que la segregación temporal podría ser la forma en que estas especies evitan la competencia. Debe tenerse en cuenta que el mencionado estudio incluye datos de áreas distantes con diferentes características ecológicas, por lo que algunos efectos podrían estar diluyéndose; otro factor que podría explicar las diferencias encontradas es el nivel de resolución mucho menor utilizado en el estudio global.

Tampoco fueron halladas evidencias de segregación espacial entre los félidos, más aún, hasta el momento no se encontró ninguna evidencia concluyente de segregación temporal, espacial ni de ninguna otra dimensión del nicho ecológico entre estas especies. Es posible que a falta de algún modo de evitación de la competencia, ésta tenga un efecto importante en la estructuración del gremio de carnívoros altoandinos.

## Referencias

- Beltrán, J. F. y M. Delibes. 1994. Environmental determinants of circadian activity of free-ranging Iberian lynxes. *Journal of Mammalogy* **75**:382-393.
- Bridges, A., M. Vaughan y S. Klenzendorf. 2004. Seasonal variation in American black bear *Ursus americanus* activity patterns: quantification via remote photography. *Wildlife Biology* **10**:277-284.
- Bunnell, F. L. y A. S. Harestad. 1990. Activity budgets and body weight in mammals. How sloppy can mammals be? *Current Mammalogy* **2**:245-305.
- Cabrera, A. y J. Yepes. 1960. Mamíferos Sud-Americanos. Vida, costumbres y descripción. Historia Natural Ediar. Buenos Aires, Argentina.
- Di Bitetti, M. S., Y. E. Di Blanco, J. A. Pereira, A. Paviolo y I. J. Pérez. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* **90**:479-490.
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo y C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* **270**:153-163.
- Durant, S. M. 1998. Competition refuges and coexistence, an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology* **67**:370-386.
- Emmons, L. H., P. Sherman, D. Bolster, A. Goldizen y J. W. Terborgh. 1989. Ocelot behavior in moonlight. *Advances in Neotropical Mammalogy* **1989**:233-242.
- Fedriani, J. M., F. Palomares y M. Delibes. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* **121**:138-148.
- Fuller, T. K. y L. B. Keith. 1981. Non-overlapping ranges of coyotes and wolves in northeastern Alberta. *Journal of Mammalogy* **62**:403-405.
- González-Maya, J. F., J. Schipper y A. Benítez. 2009. Activity patterns and community ecology of small carnivores in the Cordillera Talamanca, Costa Rica. *Small Carnivore Conservation* **41**:9-14.
- Harmsen, B. J. 2006. The use of camera traps for estimating abundance and studying the ecology of jaguars (*Panthera onca*). PhD Thesis. University of Southampton, Southampton, UK.
- Harmsen, B. J., R. J. Foster, S. C. Silver, L. E. T. Ostro y C. P. Doncaster. 2010. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* **76**:320-324.
- Hwang, M. H. y D. L. Garshelis. 2007. Activity patterns of Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*) in the Central Mountains of Taiwan. *Journal of Zoology* **271**:203-209.
- Iriarte, A. 2008. Mamíferos de Chile. Lynx Ediciones. Barcelona, España.

- Janis, M. W., J. D. Clark y C. S. Johnson. 1999. Predicting mountain lion activity using radiocollars equipped with mercury tip-sensors. *Wildlife Society Bulletin* **27**:19-24.
- Johnson, W. E. y W. L. Franklin. 1994. Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Canadian Journal of Zoology* **72**:1788-1793.
- Karanth, K. U. y M. E. Sunkist. 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology* **250**:255-265.
- Kauhala, K., K. Holmala y J. Schregel. 2006. Seasonal activity patterns and movements of the raccoon dog, a vector of diseases and parasites, in southern Finland. *Mammalian Biology* **72**:342-353.
- Kramer, K. y E. Birney. 2001. Effect of light intensity on activity patterns of patagonian leaf-eared mice, *Phyllotis xanthopygus*. *Journal of Mammalogy* **82**:535-554.
- Kucera, T. E. y R. H. Barrett. 2011. A history of camera trapping. p. 271 *en* A. F. O'Connell Jr, J. D. Nichols y K. U. Karanth, editores. *Camera traps in animal ecology. Methods and analyses*. Springer, Tokyo, Dordrecht, Heidelberg, London, New York.
- Lucherini, M., J. I. Reppucci, R. S. Walker, M. L. Villalba, A. Wurstten, G. Gallardo, A. Iriarte, R. Villalobos y P. Perovic. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* **90**:1404-1409.
- Macdonald, D. W., A. J. Loveridge y K. Nowell. 2010. *Dramatis personae: an introduction to the wild felids*. pp. 3-59 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Maffei, L., A. J. Noss, E. Cuéllar y D. I. Rumiz. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology* **21**:349-353.
- Manfredi, C., M. Lucherini, L. Soler, J. Baglioni, E. Luengos Vidal y E. B. Casanave. 2011. Activity and movement patterns of Geoffroy's cat in the grasslands of Argentina. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Saugetierkunde* **76**:313-319.
- Murray, D. L. y M. R. Fuller. 2000. A critical review of the effects of marking on the biology of vertebrates. p. 442 *en* L. Boitani y T. K. Fuller, editores. *Research techniques in animal ecology. Controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, USA.
- Napolitano, C., M. Bennett, W. E. Johnson, S. J. O'Brien, P. A. Marquet, I. Barria, E. Poulin y A. Iriarte. 2008. Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology* **17**:678-690.
- Nielsen, E. T. 1984. Relation of behavioural activity rhythms to the changes of day and night. A revision of views. *Behaviour* **89**:147-173.

- Novaro, A. J. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. Mammalian Species **558**:1-8.
- Nowak, R. M. 2005. Walker's carnivores of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and Londres.
- Nowell, K. y P. Jackson. 1996. Wild cats: A status survey and conservation action plan. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). Gland, Switzerland.
- O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, D. L. Murray y E. J. Hofer. 1998. Behavioral responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos* **82**:169-183.
- O'Farrel, M. J. 1974. Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy* **55**:809-823.
- Palomares, F. y T. M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* **153**:492-508.
- Palomares, F., P. Ferreras, J. Fedriani y M. Delibes. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology* **33**:5-13.
- Patterson, B. R., Bondrup-Nielsen y F. Messier. 1999. Activity patterns and daily movements of the eastern coyote, *Canis latrans*, in Nova Scotia. *Canadian Field-Naturalist* **113**:251-257.
- Paviolo, A., Y. E. Di Blanco, C. D. De Angelo y M. S. Di Bitetti. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy* **90**:926-934.
- Pereira, J. A. 2010. Activity pattern of Geoffroy's cats (*Leopardus geoffroyi*) during a period of food shortage. *Journal of Arid Environments* **74**:1106-1109.
- Reppucci, J., D. Castillo, M. Lucherini, E. Luengos Vidal y E. B. Casanave. 2009. Interindividual interactions of Molina's hog-nosed skunks *Conepatus chinga* in the Pampas grassland of Argentina. *Acta Theriologica* **54**:87-94.
- Salvatori, V., G. Vaglio-Laurin, P. L. Meserve, L. Boitani y A. Campanella. 1999. Spatial organization, activity, and social interactions of culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus*) in north-central Chile. *Journal of Mammalogy* **80**:980-985.
- Scrocchi, G. J. y S. P. Halloy. 1986. Notas sistemáticas, ecológicas, etológicas y biogeográficas sobre el Gato Andino. *Acta Zoologica Lilloana* **38**:157-170.
- Silveira, L. 1995. Notes on the distribution and natural history of the Pampas cat, *Felis colocolo*, in Brazil. *Mammalia* **59**:284 - 288.
- Silveira, L., A. T. A. Jacomo y M. M. Furtado. 2005. Pampas cat ecology and conservation in the Brazilian grasslands. Cat Project of the Month Feature Report. IUCN SSC Cat Specialist Group. .

- Sliwa, A. 2004. Home range size and social organisation of black-footed cats (*Felis nigripes*). *Mammalian Biology* **69**:96-107.
- Smythe, N. 1978. The natural history of the central American agouti. *Smithsonian Contributions to Zoology* **257**.
- Theuerkauf, J., W. Jedrzejewski, K. Schmidh, H. Okarma, I. Ruczynsky, S. Snirzo y R. Gula. 2003. Daily patterns and duration of wolf activity in the Bialowieza Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* **84**:243-253.
- Van Dyke, F. G., R. H. Brocke, H. G. Shaw, B. B. Ackerman, T. P. Hemker y F. G. Lindzey. 1986. Reactions of mountain lions to logging and human activity. *Journal of Wildlife Management* **50**:95-102.
- van Schaik, C. P. y M. Griffiths. 1996. Activity Periods of Indonesian Rain Forest Mammals. *Biotropica* **28**:105.
- Venables, W. N. y B. D. Ripley. 2002. *Modern applied statistics with S*. Springer-Verlag. New York, USA.
- Wagner, R. O., D. A. Hightower y R. M. Pace. 2001. Measuring levels and patterns of activity in black bears. *Ursus* **12**:181-188.
- Walker, S. R., A. J. Novaro, P. G. Perovic, R. Palacios, E. Donadio, M. Lucherini, M. Pía y M. S. López. 2007. Diets of three species of Andean carnivores in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy* **88**:519-525.
- Zielinski, W. 1988. The influence of daily variation in foraging cost on the activity of small carnivores. *Animal Behavior* **36**:239-249.

# Capítulo seis

## Discusión general

“Al mismo tiempo que ansiamos  
explorarlo y comprenderlo todo,  
necesitamos que todo sea  
misterioso e insondable”

HENRY DAVID THOREAU



A lo largo de esta tesis se estudiaron diferentes aspectos de la ecología del gato andino y el gato del pajonal, desde la abundancia hasta las principales dimensiones de su nicho ecológico, con el propósito final de arrojar luz sobre la hipótesis de la competencia entre estas especies. Testear esta hipótesis tiene no solo gran interés teórico ya que los mecanismos que permiten la convivencia de dos especies del mismo gremio no han sido aclarados aún (Grassman, et al. 2005; Harmsen 2006). Sino que además, debido a que se ha demostrado que la competencia intragremial puede tener efectos importantes sobre las dinámicas poblacionales en los carnívoros (Creel, et al. 2001), la conservación de especies de félidos amenazadas (como lo es el gato andino) requiere un enfoque gremial (Creel, et al. 2001; Macdonald, et al. 2010).

Como se ha mencionado, el gato andino y el gato del pajonal son dos especies filogenéticamente cercanas (Johnson, et al. 2006) y con gran cantidad de similitudes morfológicas (García-Perea y Hamilton 2002), por lo que el potencial de competición podría ser muy alto. Estas interacciones de competencia entre carnívoros pueden tomar distintas formas, (1) que los individuos se eviten al detectarse por medio de la vista o el olfato, (2) que haya una segregación a nivel del uso de hábitat, (3) competencia por explotación, en el caso de que compartan mismos recursos alimenticios, (4) robo de comida (cleptoparasitismo), y por último, (5) depredación intragremial (Caro y Stoner 2003).

Estos mecanismos pueden tener diferentes efectos en las especies que involucran, como limitar la distribución, modificar la selección de hábitat, reducir la eficacia en la depredación o incrementar la tasa de mortalidad (Creel, et al. 2001). En algunos casos, la competencia puede resultar en la reducción de la abundancia de la especie subordinada (Fedriani, et al. 2000; Creel, et al. 2001) y, a largo plazo, la extinción local (Fedriani, et al. 2000).

La hipótesis de complementariedad de nicho afirma que un alto grado de superposición en una dimensión del nicho ecológico debe estar asociado con un bajo grado de superposición en otra dimensión del nicho (Schoener 1974). En el caso de los carnívoros esto puede ocurrir a través de los diferentes mecanismos a los que recurren para evitar la competencia (Harmsen 2006): diferenciación en la composición de la dieta (p. ej. Karanth y Sunquist 2000; Foster, et al. 2010); diferenciación en los patrones de actividad (p. ej. Fedriani, et al. 1999; Karanth y Sunquist 2000); diferenciación en el uso de hábitat (p. ej. Palomares, et al. 1996; Fedriani, et al. 1999); evitación espacial (Caro 1994; Durant 1998). Estos cuatro mecanismos permiten la coexistencia de especies con alto potencial de competencia, pero pueden implicar que la especie subordinada deba explotar presas menos nutritivas, más difíciles o peligrosas de cazar y(o) haciéndolo en horarios o áreas menos adecuados (Harmsen 2006), afectando negativamente el desempeño ecológico de la especie, lo que podría conllevar a una ulterior disminución de la abundancia.

Aunque, como regla general, el principal factor que determina la abundancia de poblaciones de carnívoros es la abundancia de sus presas (Carbone y Gittleman 2002), en algunos casos hay otros factores, originados por la competencia, que pueden modificar este patrón, ya sea disminuyendo el acceso a la presa por la especie subordinada o por depredación intragremial. Por ejemplo, en el caso de los perros pintados (*Lycaon pictus*) al aumentar la cantidad de presas disponibles, la cantidad de competidores también aumenta, llegando en algunos casos a haber 100 veces más leones (*Panthera leo*) y 1000 veces más hienas manchadas (*Crocuta crocuta*) que donde la disponibilidad de presa es limitada (Creel, et al. 2001); un fenómeno muy similar ha sido observado para el chita (*Acinonyx jubatus*; Creel, et al. 2001). En ambos casos el resultado fue una fuerte reducción en la densidad de la especie competitivamente

subordinada. Si bien estos casos tal vez no puedan ser directamente comparados con el de las especies en estudio, nos brindan una idea la complejidad de este tipo de relaciones de competencia que tienen importantes efectos en las poblaciones naturales, incluso en algunas oportunidades contra intuitivos.

La hipótesis de Brown (1984) postula que la abundancia y el rango de distribución crecen en función de la amplitud de nicho ecológico. Teniendo en cuenta el menor rango de distribución y la baja abundancia del gato andino con respecto al pajonal (Capítulo 3), podría esperarse que el gato andino tuviera una menor amplitud de nicho ecológico. Si bien es imposible estudiar en detalle la naturaleza n-dimensional del nicho ecológico, lo encontrado en los Capítulos 4 y 5 parece concordar con la hipótesis de Brown.

Más en detalle en este estudio se encontró, así como en otros similares, que la amplitud de nicho trófico del gato andino es aproximadamente la mitad que la del gato del pajonal, y que la superposición de nicho entre estos dos félidos es muy amplia. Esto lleva a concluir que hay una gran potencialidad de competencia y, dado que el nicho del gato andino es mucho más acotado, éste podría ser potencialmente el más perjudicado. En los patrones de uso del espacio y tiempo se encontró en condiciones de simpatria escasa evidencia de segregación temporal, y menor aún espacial, contrariamente a cuanto sugerido en trabajo anteriores (Napolitano, et al. 2008; Lucherini, et al. 2009). Adicionalmente no se encontró hasta el momento una clara evidencia de segregación espacial a nivel de uso de hábitat. Si bien uno de los objetivos de esta tesis fue analizar el uso del hábitat por estas especies, la baja cantidad de datos no fue suficiente para hacerlo estimando la probabilidad de detección, por lo que los resultados serían poco realistas, de modo que se decidió no incluirlos. Sin embargo es interesante mencionar que a lo largo de los muestreos el

gato del pajonal, a diferencia del gato andino, fue detectado en varias oportunidades fuera de las áreas rocosas donde típicamente se espera encontrar a ambos félidos. Aún no es claro si el gato andino no estaría haciendo uso de estos hábitats de topografía más suave fuera de los roquedales o si la probabilidad de detectarlo en ese tipo de ambiente es muy baja (causando que a pesar de aumentar el esfuerzo de muestreo en estos tipos de ambientes, hasta la fecha no se han logrado obtener registros). Si se confirma que el gato andino frecuenta casi exclusivamente las áreas de roquedales, podría hablarse de un tipo particular de segregación de hábitat, con un hábitat utilizado casi únicamente por el gato del pajonal y otro usado por ambos félidos. Esto último conllevando a una superposición a nivel de hábitat, total para el gato andino y parcial para el gato del pajonal, de manera similar a lo encontrado en el nicho trófico.

La depredación intragremial es relativamente frecuente, habiendo sido registrada en 97 pares de carnívoros (Palomares y Caro 1999). Para el caso de los pequeños félidos altoandinos, dada su baja abundancia poblacional sería difícil de detectar y/o poco importante, de hecho no se conocen casos de depredación entre las especies en estudio. De todas formas la depredación se da mayormente entre carnívoros cuyas masas corporales tienen diferencias intermedias (una diferencia de entre 2 y 5,4 veces; Donadio y Buskirk 2006) lo que dejaría afuera a el par de especies en estudio. Se cuenta únicamente con dos informes de encuentros entre gato andino y zorro (*Lycalopex culpaeus* Perovic, P. com. pers., Scrocchi y Halloy 1986) que no resultaron en agresión física, por lo que podría inferirse que no exista este tipo de competencia entre el mencionado par de especies. Sin embargo no se puede excluir que ocurran casos de agresión entre el gato andino y el gato del pajonal. En la región también está presente el puma (*Puma concolor*), aun cuando su densidad parecería muy baja, y este

podría tener un efecto sobre la abundancia de ambos félidos. Sería interesante analizar las interacciones de competencia con el puma y los demás carnívoros para tener una pantalla completa de este fenómeno.

La abundancia de presas en el área de estudio sería relativamente alta (Reppucci, in prep.; Reppucci, et al. 2010), y eso podría reducir el potencial de competencia. Sin embargo, este aspecto debería ser estudiado en términos de disponibilidad o vulnerabilidad por parte de los félidos en estudio.

Parece difícil de comprender, y hasta contra intuitivo, por qué el gato del pajonal es más abundante que el gato andino, dado que los Altos Andes es un ambiente extremo y el gato andino pareciera estar específicamente adaptado a él (Marino, et al. 2010).

Ha sido especulado que una de las principales presas del gato andino fueron las chinchillas, *Chinchilla lanigera* y *C. brevicaudata* (Nowell y Jackson 1996; Marino, et al. 2010), las cuales han sido extirpadas por el hombre en la mayor parte de su rango de distribución (Iriarte y Jaksic 1986). Si esto es cierto, es posible que el gato andino se haya visto obligado a incrementar su superposición de nicho con el gato del pajonal y explotar presas cuya vulnerabilidad a ser depredadas por el gato andino podría ser menor o para las cuáles el gato del pajonal es competitivamente superior, causando así la diferencia en abundancias observadas (Lucherini y Luengos Vidal 2003).

La baja amplitud de nicho trófico del gato andino y la aparente menor cantidad de tipos de hábitat donde se lo ha detectado (en el área de estudio y en comparación con el gato del pajonal), podrían estar indicando que el gato del pajonal es capaz de explotar un mayor rango de recursos convirtiendo al gato andino en la especie más vulnerable debido a su especificidad. Este tipo de interacciones son muy complejas y pueden verse afectadas por las acciones del hombre, tanto a favor de una especie como la otra. La abundancia del gato andino en el área de estudio fue muy baja (y se

especula que a nivel de paisaje podría ser aún menor, dada la baja proporción de roquedales en el mismo), y si bien las actividades antrópicas son consideradas las principales amenazas a la conservación del gato andino (AGA 2011), en los casos más indirectos, aún no se comprenden los mecanismos mediante los cuales la acción del hombre puede afectar las poblaciones, tanto directamente como indirectamente, como por ejemplo por medio del cambio climático.

Aunque para demostrar competencia inequívocamente habría que recurrir a experimentos manipulativos (Fedriani, et al. 2000), a lo largo de esta tesis y al igual que numerosos estudios, se asumió que hay en esta comunidad de carnívoros posibilidad de competencia, sobre todo al encontrar poca partición en los recursos (p. ej. Pacala y Roughgarden 1985; Fedriani, et al. 2000; Creel 2001; Hunter y Caro 2009). Podría haberse asumido que los nichos ecológicos de las especies fueron estructurados por co-evolución a través de la competencia a lo largo de su co-existencia (una suposición casi axiomática en ecología) y que la competencia del presente es menos importante. Por otro lado se ha postulado que la co-evolución es más probable entre especies de diferentes niveles tróficos y en comunidades de baja diversidad, siendo más factible que las especies evolucionen separadamente y puedan convivir por la forma en que se adaptaron a consumir los recursos (Connell 1980). Si bien los hábitats de los félidos en estudio no son de una alta diversidad, se asumió competencia dado que están en el mismo nivel trófico y ésta es un fenómeno común demostrado en otros grupos de depredadores (Pacala y Roughgarden 1982, 1985; Creel, et al. 2001).

Es clara la importancia de realizar más estudios, teniendo en cuenta factores que afectan la dinámica poblacional así como metapoblacional y además contemplar las interacciones interespecíficas en el diseño de en planes de conservación y manejo

(Creel, et al. 2001), ya que si se provocara un cambio que favorece al gato del pajonal, es posible que las poblaciones de gato andino, dada su baja abundancia, no puedan soportarlo (Primack, et al. 2001, Selàs y Vik 2007).

Es evidente que existen aún grandes vacíos en el conocimiento de la ecología de los carnívoros altoandinos, pero en la última década se ha realizado un gran avance en este aspecto en comparación con los años precedentes. Esto coincide con el fortalecimiento de la Alianza Gato Andino y de los grupos de investigación que la integran. Por otro lado las acciones de conservación en el ecosistema Altoandino también han tenido un incremento en el período mencionado. Es importante destacar que es necesario continuar avanzando paralelamente en ambos caminos (investigación y conservación) de manera coordinada para que el avance en el conocimiento repercuta en la conservación en forma de medidas de manejo y conservación diseñadas cada vez más específicamente para las necesidades particulares de la comunidad de carnívoros y el ecosistema Altoandino.

## Referencias

- AGA. 2011. Plan estratégico para la conservación del gato andino. 2011-2016. La Paz, Bolivia.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* **124**:255-279.
- Carbone, C. y J. L. Gittleman. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* **295**:2273-2276.
- Caro, T. 1994. *Cheetahs of the Serengeti Plains: Group living in an asocial species*. University of Chicago Press, Chicago, IL. USA.
- Caro, T. y C. Stoner. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation* **110**:67-75.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**:131-138.
- Creel, S. 2001. Four factors modifying the effect of competition on carnivore population dynamics as illustrated by African wild dogs. *Conservation Biology* **15**:271.
- Creel, S., G. Spong y N. Creel. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. pp. 35-60 *en* J. L. Gittleman, S. M. Funk y D. W. Macdonald, editores. *Carnivore conservation*. Cambridge University Press, UK.
- Donadio, E. y S. W. Buskirk. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *American Naturalist* **167**:524-536.
- Durant, S. M. 1998. Competition refuges and coexistence, an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology* **67**:370-386.
- Fedriani, J. M., T. K. Fuller, R. M. Sauvajot y E. C. York. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* **125**:258-270.
- Fedriani, J. M., F. Palomares y M. Delibes. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* **121**:138-148.
- Foster, R. J., B. J. Harmsen, B. Valdes, C. Pomilla y C. P. Doncaster. 2010. Food habits of sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance. *Journal of Zoology* **280**:309-318.
- García-Perea, R. y M. J. Hamilton. 2002. Andean mountain cat, *Oreailurus jacobita*: Morphological description and comparison with other felines from the altiplano. *Journal of Mammalogy* **83**:110-124.
- Grassman, L. I. J., M. E. Tewes, N. J. Silvy y K. Kreetiyutanont. 2005. Ecology of three sympatric felids in a mixed evergreen forest in north-central Thailand. *Journal of Mammalogy* **86**:29-38.



- Harmsen, B. J. 2006. The use of camera traps for estimating abundance and studying the ecology of jaguars (*Panthera onca*). PhD Thesis. University of Southampton, Southampton, UK.
- Hunter, J. y T. Caro. 2009. Interspecific competition and predation in American carnivore families. *Ethology, Ecology and Evolution* **20**:295-324.
- Iriarte, A. J. y F. M. Jaksic. 1986. The fur trade in Chile: an overview of seventy-five years of export data (1910-1984). *Biological Conservation* **38**:243-253.
- Johnson, W. E., E. Eizirik, J. Pecon-Slattey, W. J. Murphy, A. Antunes, E. Teeling y S. J. O'Brien. 2006. The Late Miocene radiation of modern Felidae: A genetic assessment. *Science* **311**:73-77.
- Karanth, K. U. y M. E. Sunquist. 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology* **250**:255-265.
- Lucherini, M. y E. Luengos Vidal. 2003. Intraguild competition as a potential factor affecting the conservation of two endangered cats in Argentina. *Endangered Species Update* **20**:211-220.
- Lucherini, M., J. I. Reppucci, R. S. Walker, M. L. Villalba, A. Wurstten, G. Gallardo, A. Iriarte, R. Villalobos y P. Perovic. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* **90**:1404-1409.
- Macdonald, D. W., A. J. Loveridge y A. Rabinowitz. 2010. Felid futures: crossing disciplines, borders, and generations. pp. 599-649 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Marino, J., M. Lucherini, M. L. Villalba, M. Bennet, D. Cossios, A. Iriarte, P. Perovic y C. Sillero Zubiri. 2010. Highland cats: ecology and conservation of the rare and elusive Andean cat. pp. 581-592 *en* D. W. Macdonald y A. J. Loveridge, editores. *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Napolitano, C., M. Bennett, W. E. Johnson, S. J. O'Brien, P. A. Marquet, I. Barria, E. Poulin y A. Iriarte. 2008. Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology* **17**:678-690.
- Nowell, K. y P. Jackson. 1996. Wild cats: A status survey and conservation action plan. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). Gland, Switzerland.
- Pacala, S. W. y J. Roughgarden. 1982. Resource partitioning and interspecific competition in two two-species insular *Anolis* lizard communities. *Science* **217**:444-446.

- Pacala, S. W. y J. Roughgarden. 1985. Population experiments with the *Anolis* lizards of St. Maarten and St. Eustatius. *Ecology* **66**:129-141.
- Palomares, F. y T. M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* **153**:492-508.
- Palomares, F., P. Ferreras, J. Fedriani y M. Delibes. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology* **33**:5-13.
- Primack, R., R. Rozzi, P. Feisinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Reppucci, J., D. Castillo, M. Lucherini, E. Luengos Vidal y E. B. Casanave. 2009. Interindividual interactions of Molina's hog-nosed skunks *Conepatus chinga* in the Pampas grassland of Argentina. *Acta Theriologica* 54:87-94.
- Schoener, T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**:27-39.
- Scrocchi, G. J. y S. P. Halloy. 1986. Notas sistemáticas, ecológicas, etológicas y biogeográficas sobre el Gato Andino. *Acta Zoologica Lilloana* **38**:157-170.
- Selås, V. y J. Vik. 2007. The arctic fox *Alopex lagopus* in Fennoscandia: a victim of human-induced changes in interspecific competition and predation? *Biodiversity and Conservation* 16:3575-3583.

