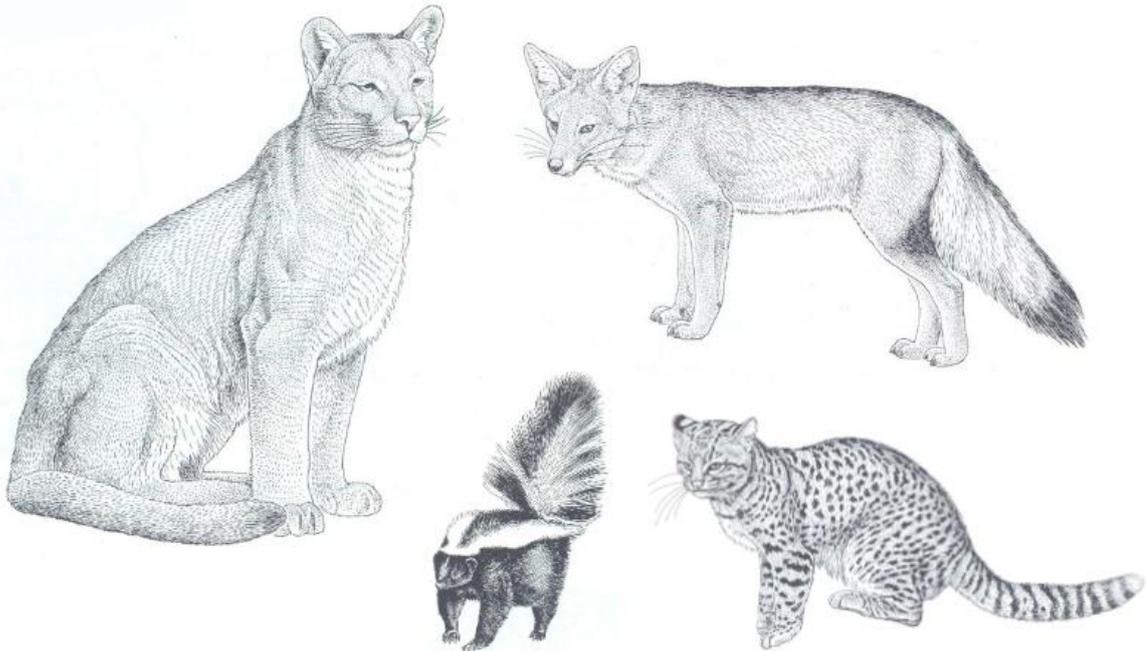




Universidad Nacional del Sur
Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia
Tesis de grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas



INTERACCIONES ESPACIO-TEMPORALES DE CUATRO ESPECIES DE CARNÍVOROS EN UN AGROECOSISTEMA DEL SUDOESTE BONAERENSE



Alumna: Valentina Tapuerca

Director: Nicolás Caruso

Bahía Blanca, 2023



Universidad Nacional del Sur
Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia
Tesis de grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas



INTERACCIONES ESPACIO-TEMPORALES DE CUATRO ESPECIES DE CARNÍVOROS EN UN AGROECOSISTEMA DEL SUDOESTE BONAERENSE

Valentina Tapuerca

Alumna

Nicolás Caruso

Director

Bahía Blanca, 2023

AGRADECIMIENTOS

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

A la Dra. Emma Casanave y a los miembros del GECM por permitirme ser parte del equipo para realizar esta tesis.

A mi director, el Dr. Nicolás Caruso, por la dedicación, el compromiso, la disponibilidad, la paciencia y el entusiasmo.

A la Dra. Estela Maris Luengos Vidal por brindarme ayuda, conocimientos y experiencia en cada etapa de la tesis.

A la Dra. Sabrina Martínez y a la Lic. María Lina Rinaldi García por ayudarme con el proceso de etiquetado de las fotos y la actividad de las cámaras trampa.

A los estudiantes y colaboradores que participaron con la revisión de las cámaras durante los 5 años de trabajo de campo.

Al personal de la Chacra Experimental Patagones (Ministerio de Agroindustria de la provincia de Buenos Aires) y a la cooperadora de la misma por la colaboración en la recolección de los datos.

El trabajo realizado fue posible con el aporte de los siguientes proyectos: PGI SGCyT, UNS24/B 243 y UNS24/B 318; PICT 2015-n2283 y PICT 2018-04134; PIP 11220200100839CO; Wild Felid Conservation; The Alongside Wildlife Foundation.

A mi docente consejero, Pablo Martín, por escucharme y aconsejarme en cada momento que lo necesité.

A mi familia, mi pareja y mis amigos por formar parte de esta etapa de mi vida y motivarme todo el tiempo a avanzar y llegar al final.

ÍNDICE

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	10
Objetivo general.....	10
Objetivos particulares	10
Hipótesis y predicciones	10
MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
Área de estudio	11
Trabajo de campo	13
Trabajo de gabinete	14
Análisis de datos	15
RESULTADOS	17
DISCUSIÓN.....	32
BIBLIOGRAFÍA.....	35

RESUMEN

Las interacciones espacio-temporales son aspectos clave que condicionan la coexistencia entre especies competidoras. El objetivo de esta tesis fue estudiar la segregación espacio-temporal de cuatro especies de carnívoros en un agroecosistema del Sudoeste Bonaerense. El estudio se realizó en una estancia en el extremo sur del Espinal (40°39'51"S; 62°53'03"O) en la cual se colocaron 20 cámaras trampa con una separación de 1 km que estuvieron activas desde enero de 2018 y hasta septiembre de 2022. El esfuerzo total de muestreo fue de 23.738 noches trampa. Se obtuvieron fotos independientes (separación temporal de 30 min.) de *Lycalopex gymnocercus* (N= 2.598), *Leopardus geoffroyi* (N= 420), *Puma concolor* (N= 196) y *Conepatus chinga* (N= 206). Para determinar la superposición espacial de estas especies se calculó el índice de Pianka (IP). Para el solapamiento temporal se estimó el patrón general de actividad diaria y se calculó un índice de solapamiento temporal entre cada par de especies. Estos análisis se repitieron para las estaciones cálida y fría. *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi* mostraron un bajo solapamiento espacial posiblemente debido a similitudes en sus tamaños corporales y un alto solapamiento temporal asociado a diferencias en su dieta. Los mayores solapamientos espaciales se dieron entre *L. gymnocercus* y *C. chinga*, y entre *L. geoffroyi* y *P. concolor*, posiblemente debido a un entorno con manejo no letal de la depredación y ambientes bien conservados. La actividad de las especies fue principalmente crepuscular nocturna, pero hubo variaciones estacionales relacionadas con la disponibilidad de recursos tróficos y condiciones climáticas. *C. chinga* y *P. concolor* mostraron un bajo solapamiento espacial y temporal, posiblemente debido a su comportamiento evitativo mutuo. *P. concolor* y *L. gymnocercus* presentaron alto solapamiento temporal y espacial intermedio, posiblemente influenciado por su bajo nivel de tolerancia a la presencia humana y la naturaleza oportunista del zorro. En la estación cálida, contrariamente a en la estación fría, *L. geoffroyi* y *P. concolor* tuvieron un bajo solapamiento temporal, probablemente debido a sus requisitos tróficos similares. En general, se observaron altos índices de solapamiento temporal y espacial entre las especies, lo que destaca la importancia de un tercer eje de nicho. Se sugiere la necesidad de futuros estudios que consideren los nichos tróficos y el efecto de la actividad humana en estos patrones.

INTRODUCCIÓN

En el marco teórico de la ecología de comunidades, los principales factores que determinan su estructura y composición son las características abióticas del ambiente local, las interacciones interespecíficas que promueven o limitan la coexistencia, y eventos estocásticos de colonización y extinción local, entre otros (Chase y Leibold, 2003).

La competencia interespecífica es uno de los mecanismos limitantes de la riqueza de especies, es decir, el número de especies que pueden formar parte de una comunidad (Di Bitetti *et al.*, 2010) y constantemente se investiga y estudia cómo las especies con características morfológicas y/o dietas similares pueden coexistir.

Existen dos conceptos de nicho: el fundamental y el realizado (Molles, 2006). El primero se refiere al conjunto de condiciones ambientales y recursos en las que una especie puede sobrevivir y reproducirse en ausencia de la interacción con otras especies, por lo cual, rara vez se da en la naturaleza. El segundo término hace referencia al subconjunto del nicho fundamental que una especie ocupa en presencia de interacciones con otras especies. En condiciones ideales y en ausencia de competencia, una especie puede explotar todo su nicho fundamental. Sin embargo, en la realidad, las especies interactúan entre sí y compiten por los recursos disponibles, lo que lleva a que cada especie ocupe solo una parte de su nicho fundamental, es decir, su nicho realizado.

El nicho de una especie es dinámico y puede cambiar con el tiempo debido a factores ambientales y a las interacciones con otras especies del ecosistema (Molles, 2006). Estos conceptos son fundamentales para comprender la ecología de las comunidades y cómo las especies coexisten en una comunidad.

La Teoría de la Similitud Limitante, propuesta por MacArthur y Levins (1967), argumenta que para que dos especies competidoras puedan coexistir, es necesario que se segreguen parcialmente en una o más dimensiones de sus nichos ecológicos. Por otro lado, Schoener (1974) descubrió que la segregación entre los nichos de dos especies suele ocurrir en múltiples dimensiones, siendo dos el número más probable de dimensiones en las que se observa segregación. Este autor también sugirió que las dimensiones de nicho más críticas para la segregación son: la dimensión espacial (hábitat), la trófica y la temporal. En esta tesis se tendrá en cuenta el componente espacial y el temporal en el análisis de superposición del nicho entre las especies en estudio.

Respecto a la segregación espacial de especies de carnívoros simpátricos, se han llevado a cabo numerosos estudios que han reportado diferentes resultados: casos de exclusión competitiva (Balestrieri *et al.*, 2010), cambios en la selección de hábitat a escala de paisaje (Fisher *et al.*, 2013) y segregación espacial mediada por cambios en el comportamiento (Broekhuis *et al.*, 2013).

Si bien el componente temporal fue descrito por Schoener (1974) como el menos importante de las tres dimensiones de nicho, los estudios posteriores demostraron que las interacciones temporales son aspectos clave que condicionan la coexistencia entre especies depredadoras competidoras (Lucherini *et al.*, 2009).

La comunidad de carnívoros del Espinal del Sudoeste de la provincia de Buenos Aires está conformada por siete especies, siendo el puma (*Puma concolor*), el gato montés (*Leopardus geoffroyi*), el zorro pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) y el zorrino común (*Conepatus chinga*) las cuatro más comunes de la zona (Canevari y Vaccaro, 2007; Caruso *et al.*, 2016) (Figura 1). Debido a su abundancia relativamente alta y sumado a la importancia que tienen por los conflictos existentes con los ganaderos (Caruso *et al.*, 2017), se decidió tomar estas especies como foco de estudio.

Los carnívoros son depredadores situados en la cima de las cadenas tróficas (Redford y Eisenberg, 1992; Winnie y Creel, 2017) y se alimentan principalmente de vertebrados, aunque es común que algunos, como el zorro y el zorrino, se alimenten además de insectos, frutos u otro material vegetal (Lucherini y Luengos Vidal, 2008; Castillo *et al.*, 2014). Al encontrarse en esa posición de la cadena trófica pueden ejercer un control *top-down* sobre las poblaciones de sus presas, por lo que cumplen un rol fundamental en los ecosistemas donde habitan (Ripple *et al.*, 2014). En la cascada trófica, los carnívoros modifican la abundancia de las especies sobre las que depredan y, en efecto, estas ejercen presión sobre la biomasa vegetal (Ritchie *et al.*, 2012). Al estar relacionados directamente con la biodiversidad del ambiente, los carnívoros pueden ser considerados indicativos de la salud e integridad de los ecosistemas (Sergio *et al.*, 2008; Ripple *et al.*, 2014). Estas especies también podrían actuar como especies paraguas, es decir, que sus grandes requisitos territoriales permiten englobar el territorio de otras especies, por lo que su conservación podría implicar la protección de otras especies (Rozylowicz *et al.*, 2011). Por último, los carnívoros se pueden utilizar como especies bandera debido a su carisma, convirtiéndose así en herramientas ideales para promover la conciencia pública sobre la importancia de la conservación de la biodiversidad (Karanth y Chellam, 2009).

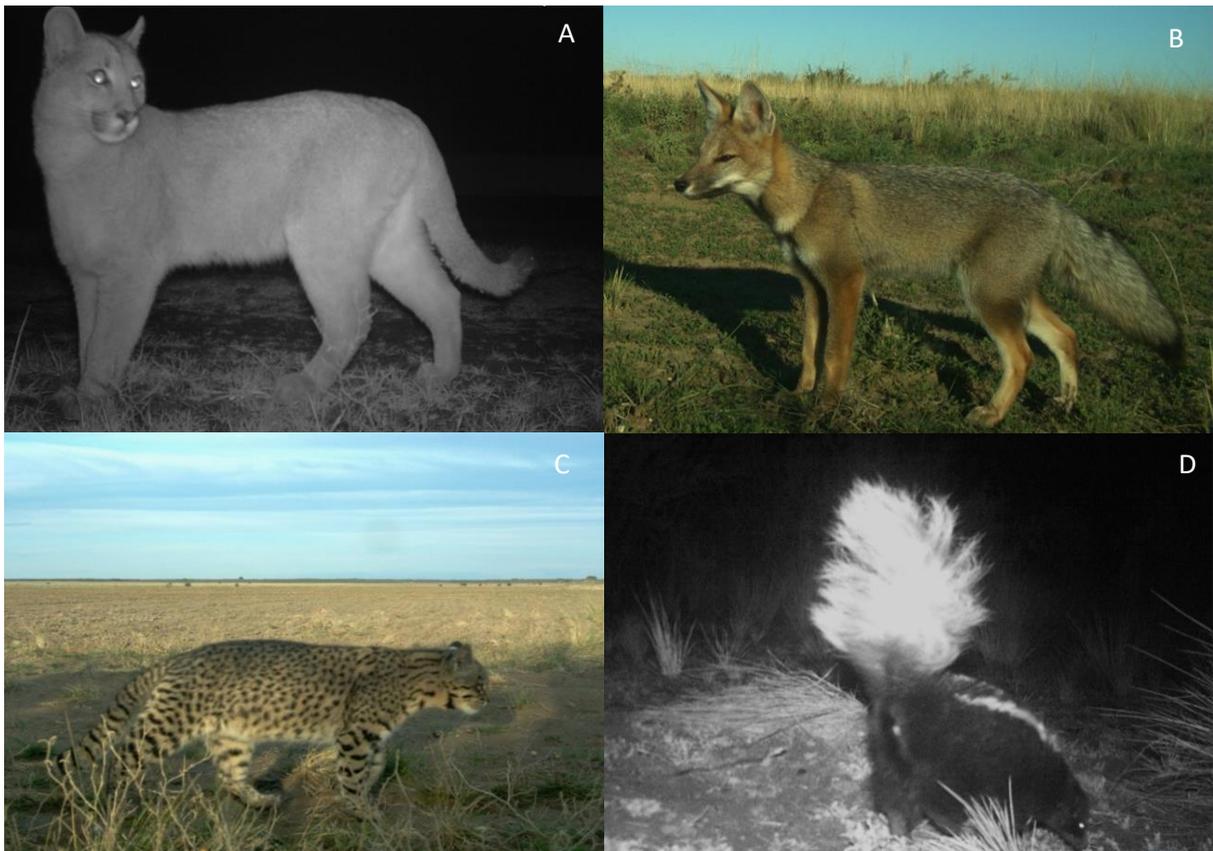


Figura 1. Fotos de A. puma, B. zorro, C. gato montés y D. zorrino, obtenidas a través de distintas cámaras trampa en el área de estudio.

A causa de las bajas densidades poblacionales, su necesidad de grandes áreas y sus bajas tasas de crecimiento poblacional, los carnívoros son extremadamente vulnerables a las perturbaciones del ambiente en el que se encuentran, particularmente las antrópicas. Las principales amenazas que sufren son la pérdida y la fragmentación del hábitat y la persecución por parte de las personas (Crooks *et al.*, 2011; Di Minin *et al.*, 2016), las cuales se profundizan en los ambientes altamente antropizados, como los agroecosistemas. Un aspecto relevante, que pone en riesgo la conservación de estas especies, es la introducción del ganado doméstico, que es la principal causa de conflicto entre carnívoros y humanos (Van Eeden *et al.*, 2018). Al disminuir la abundancia de presas naturales, los carnívoros pueden depredar sobre el ganado doméstico y causar pérdidas económicas significativas, dando lugar a persecuciones por parte de los productores rurales (Inskip y Zimmermann, 2009), siendo el puma y el zorro las especies más comprometidas.

Otro aspecto importante de la ecología de los carnívoros es la depredación intragremial. Debido a que el puma suele alimentarse de presas de mayor tamaño (Palacios *et al.*, 2012; Andreasen *et al.*, 2021), por su gran tamaño corporal y por ser afectada por la fuerte

presión de caza, es la especie con mayor probabilidad de depredar sobre el resto de los carnívoros (Donadio y Buskirk, 2006). Esto podría dar lugar a una evitación, tanto espacial como temporalmente, por parte de los carnívoros de menor tamaño (Caruso, 2015). Aunque no se han reportado casos de depredación intragremial en esta región, existen evidencias documentadas para otras áreas de estudio, de depredación del puma sobre el zorro y sobre el gato montés (Lucherini y Luengos Vidal, 2008; Pereira *et al.*, 2010).

El estudio de la ecología de los carnívoros es fundamental ya que cumplen un importante rol en los ecosistemas, sin embargo, puede resultar sumamente dificultoso a causa de sus hábitos esquivos, sus bajos números poblacionales y la gran extensión de terreno que suelen utilizar (Tobler *et al.*, 2008; Sollmann, 2018). Es por eso que el trampeo fotográfico ha sido una de las técnicas no invasivas más utilizadas para estudiar a las comunidades de carnívoros; además de por su bajo costo relativo a otras técnicas de estudio, su capacidad de trabajo autónomo por largos períodos de tiempo y su potencial para obtener múltiples datos en simultáneo (Rovero y Zimmermann, 2016).

Estudiar la ecología de los carnívoros en ambientes antropizados, como es el caso del Sudoeste Bonaerense, donde las especies se ven más afectadas, es muy importante para planificar de manera adecuada acciones de conservación tanto de las especies como de los ambientes que habitan.

OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Objetivo general

Estudiar la segregación espacio-temporal de cuatro especies de carnívoros en un agroecosistema del Sudoeste Bonaerense.

Objetivos particulares

- Evaluar el uso de hábitat de las cuatro especies de carnívoros en estudio, haciendo foco en el nivel de segregación espacial interespecífica.
- Estudiar los patrones de actividad diaria para cada una de las especies de carnívoros mencionadas y el grado de separación temporal entre ellas.
- Evaluar si la estacionalidad influye en el solapamiento espacio-temporal de las especies.

Hipótesis y predicciones

H1: La similitud de tamaño corporal en especies competidoras influye en el solapamiento de nicho.

- P1: Las especies con tamaño corporal similar presentarán menor solapamiento espacio-temporal.

H2: La persecución directa influye sobre la actividad y el solapamiento de nicho, especialmente en sitios antropizados.

- P1: Las especies más perseguidas tendrán menor solapamiento espacio-temporal con las especies menos perseguidas.

H3: El grado de generalismo y adaptación aumenta la flexibilidad de los patrones de actividad.

- P1: Las especies más generalistas mostrarán mayor variación en sus patrones de actividad espacio-temporal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La región sudoeste de la provincia de Buenos Aires abarca una cuarta parte del territorio bonaerense y se caracteriza por ser un área de producción mixta en la cual la ganadería ocupa el papel principal. Esta zona exhibe una productividad natural restringida, la cual está vinculada a suelos poco fértiles, poco desarrollados y con precipitaciones reducidas (Cabrera y Willink, 1980). Sumado a esto, el desmonte, la conversión de los bosques nativos en pastizales y cultivos, así como una mala gestión, no sustentable, de la ganadería, plantean una amenaza para el funcionamiento de los procesos ecológicos, la diversidad de especies y la productividad económica de la región (Caruso *et al.*, 2017).

El trabajo de campo se llevó a cabo en la “Chacra Experimental Patagones” (CEP; -40.6472 S, -62.8842 O) (Figura 2), perteneciente al Ministerio de Agroindustria de la Provincia de Buenos Aires, 15 km al noreste de la ciudad de Carmen de Patagones, en la ecorregión del Espinal. Presenta un clima semiárido y una temperatura media anual de 15,3 °C. En cuanto a las precipitaciones, caen principalmente en primavera y otoño y anualmente varían de 350 a 500 mm (Cabrera y Willink, 1980). La vegetación natural de la región incluye bosques caducifolios xerófilos dominados por *Neltuma caldenia*, praderas entremezcladas con parches naturales de vegetación de matorral espontáneo y praderas de pastizales (Morello *et al.*, 2012). La cobertura del área de estudio está representada por pasturas implantadas y cultivos, pastizal natural y monte en buen estado de conservación (Distel, 2016). El área comprende una superficie de 1212 ha de terreno llano, donde 712 ha (59%) son “monte” (en estado nativo o parcialmente modificado) y el resto corresponde a lotes donde se practica ganadería mixta, ovina y bovina, ambas en forma extensiva, porcina intensiva y se realizan distintas prácticas agrícolas.

La fauna del área de estudio incluye una amplia diversidad de vertebrados. Particularmente la comunidad de carnívoros del Espinal del Sudoeste de la provincia de Buenos Aires está formada por 4 especies de felinos: el puma (*Puma concolor*), el gato montés (*Leopardus geoffroyi*), el gato de los pajonales (*Leopardus colocolo*) y el yaguarundí (*Puma yagouarundi*); un cánido de mediano tamaño: el zorro pampeano (*Lycalopex gymnocercus*); y dos especies de mustélidos, carnívoros pequeños: el zorrino (*Conepatus chinga*) y el hurón

menor (*Galictis cuja*). En cuanto a la comunidad de herbívoros podemos encontrar al ñandú (*Rhea americana*), la vizcacha (*Lagostomus maximus*), la mara (*Dolichotis patagonum*), la libre europea (*Lepus europaeus*) (especie introducida), variedad de especies de inambúes (Tinamidae) y de micro-mamíferos, sobre todo roedores. Las especies omnívoras que se pueden destacar son el jabalí (*Sus scrofa*) (especie introducida) y varias especies de armadillos pertenecientes a la familia Dasypodidae (Canevari y Vaccaro, 2007).

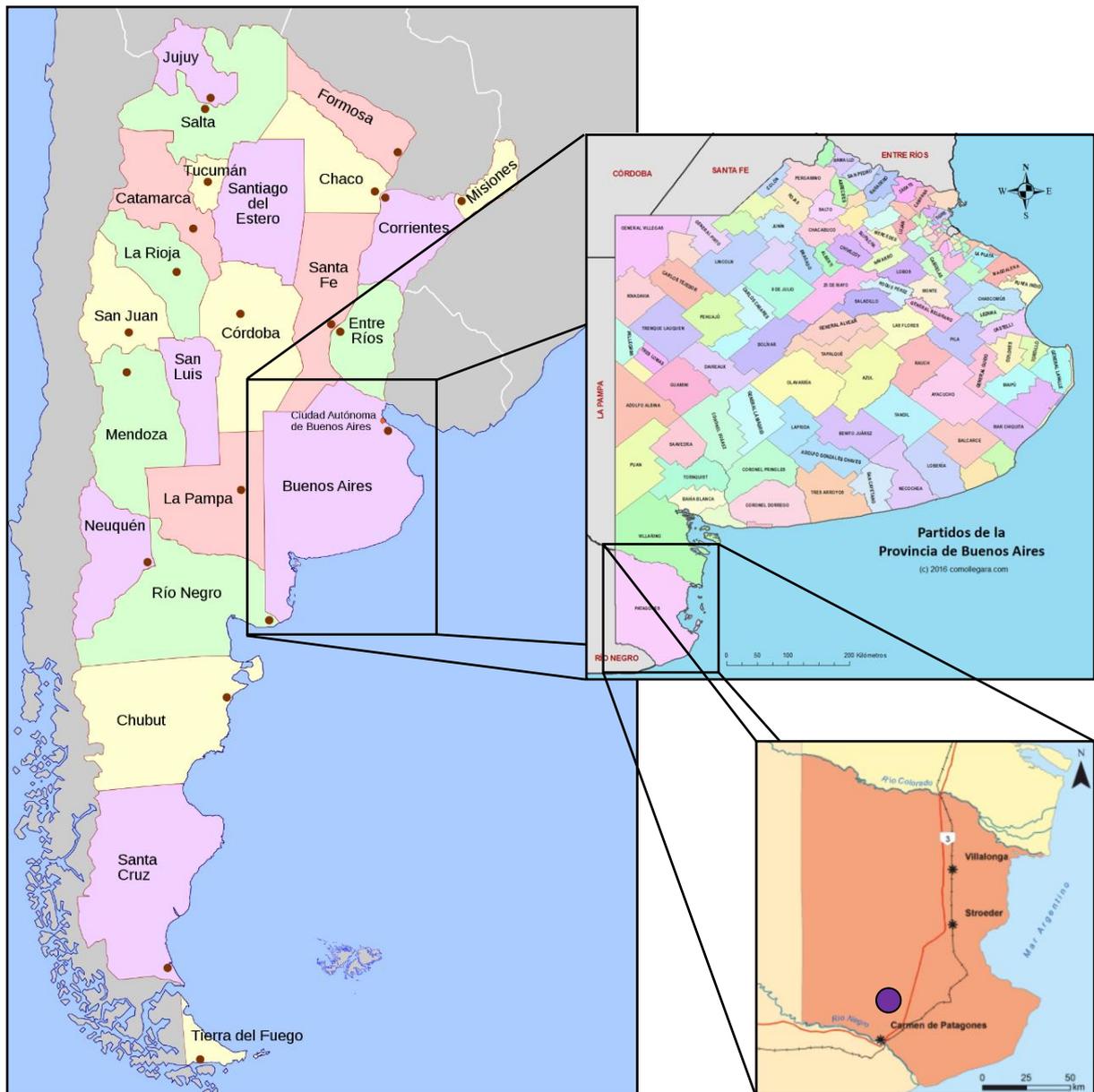


Figura 2. Ubicación del área de estudio dentro de la provincia de Buenos Aires, Argentina. El círculo violeta (●) muestra la localización de la Chacra Experimental Patagones (CEP) al sur de la provincia, en la ecorregión del Espinal.

Trabajo de campo

Se obtuvieron datos a campo a partir de un esquema de muestreo continuo que estableció el GECCM (Grupo de Ecología Comportamental de Mamíferos), desde enero de 2018 y hasta septiembre de 2022, mediante trampeo fotográfico. Se estableció una grilla con 20 celdas de 1 km x 1 km, que cubrió la superficie de la CEP, con las cámaras trampa ubicadas dentro de cada celda (Figura 3).

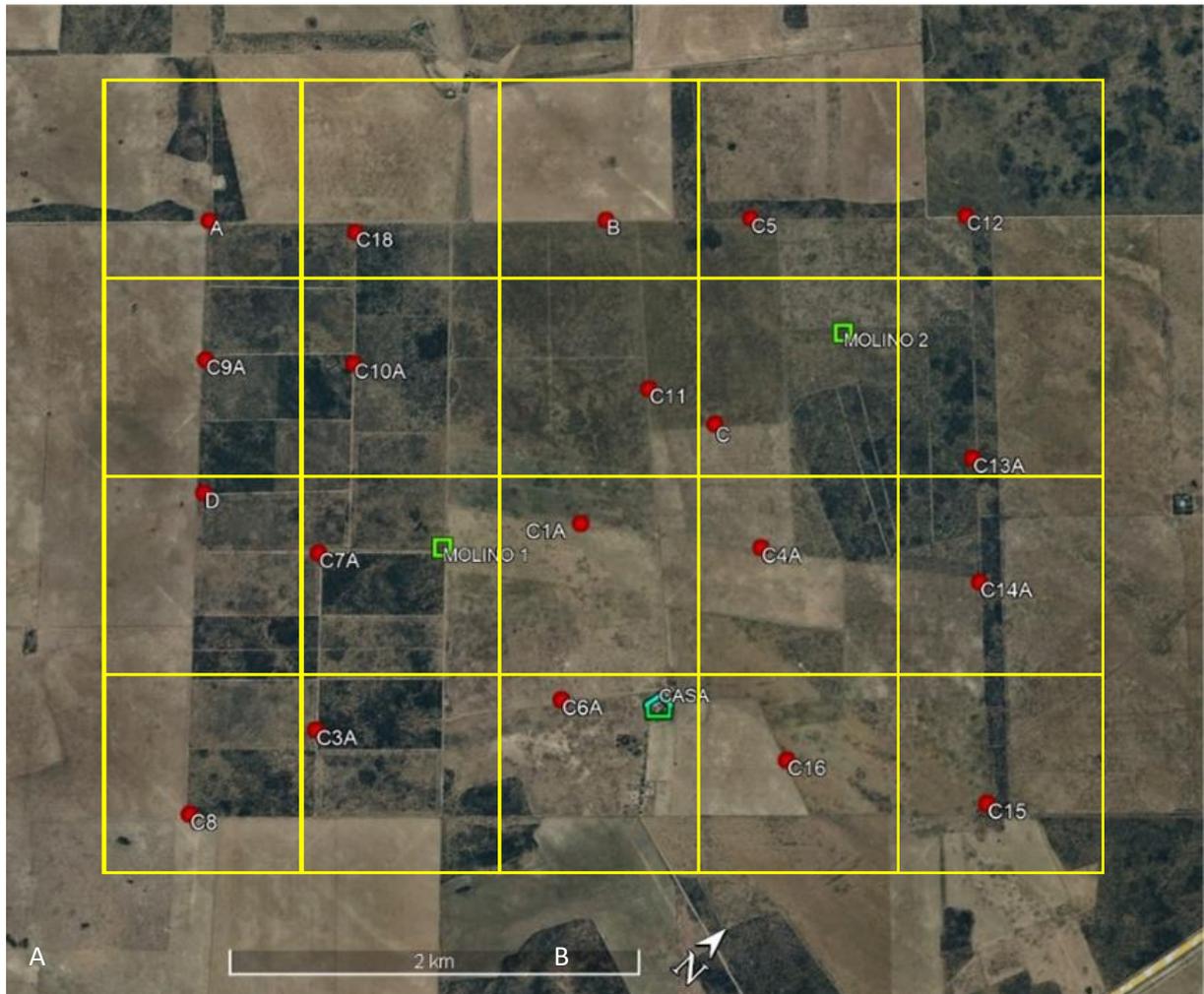


Figura 3. Grilla de 20 celdas de 1 km x 1 km con la ubicación de las cámaras trampa (●) dentro de la CEP, como también la ubicación de los molinos 1 y 2 y la casa.

Las cámaras trampa (Figura 4A) son cámaras fotográficas digitales de infrarrojo pasivo que trabajan en relación a la activación de un sensor de movimiento y temperatura. Estas cámaras fueron ubicadas estratégicamente en los senderos por donde se presumió que podía pasar un individuo, a una altura aproximada de 40 cm por encima del suelo (Rinaldi García, 2022). Las cámaras utilizadas correspondieron a diferentes modelos, por lo que se homogeneizaron los parámetros de funcionamiento entre ellas (tiempo de latencia, cantidad

de fotos por disparo, sensibilidad del sensor, etc.). Fueron revisadas regularmente (aproximadamente cada 2 meses o cuando resultó posible en función de la situación sanitaria) para reemplazar las pilas y las tarjetas de memoria. En caso de mal funcionamiento o rotura fueron reemplazadas por otras, manteniendo siempre la ubicación. Todas las cámaras estuvieron operativas las 24 horas del día, con un intervalo mínimo de 3 minutos entre fotografías consecutivas. Cada fotografía guardó en sus metadatos la información referida a la fecha y la hora en la que fue tomada, la temperatura y la fase lunar (Figura 4B). No se utilizó cebo, para evitar aumentos desproporcionados en la frecuencia de visita de algunas especies (O'Connell *et al.*, 2011).



Figura 4. A. Cámara de la marca Reconyx ubicada en el área de estudio. B. Fotografía de gato montés tomada por una cámara de la misma marca mostrando en detalle el modelo de cámara, la fecha y la hora, la fase lunar y la temperatura.

Trabajo de gabinete

Los registros existentes en las tarjetas de las cámaras trampa fueron analizados a través de un proceso de etiquetado donde se identificaron las especies que aparecían en cada fotografía. En este proceso, todas las fotografías fueron inspeccionadas cuidadosamente y aquellas que mostraron alguna especie de vertebrados fueron etiquetadas con el nombre común de las especies presentes. Esta etiqueta quedó guardada en los metadatos de cada fotografía. Para esto se utilizó la herramienta *digiKam* (versión 7.2.0) que tiene la ventaja de ser FOSS (*Free and Open Source Software*). Posteriormente, todos los metadatos fueron extraídos a una planilla de cálculo donde quedaron registradas las especies, la hora de

obtención de la fotografía, la temperatura, la fase lunar y el lugar de obtención de la foto (a través de la geolocalización de la cámara). Para esto se utilizó el software exifPro (versión 2.1.0).

Análisis de datos

Para los análisis de los datos se seleccionaron aquellas fotografías, de una misma especie y un mismo sitio, cuya separación temporal fue de al menos 30 min. (“eventos fotográficos independientes”) (Caruso *et al.*, 2016). Las fotografías en las que aparecieron dos o más individuos de una misma especie fueron contadas como un solo evento independiente.

Solapamiento espacial

Para estudiar el uso del hábitat y la segregación espacial interespecífica, se calculó un índice de abundancia relativa (IAR) cada 100 días-trampa de cada especie por sitio de muestreo. Este, se obtuvo dividiendo el número de eventos fotográficos independientes por el esfuerzo de muestreo correspondiente, por sitio. El esfuerzo de muestreo se obtuvo contando el número de días que la cámara estuvo operativa (descontando aquellos días en los que no funcionó por rotura u otros motivos). Para determinar la superposición espacial de especies se calculó el índice de Pianka (IP) (Pianka, 1973), con base en los IARs para cada sitio. Luego, se calcularon los intervalos de confianza alrededor de los IP utilizando el paquete "spaa" (Zhang *et al.*, 2013) del lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2021). Los centros de actividad se representaron espacialmente para cada especie utilizando los paquetes “ggmap” y “ggplot2” (Kahle y Wickham, 2013; Wickham, 2016). El procedimiento se repitió para las estaciones cálida (primavera-verano) y fría (otoño-invierno).

Solapamiento temporal

Para el estudio del solapamiento temporal se utilizaron los datos horarios registrados en los eventos fotográficos independientes. Se convirtió la hora del día en que se tomó cada fotografía primero en tiempo decimal y luego en radianes. De esta forma, el tiempo de cada imagen se convirtió en un ángulo (Zar, 2010), siendo este el formato de datos que se utilizó para el análisis posterior. Con esta información, se aplicó un test Rayleigh (Zar, 2010) para evaluar si el patrón de actividad se distribuía uniformemente alrededor del día, principalmente para examinar si existía alguna preferencia significativa de las especies por

algún momento específico del día. Luego, se estimó el patrón de actividad general y por estaciones (cálida y fría) de cada especie mediante una función de densidad Kernel que muestra la concentración de las fotografías en los diferentes períodos del día (Ridout y Linkie, 2009). También se realizaron gráficos polares para visualizar los patrones de actividades, que son una variación especializada de un histograma diseñado específicamente para datos direccionales y permiten visualizar la naturaleza cíclica del comportamiento, identificando picos y valles que corresponden a diferentes momentos del día. Posteriormente, se calculó un índice de solapamiento temporal ($\hat{\Delta}$) cuyo rango va desde 0 (ninguna superposición) hasta 1 (superposición total) y que describe el nivel de solapamiento entre las funciones de densidad de dos especies dadas (Ridout y Linkie, 2009), utilizando el paquete “Overlap” de R (Meredith y Ridout, 2021). Según Yang *et al.* (2018) se consideran superposiciones bajas ($\hat{\Delta} \leq 0,5$), medias ($0,5 < \hat{\Delta} \leq 0,75$) y altas ($\hat{\Delta} > 0,75$). Se utilizó el estimador $\hat{\Delta}_1$, que se recomienda para tamaños de muestra pequeños (Linkie y Ridout, 2011). Luego, utilizando la función bootstrap se extrajeron 10000 observaciones simuladas aleatorias de las distribuciones originales (Meredith y Ridout, 2021). Se construyeron los Intervalos de Confianza para $\hat{\Delta}_1$ al 95% utilizando la función bootCI (Linkie y Ridout, 2011), la cual presenta cinco salidas. Siguiendo las recomendaciones de Meredith y Ridout (2021), se eligió “basic0” como estimación de los Intervalos de Confianza.

RESULTADOS

Se obtuvieron 2.598 eventos fotográficos independientes de *Lycalopex gymnocercus*, 420 de *Leopardus geoffroyi*, 196 de *Puma concolor* y 206 de *Conepatus chinga*. El esfuerzo total de muestreo fue de 23.738 noches trampa (Tabla 1).

Tabla 1. Esfuerzos de muestreo por sitio y por año y eventos fotográficos independientes de cada especie en cada sitio.

Sitio	Esfuerzos de muestreo						Eventos independientes			
	2018	2019	2020	2021	2022	total	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>
A	174	152	366	219	114	1025	22	1	9	19
B	209	287	366	323	122	1307	4	4	13	40
C	189	183	358	337	116	1183	0	1	2	14
C1A	323	315	98	79	262	1077	2	2	2	106
C3A	341	358	355	344	114	1512	60	31	43	713
C4A	283	267	366	206	227	1349	5	1	3	74
C5	287	258	338	353	126	1362	20	6	0	51
C6A	129	96	258	264	214	961	0	1	0	38
C7A	267	287	361	190	125	1230	0	8	0	2
C8	116	257	124	201	128	826	14	8	1	43
C9A	192	201	325	316	128	1162	76	17	29	59
C10A	274	357	222	350	128	1331	22	32	13	320
C11	290	254	268	210	111	1133	19	1	41	433
C12	243	333	308	225	61	1170	46	30	4	87
C13A	210	202	229	264	128	1033	13	13	3	64
C14A	356	250	307	279	267	1459	83	27	17	86
C15	339	260	278	249	170	1296	15	6	1	49
C16	126	290	64	282	267	1029	2	0	12	184
C18	184	205	362	361	122	1234	5	1	6	42
D	170	245	201	342	101	1059	12	6	7	174
Total	4702	5057	5554	5394	3031	23738	420	196	206	2598

Solapamiento espacial

Con respecto al análisis espacial, el IAR promedio fue de 10,5 para *L. gymnocercus*, 1,689 para *L. geoffroyi*, 0,785 para *P. concolor* y 0,835 para *C. chinga* (Tabla 2). En promedio, el zorrino mostró la mayor superposición con el resto de las especies, con un IP de 0,86 con el zorro, 0,725 con el gato montés y 0,559 con el puma (Tabla 3, Figura 5). Le sigue el gato montés, con un IP de 0,836 con el puma y 0,549 con el zorro. Por último, el zorro y el puma mostraron un IP de 0,611. Para una mejor interpretación, se representaron los centros de actividad espacial de cada especie (Figura 6).

Tabla 2. Índices de abundancia relativa (IAR) cada 100 días-trampa de cada especie en cada sitio y sus respectivas coordenadas geográficas.

Sitio	Índices de abundancia relativa				Coordenadas geográficas	
	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>	x	y
A	2,146	0,098	0,878	1,854	506349	5498699
B	0,306	0,306	0,995	3,060	507813	5500166
C	0,000	0,085	0,169	1,183	509001	5499810
C1A	0,186	0,186	0,186	9,842	508836	5498935
C3A	3,968	2,050	2,844	47,156	508658	5497293
C4A	0,371	0,074	0,222	5,486	509583	5499495
C5	1,468	0,441	0,000	3,744	508364	5500720
C6A	0,000	0,104	0,000	3,954	509417	5498265
C7A	0,000	0,650	0,000	0,163	507996	5497911
C8	1,695	0,969	0,121	5,206	508494	5496559
C9A	6,540	1,463	2,496	5,077	506855	5498190
C10A	1,653	2,404	0,977	24,042	507406	5498738
C11	1,677	0,088	3,619	38,217	508556	5499718
C12	3,932	2,564	0,342	7,436	509145	5501491
C13A	1,258	1,258	0,290	6,196	509975	5500667
C14A	5,689	1,851	1,165	5,894	510491	5500152
C15	1,157	0,463	0,077	3,781	511280	5499318
C16	0,194	0,000	1,166	17,881	510446	5498803
C18	0,405	0,081	0,486	3,404	506925	5499218
D	1,133	0,567	0,661	16,431	507356	5497716
Promedio	1,689	0,785	0,835	10,500		

Tabla 3. Índice de Pianka observado entre pares de especies.

	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>
<i>L. geoffroyi</i>		0,836	0,725	0,549
<i>P. concolor</i>	0,836		0,559	0,611
<i>C. chinga</i>	0,725	0,559		0,860
<i>L. gymnocercus</i>	0,549	0,611	0,860	

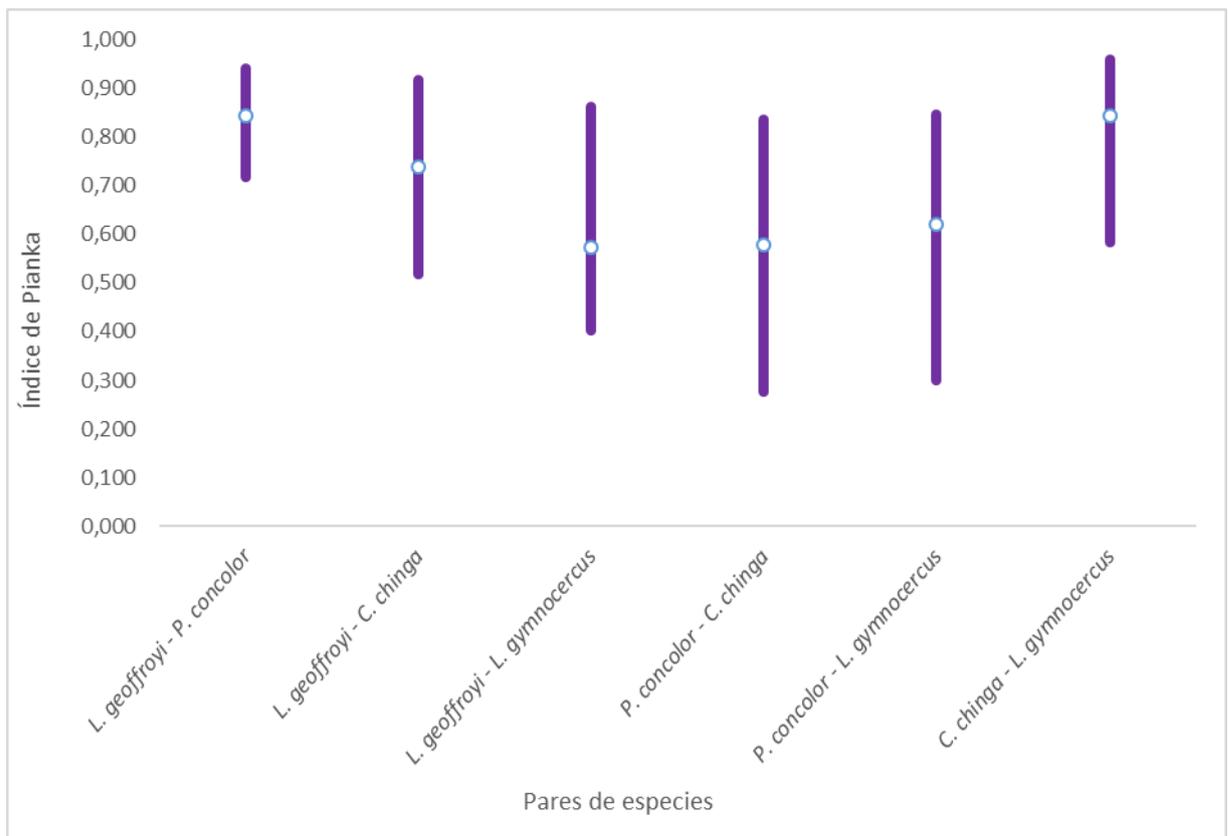


Figura 5. Superposición espacial para cada par de especies según el índice de Pianka (IP). Los puntos blancos representan el valor de IP estimado y las barras indican intervalos de confianza del 95%.

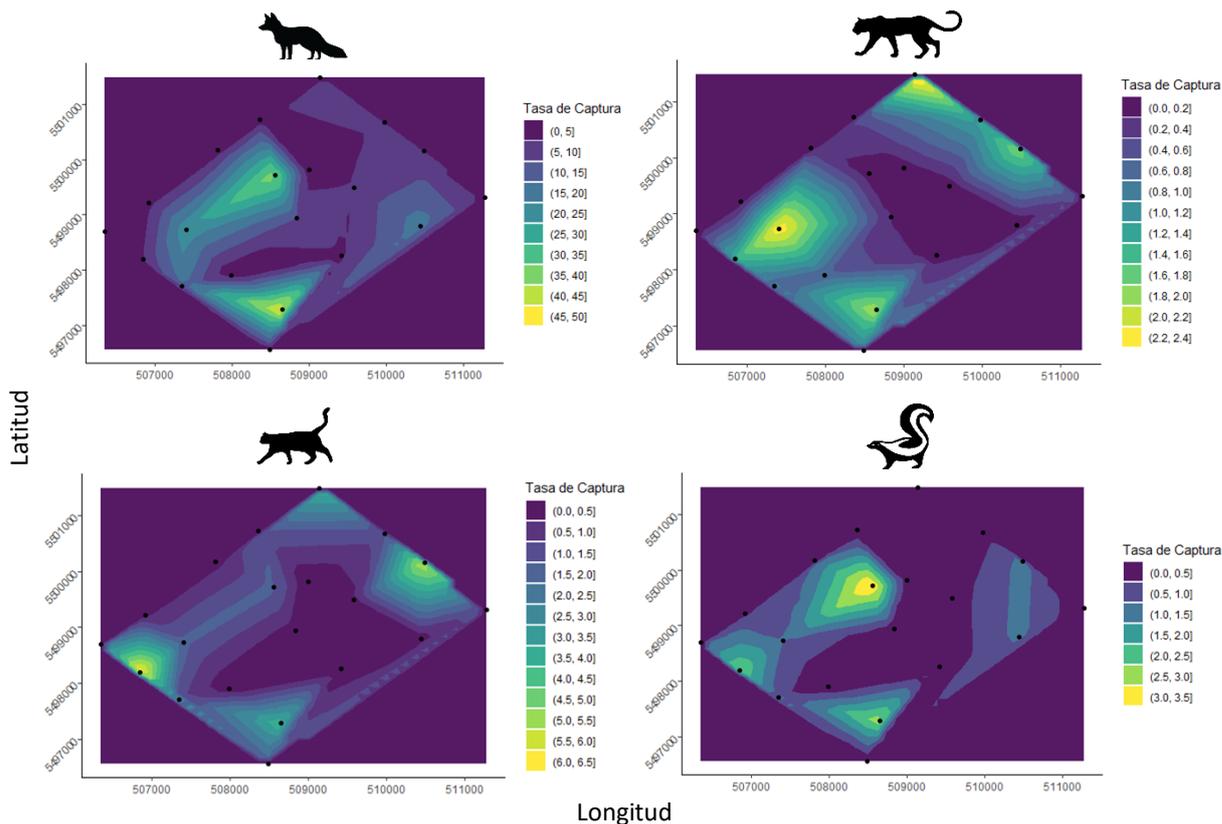


Figura 6. Centros de actividad espacial de cada especie.

La Tabla 4 muestra los esfuerzos de muestreo y los eventos independientes de cada especie en las estaciones cálida y fría. En la Tabla 5 se presentan los IAR de cada especie por estación. En la estación cálida (Tabla 6A, Figura 7A), en promedio, el gato montés mostró la mayor superposición con el resto de las especies, con el IP más alto, de 0,83 con el puma. Le sigue el zorro con un IP de 0,798 con el zorrino. Por otro lado, en la estación fría (Tabla 6B, Figura 7B), el zorrino mostró la mayor superposición con el resto de las especies, con el IP más alto, de 0,823 con el zorro. Le sigue el puma con el gato montés, con un IP de 0,753.

Tabla 4. Esfuerzos de muestreo por sitio y por estación y eventos fotográficos independientes por estación de cada especie en cada sitio.

Sitio	Esfuerzo de muestreo		Eventos independientes - cálida				Eventos independientes - fría			
	cálida	fría	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>
A	559	466	7	0	8	3	15	1	1	16
B	646	661	2	2	4	9	2	2	9	31
C	512	671	0	0	0	3	0	1	2	11
C1A	466	611	0	1	0	47	2	1	2	59
C3A	741	771	34	14	7	256	26	17	36	457
C4A	618	731	3	1	3	28	2	0	0	46
C5	656	706	6	4	0	22	14	2	0	29
C6A	389	572	0	0	0	11	0	1	0	27
C7A	657	573	0	7	0	1	0	1	0	1
C8	508	318	7	5	1	29	7	3	0	14
C9A	605	557	25	8	5	24	51	9	24	35
C10A	594	737	7	8	7	102	15	24	6	218
C11	451	682	8	0	14	142	11	1	27	291
C12	516	654	25	12	2	41	21	18	2	46
C13A	361	672	5	7	1	32	8	6	2	32
C14A	605	854	35	8	4	28	48	19	13	58
C15	542	754	11	1	0	28	4	5	1	21
C16	498	531	2	0	6	91	0	0	6	93
C18	612	622	1	0	2	26	4	1	4	16
D	424	635	3	0	2	72	9	6	5	102
Total	10960	12778	181	78	66	995	239	118	140	1603

Tabla 5. Índices de abundancia relativa (IAR) cada 100 días-trampa de cada especie en cada sitio, por estación.

Sitio	Índices de abundancia relativa - cálida				Índices de abundancia relativa - fría			
	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>
A	1,252	0,000	1,431	0,537	3,219	0,215	0,215	3,433
B	0,310	0,310	0,619	1,393	0,303	0,303	1,362	4,690
C	0,000	0,000	0,000	0,586	0,000	0,149	0,298	1,639
C1A	0,000	0,215	0,000	10,086	0,327	0,164	0,327	9,656
C3A	4,588	1,889	0,945	34,548	3,372	2,205	4,669	59,274
C4A	0,485	0,162	0,485	4,531	0,274	0,000	0,000	6,293
C5	0,915	0,610	0,000	3,354	1,983	0,283	0,000	4,108
C6A	0,000	0,000	0,000	2,828	0,000	0,175	0,000	4,720
C7A	0,000	1,065	0,000	0,152	0,000	0,175	0,000	0,175
C8	1,378	0,984	0,197	5,709	2,201	0,943	0,000	4,403
C9A	4,132	1,322	0,826	3,967	9,156	1,616	4,309	6,284
C10A	1,178	1,347	1,178	17,172	2,035	3,256	0,814	29,579
C11	1,774	0,000	3,104	31,486	1,613	0,147	3,959	42,669
C12	4,845	2,326	0,388	7,946	3,211	2,752	0,306	7,034
C13A	1,385	1,939	0,277	8,864	1,190	0,893	0,298	4,762
C14A	5,785	1,322	0,661	4,628	5,621	2,225	1,522	6,792
C15	2,030	0,185	0,000	5,166	0,531	0,663	0,133	2,785
C16	0,402	0,000	1,205	18,273	0,000	0,000	1,130	17,514
C18	0,163	0,000	0,327	4,248	0,643	0,161	0,643	2,572
D	0,708	0,000	0,472	16,981	1,417	0,945	0,787	16,063
Promedio	1,566	0,684	0,606	9,123	1,855	0,863	1,039	11,722

Tabla 6. Índice de Pianka calculado entre pares de especies por estaciones. A. cálida. B. fría.

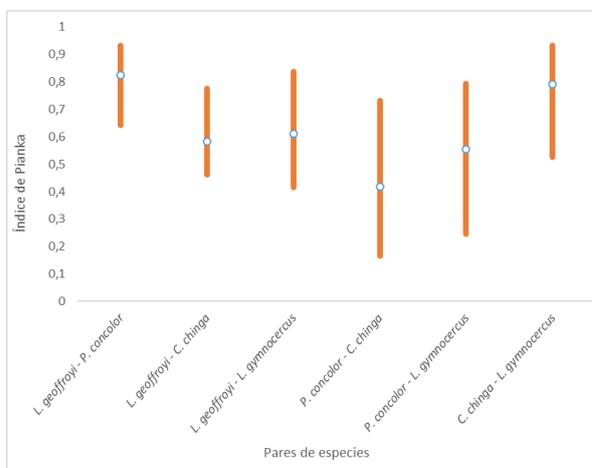
A.

	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>
<i>L. geoffroyi</i>		0,830	0,543	0,599
<i>P. concolor</i>	0,830		0,378	0,548
<i>C. chinga</i>	0,543	0,378		0,798
<i>L. gymnocercus</i>	0,599	0,548	0,798	

B.

	<i>L. geoffroyi</i>	<i>P. concolor</i>	<i>C. chinga</i>	<i>L. gymnocercus</i>
<i>L. geoffroyi</i>		0,753	0,736	0,469
<i>P. concolor</i>	0,753		0,569	0,627
<i>C. chinga</i>	0,736	0,569		0,823
<i>L. gymnocercus</i>	0,469	0,627	0,823	

A.



B.

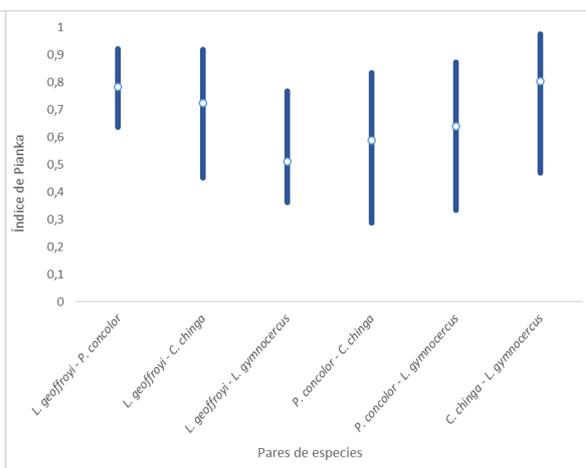


Figura 7. Superposición espacial para cada par de especies según el índice de Pianka (IP) por estaciones. A. cálida. B. fría. Los puntos blancos representan el valor de IP estimado y las barras indican intervalos de confianza del 95%.

Solapamiento temporal

Los patrones de actividad analizados a través de las curvas de estimación de densidad Kernel presentaron una tendencia similar en casi todos los casos (Figura 8), con un marcado pico comenzando en el atardecer (18:00 hs aprox.) y finalizando al amanecer (06:00 hs aprox.); salvo *C. chinga*, que presentó un patrón bimodal. Los eventos de cada especie se distribuyeron heterogéneamente a lo largo del día en todos los casos según el resultado del test de uniformidad de Rayleigh (Tabla 7), con una marcada preferencia de las especies por las horas nocturnas.

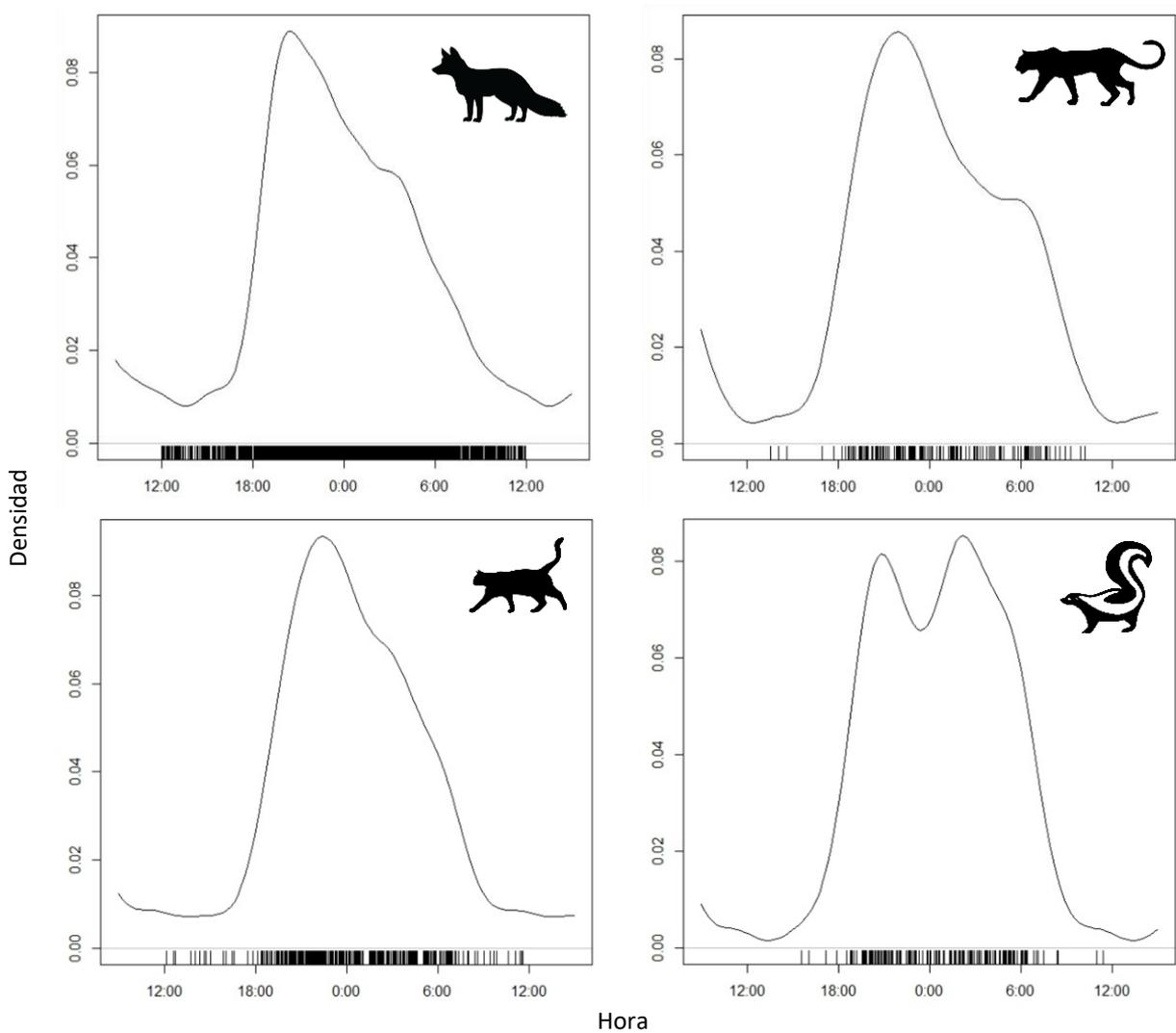


Figura 8. Patrón de actividad general de cada especie.

Tabla 7. Resultados del test de uniformidad de Rayleigh (Z) para el patrón de actividad de cada especie por estación y el total de datos.

		Test de Rayleigh		
		n	Z	p
cálida	<i>L. gymnocercus</i>	995	0,513	< 0,001
	<i>L. geoffroyi</i>	181	0,636	< 0,001
	<i>P. concolor</i>	78	0,584	< 0,001
	<i>C. chinga</i>	66	0,695	< 0,001
pfría	<i>L. gymnocercus</i>	1603	0,421	< 0,001
	<i>L. geoffroyi</i>	239	0,483	< 0,001
	<i>P. concolor</i>	118	0,403	< 0,001
	<i>C. chinga</i>	140	0,501	< 0,001
total	<i>L. gymnocercus</i>	2598	0,447	< 0,001
	<i>L. geoffroyi</i>	420	0,536	< 0,001
	<i>P. concolor</i>	196	0,474	< 0,001
	<i>C. chinga</i>	206	0,557	< 0,001

En la estación cálida encontramos picos de actividad durante la primera parte de la noche disminuyendo hacia el amanecer, mientras que en la fría la actividad resultó más homogénea desde el atardecer hasta el amanecer (Figura 9, Figura 10); excepto para *C. chinga*, que presentó nuevamente un patrón bimodal nocturno.

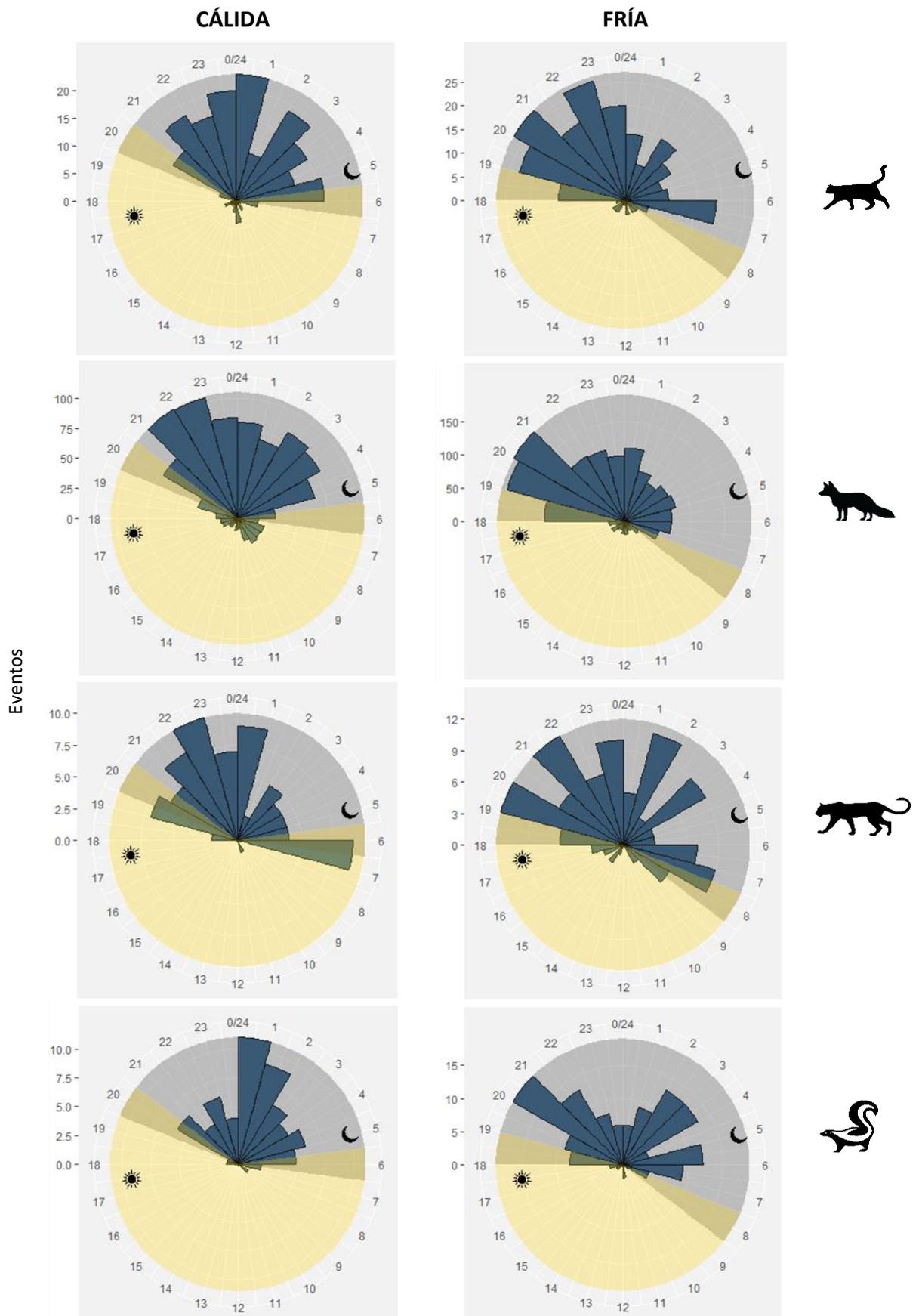
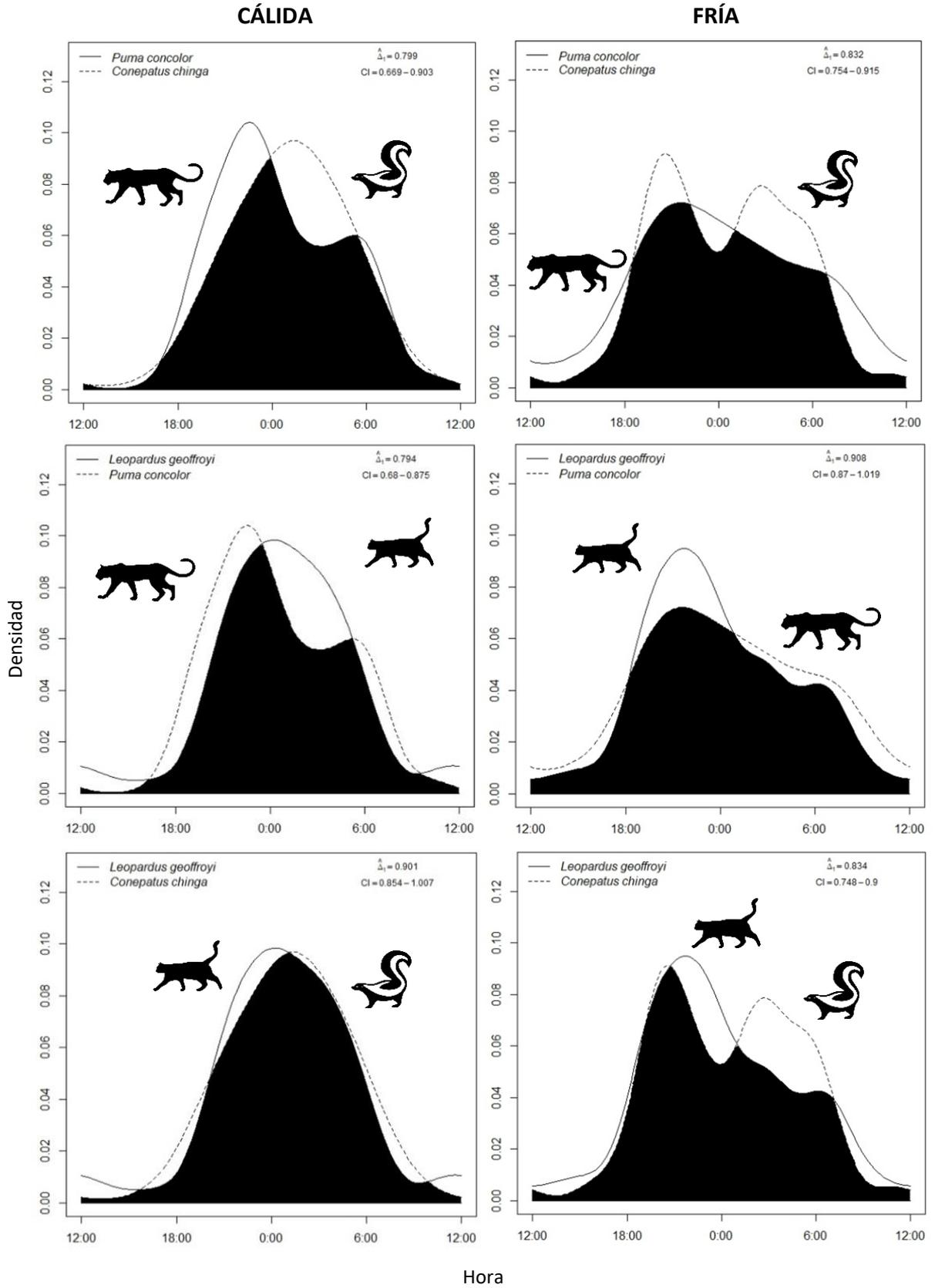


Figura 9. Gráficos polares que muestran el patrón de actividad de cada especie en cada estación.

A.



B.

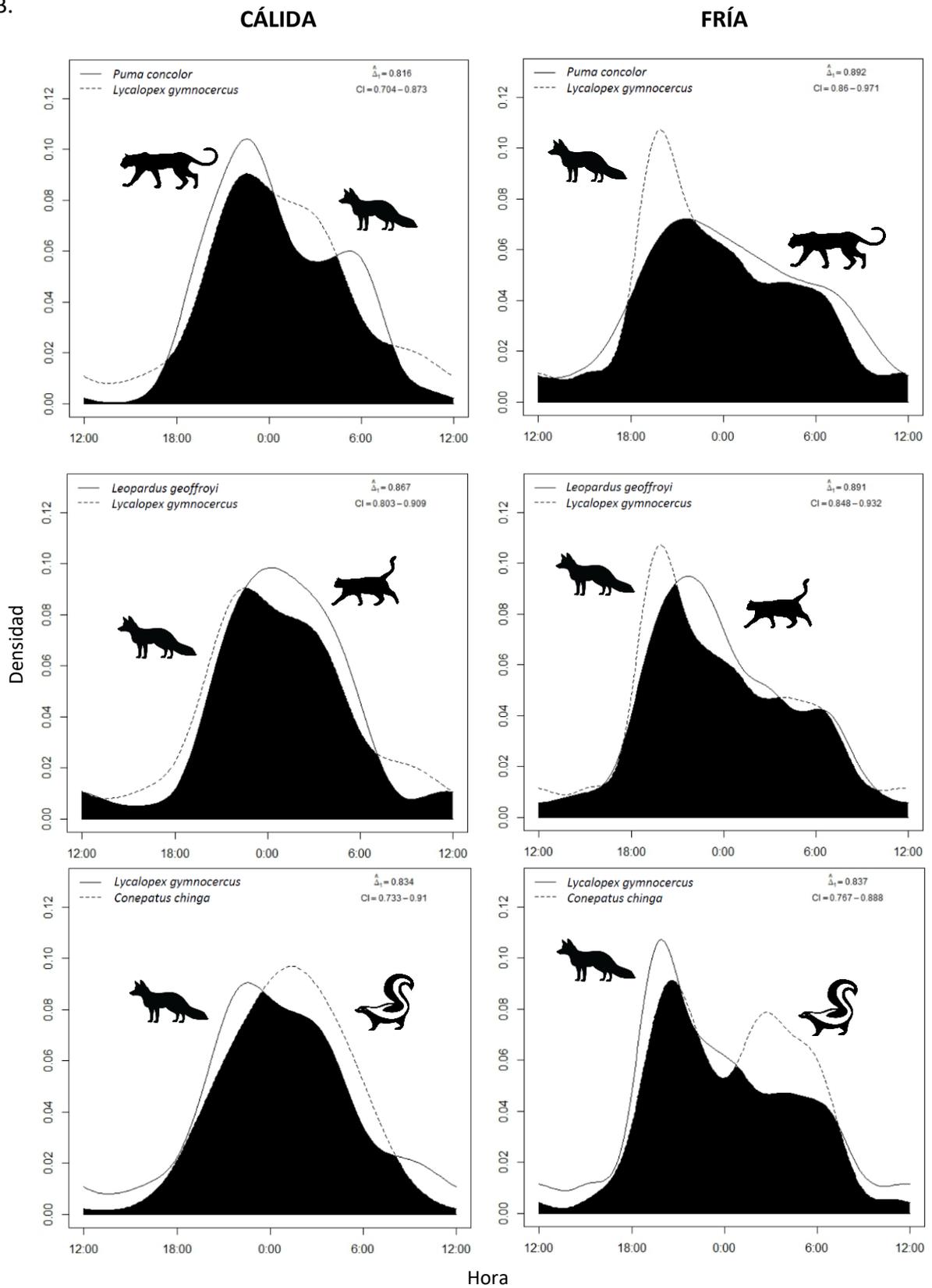


Figura 10. Comparación de los patrones de actividad entre pares de especies en las estaciones cálida y fría. Valor de $\hat{\Delta}_1$ e intervalo de confianza del 95% para cada comparación. A. Primera parte. B. Segunda parte.

El mayor solapamiento temporal, teniendo en cuenta la totalidad de los datos, se vio entre el zorro y el puma, con un $\hat{\Delta}_1 = 0,919$ (Tabla 8). Le sigue el puma y el gato montés ($\hat{\Delta}_1 = 0,901$), el zorro y el gato montés ($\hat{\Delta}_1 = 0,897$), el gato montés y el zorrino ($\hat{\Delta}_1 = 0,871$), el zorro y el zorrino ($\hat{\Delta}_1 = 0,851$) y, por último, el puma y el zorrino ($\hat{\Delta}_1 = 0,847$). Los índices de solapamiento temporal, entre las especies, teniendo en cuenta también las estaciones, fueron siempre altos (rango $\hat{\Delta}_1 = 0,794 - 0,919$). En la estación cálida, el mayor solapamiento se dio entre el gato montés y el zorrino ($\hat{\Delta}_1 = 0,901$), mientras que en la estación fría se dio entre el gato montés y el puma ($\hat{\Delta}_1 = 0,908$).

Tabla 8. Índice de solapamiento temporal ($\hat{\Delta}_1$) entre pares de especies por estación y el total de los datos.

		<i>L. gymnocercus</i> vs <i>L. geoffroyi</i>	<i>L. gymnocercus</i> vs <i>P. concolor</i>	<i>L. gymnocercus</i> vs <i>C. chinga</i>	<i>L. geoffroyi</i> vs <i>P. concolor</i>	<i>L. geoffroyi</i> vs <i>C. chinga</i>	<i>P. concolor</i> vs <i>C. chinga</i>	\bar{x}	σ^2
Estación	Cálida	0,867	0,816	0,834	0,794	0,901	0,799	0,84	0,002
	Fría	0,891	0,892	0,837	0,908	0,834	0,832	0,87	0,001
Total		0,897	0,919	0,851	0,901	0,871	0,847	0,88	0,001

Solapamiento espacio-temporal

Las siguientes figuras muestran la posición de cada par de especies en relación al índice de solapamiento temporal y el índice de solapamiento espacial teniendo en cuenta la totalidad de los datos (Figura 11), en la estación cálida (Figura 12) y en la estación fría (Figura 13).

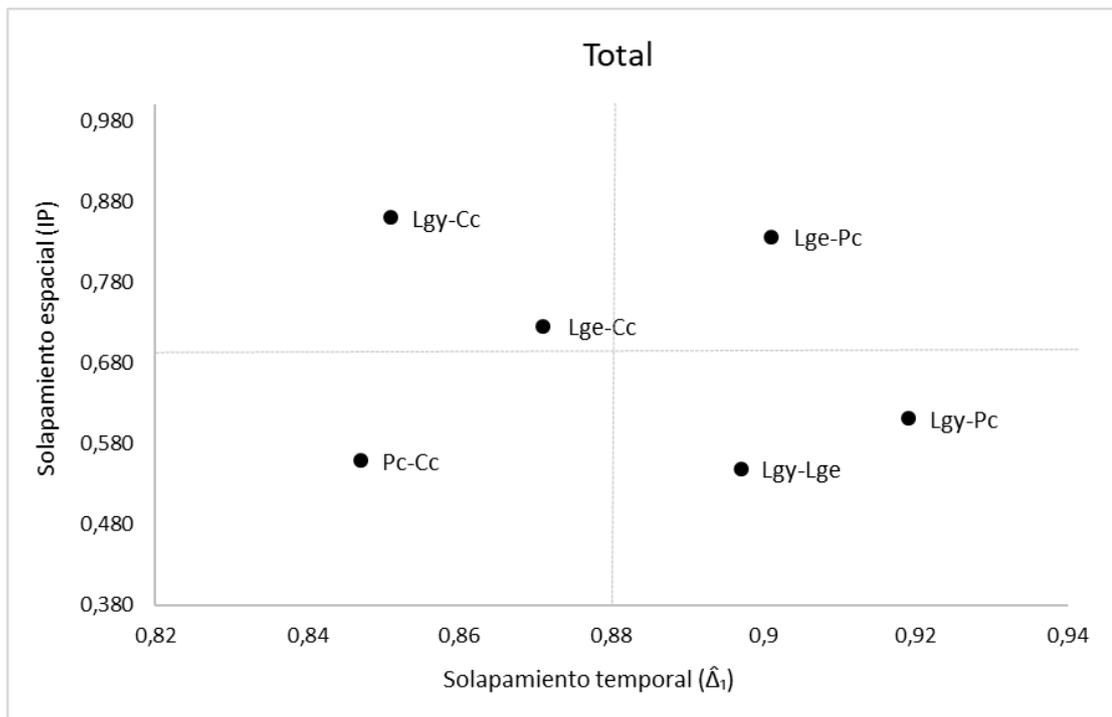


Figura 11. Gráfico mostrando la posición de cada par de especies en relación al índice de solapamiento temporal y el espacial (IP) con el total de los datos. Pc: *P. concolor*, Lgy: *L. gymnocercus*, Lge: *L. geoffroyi*, Cc: *C. chinga*. Las líneas punteadas marcan el promedio.

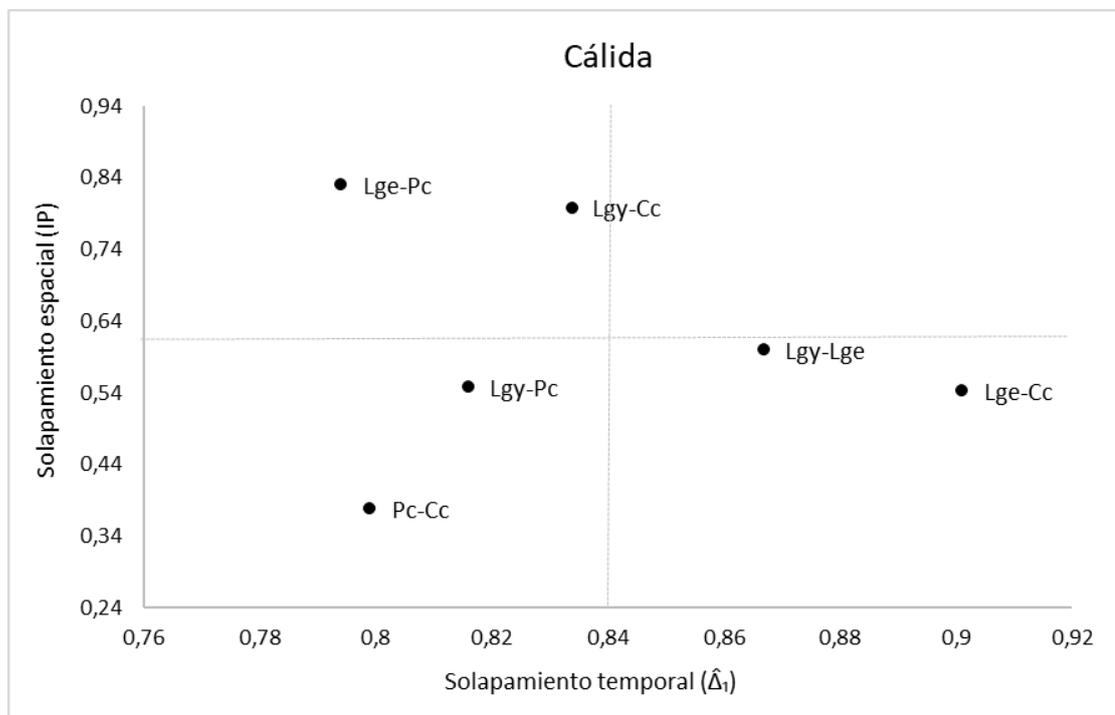


Figura 12. Gráfico mostrando la posición de cada par de especies en relación al índice de solapamiento temporal y el espacial (IP) en la estación cálida. Pc: *P. concolor*, Lgy: *L. gymnocercus*, Lge: *L. geoffroyi*, Cc: *C. chinga*. Las líneas punteadas marcan el promedio.

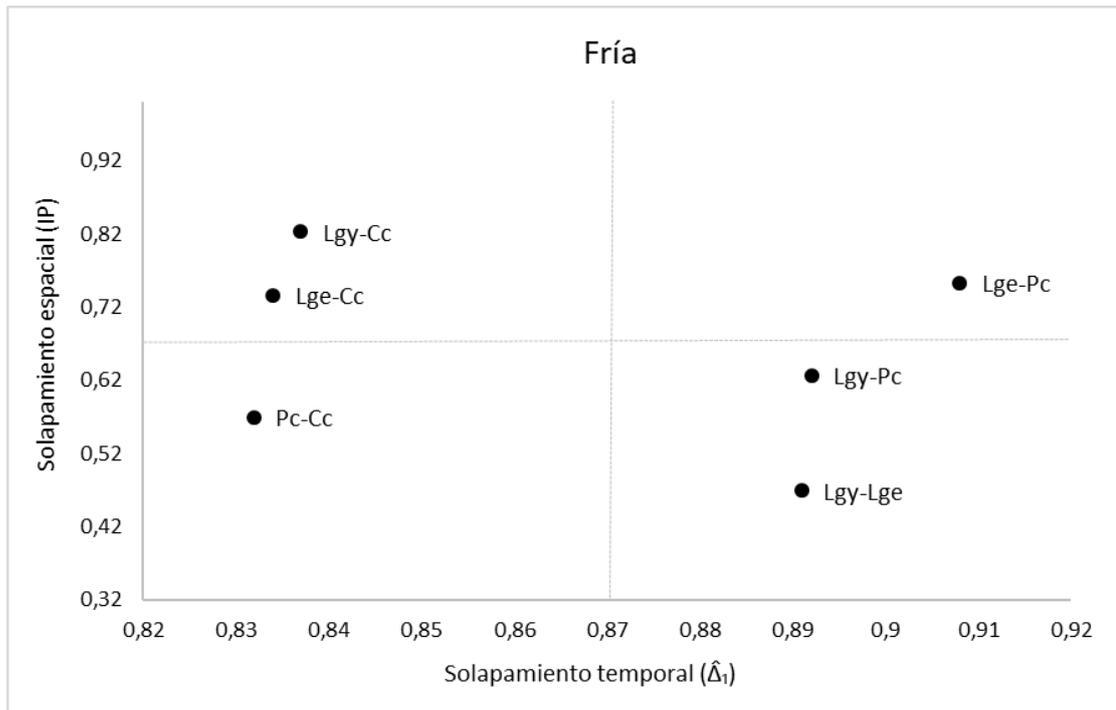


Figura 13. Gráfico mostrando la posición de cada par de especies en relación al índice de solapamiento temporal y el espacial (IP) en la estación fría. Pc: *P. concolor*, Lgy: *L. gymnocercus*, Lge: *L. geoffroyi*, Cc: *C. chinga*. Las líneas punteadas marcan el promedio.

DISCUSIÓN

En concordancia con la primera hipótesis planteada, los resultados revelan que *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi* mostraron el menor solapamiento espacial entre las especies estudiadas en este trabajo. Esto podría deberse a las similitudes en sus tamaños corporales lo cual genera un mayor potencial competitivo por el espacio tanto para cazar como para refugiarse (Odum *et al.*, 1971; Greco *et al.*, 2021). En consecuencia de esta aparente segregación espacial, el solapamiento temporal entre estas dos especies fue muy alto ($\hat{\Delta}_T=0,897$), coincidiendo con otros trabajos llevados a cabo en la misma zona (Caruso, 2015). Esto podría ser explicado también por sus grandes diferencias en la utilización de los recursos tróficos, ya que el zorro es considerado una especie generalista en su dieta y tiene una gran capacidad de adaptación a variaciones en la abundancia de sus presas (Lucherini y Luengos Vidal, 2008); en contraste con el gato montés que se especializa en la captura de pequeños vertebrados (Nowell y Jackson, 1996).

Los mayores solapamientos espaciales se dieron entre *L. gymnocercus* y *C. chinga* y entre *L. geoffroyi* y *P. concolor*. Estos resultados se oponen a lo reportado en otro estudio en la misma región, pero a nivel de paisaje, donde se reportaron niveles de solapamiento espacial menores para estas especies (Caruso, 2015). Sin embargo, estas diferencias podrían deberse a que el presente trabajo estuvo localizado en un área que dispone de ambientes bien conservados (Martínez, 2023) donde la disponibilidad de recursos tróficos y de refugio serían relativamente altos. Además, es un área con manejo no letal de la predación, donde se ha implementado la utilización de un perro protector de la majada como una medida de mitigación para los conflictos existentes entre los carnívoros y el ganado, desde el año 2017 y hasta mediados de 2023 (Rinaldi García, 2022). Estos factores podrían influir en el uso del hábitat de las especies, permitiendo así mayores niveles de solapamiento espacial.

Como era de esperar para este tipo de ambiente, la actividad de las especies fue mayormente crepuscular nocturna, aunque hubo variaciones de las especies, siendo el zorrino estrictamente nocturno y el resto más activas al atardecer y la primera parte de la noche. Si bien, en general, los patrones estacionales en la misma especie no variaron mucho, en la estación fría se observa un adelantamiento en el periodo de actividad que se relaciona con las variaciones de luz-oscuridad y de temperatura para esa época del año (Zhao *et al.*, 2020). Además, en el caso de *C. chinga* el patrón unimodal de la estación cálida se modificó a un

patrón bimodal en la estación fría; algo que se ha visto en otras especies de carnívoros pequeños con un patrón de comportamiento temporal flexible entre temporadas (Monterroso *et al.*, 2014). La diferencia entre estaciones podría deberse a que en la estación fría, cuando hay escasez de recursos tróficos, los carnívoros deben aprovechar otras horas del día para satisfacer sus necesidades, además de las horas nocturnas en las que tienen mayor actividad. También podría ser que la influencia antropogénica disminuya en la estación fría, permitiendo a las especies aprovechar el día sin posibles riesgos. Sin embargo, las estaciones parecen no mostrar un patrón marcado en la segregación espacio-temporal de las especies, por lo que sería importante llevar a cabo estudios complementarios teniendo en cuenta factores adicionales.

El menor solapamiento temporal se dio entre *C. chinga* y *P. concolor*, con un solapamiento espacial también bajo. Las diferencias en los patrones de actividad se deben principalmente a que el zorrino presentó un patrón bimodal que podría correlacionarse con el comportamiento de sus presas, aumentando así la probabilidad de encuentro (Ferreiro-Arias *et al.*, 2021). Mientras que el puma muestra un pico de mayor actividad alrededor de las horas crepusculares, el zorrino presenta un pico en estas horas y otro en horas nocturnas, cuando la actividad de sus presas, principalmente insectos, es mayor (Castillo *et al.*, 2014). Si bien hubiésemos esperado que por sus diferencias dietarias tuvieran un alto grado de solapamiento espacio-temporal, también podría suceder que estas dos especies tengan un comportamiento evitativo mutuo tanto por la posibilidad de depredación intragremial, por parte del puma, como por el efecto del aposematismo por parte del zorrino. Además, por la gran diferencia de tamaño corporal y por sus diferencias morfológicas, estas especies tienen distinta capacidad para utilizar los ambientes ya que a *C. chinga* se le puede dificultar transitar por ciertos hábitats que son comúnmente utilizados por el puma (Castillo *et al.*, 2011). Otro factor importante en la segregación espacial de estas especies es el nivel de tolerancia a la presencia de personas, que puede hacer que el puma se aleje de los sitios en los que el zorrino no tiene dificultad para la supervivencia, respaldando así la segunda hipótesis planteada. Por otro lado, el mayor solapamiento temporal se dio entre *P. concolor* y *L. gymnocercus*. Este solapamiento temporal se suma a un solapamiento espacial intermedio entre ambas especies. Los factores que podrían determinar esto son el bajo nivel de tolerancia de estas especies a la presencia de personas (Remillard *et al.*, 2010), generando una mayor actividad cuando la actividad humana es menor, lo cual refuerza también la segunda hipótesis. Además, el

carácter oportunista del zorro podría permitir que estas especies coexistan sin competir fuertemente por el alimento.

En la estación cálida, *L. geoffroyi* y *P. concolor* tuvieron la mayor segregación temporal, lo cual facilita la coexistencia de especies con requisitos tróficos similares (Ferreiro-Arias *et al.*, 2021), como es el caso de estas especies que tienen una dieta exclusivamente carnívora. Además, presentaron el mayor solapamiento espacial, destacando en esta estación al eje temporal como el más importante para la segregación espacio-temporal de este par de especies. En la estación fría, *L. geoffroyi* y *P. concolor* tuvieron el mayor solapamiento temporal, contrariamente a lo reportado para la estación cálida. Esta diferencia podría deberse principalmente a la escasez de presas en la estación fría, que genera que las especies busquen a sus presas sin importar la interferencia de las otras. Esta variación marcada entre estaciones de los patrones de actividad de las especies de carnívoros que no son generalistas, contradice a la tercera hipótesis planteada.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran, en general, un patrón consistente de altos índices tanto de solapamiento temporal como espacial entre las especies estudiadas, lo cual sugiere un efecto relativamente mayor de un tercer eje en la segregación de estas poblaciones.

Adicionalmente, sería fundamental avanzar en investigaciones focalizadas en comprender en detalle las características de los nichos tróficos y las diferencias ecológicas de las presas que influyen en las dinámicas espaciales y temporales de estas especies carnívoras. Asimismo, se destaca la necesidad de analizar con mayor precisión el impacto específico de la actividad humana como un factor modulador de los patrones observados. La interacción con el humano y su influencia en la conducta y la distribución espacial de estas especies plantea interrogantes claves para la conservación de la fauna en agroecosistemas. Una comprensión más profunda de cómo el ser humano afecta a estas poblaciones carnívoras puede contribuir a diseñar estrategias de manejo y conservación más efectivas, asegurando la coexistencia de estos animales en un entorno cada vez más compartido entre la naturaleza y la actividad humana.

BIBLIOGRAFÍA

- Andreasen, A. M., Stewart, K. M., Longland, W. S., y Beckmann, J. P. (2021). Prey specialization by cougars on feral horses in a desert environment. *Journal of Wildlife Management*, 85, 1104-1120.
- Balestrieri, A., Remonti, L., Ruiz-González, A., Gómez-Moliner, B. J., Vergara, M., y Prigioni, C. (2010). Range expansion of the pine marten (*Martes martes*) in an agricultural landscape matrix (NW Italy). *Mammalian Biology*, 75, 412-419.
- Broekhuis, F., Cozzi, G., Valeix, M., Mcnutt, J. W., y Macdonald, D. W. (2013). Risk avoidance in sympatric large carnivores: reactive or predictive? *Journal of Animal Ecology*, 82, 1098-1105.
- Cabrera, A. L. y Willink, A. (1980). *Biogeografía de América Latina*. Washington, D.C., USA.
- Canevari, M. y Vaccaro, O. (2007). *Guía de mamíferos del sur de América del Sur*. LOLA Buenos Aires, Argentina.
- Caruso, N. C. (2015). *Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires*. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur.
- Caruso, N., Lucherini, M., Fortin D., y Casanave, E. B. (2016). Species-Specific Responses of Carnivores to Human-Induced Landscape Changes in Central Argentina. *PLoS ONE*, 11(3): e0150488.
- Caruso, N., Luengos Vidal, E. M., Lucherini, M., Guerisoli, M., Martínez, S., y Casanave, E. B. (2017). Carnívoros en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires: ecología y conflictos con los ganaderos. *RIA*, 43(2), 4-13.
- Castillo, D. F., Lucherini, M. y Casanave, E. B. (2011). Denning ecology of Molina's hog-nosed skunk in a farmland area in the Pampas grassland of Argentina. *Ecological Research*, 26, 845-850.
- Castillo, D. F., Luengos Vidal, E. M., Caruso, N. C., Casanave, E. B., y Lucherini, M. (2014). Activity patterns of Molina's hog-nosed skunk in two areas of the Pampas grassland (Argentina) under different anthropogenic pressure. *Ethology Ecology & Evolution*, 1-10.
- Chase, J. M. y Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

- Crooks, K. R., Burdett, C. L., Theobald, D. M., Rondinini, C., y Boitani, L. (2011). Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1578), 2642-2651.
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., y Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36, 403-412.
- Di Minin, E., Slotow, R., Hunter, L. T., Montesino Pouzols, F., Toivonen, T., Verburg, P. H., Leader-Williams, N., Petracca, L., y Moilanen, A. (2016). Global priorities for national carnivore conservation under land use change. *Scientific reports*, 6(1), 23814.
- Distel, R. A. (2016). Grazing ecology and the conservation of the Caldenal rangelands, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 134, 49-55.
- Donadio, E. y Buskirk, S. (2006). Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. *The American Naturalist*, 167, 524-536.
- Ferreiro-Arias, I., Isla, J., Jordano, P., y Benitez-Lopez, A. (2021). Fine-scale coexistence between Mediterranean mesocarnivores is mediated by spatial, temporal, and trophic resource partitioning. *Ecol. Evol.*, 11, 15520-15533.
- Fisher, J. T., Anholt, B., Bradbury, S., Wheatley, M., y Volpe, J. P. (2013). Spatial segregation of sympatric marten and fishers: the influence of landscapes and species-scapes. *Ecography*, 36, 240-248.
- Greco, I., Chizzola, M., Meloro, C., Swanepoel, L., Tamagnini, D., y Dalerum, F. (2021). Similarities between lions and sympatric carnivores in diel activity, size and morphology. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 32, 122-129.
- Inskip, C. y Zimmermann, A. (2009). Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx*, 43, 18-34.
- Kahle, D. J. y Wickham, H. (2013). ggmap: Spatial visualization with ggplot2. *The R Journal*, 5(1), 144-161.
- Karanth, K. U. y Chellam, R. (2009). Carnivore conservation at the crossroads. *Oryx*, 43, 1-2.
- Linkie, M. y Ridout, M. S. (2011). Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. *Journal of Zoology*, 284, 224-229.
- Lucherini, M. y Luengos Vidal, E. M. (2008). *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*, 829, 1-9.
- Lucherini, M., Repucci, J. I., Walker, S. R., Villalba, L. M., Wurstten, A., Gallardo, G., Iriarte, A., Villalobos, R., y Perovic, P. (2009). Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 90, 1404-1409.

- MacArthur, R. y Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921), 377-385.
- Martínez, S. D. (2023). *Evaluación del impacto de la implementación de los perros protectores de ganado en la ecología de los zorros pampeanos (Lycalopex gymnocercus) en sistemas ganaderos ovinos en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires*. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur.
- Meredith, M. y Ridout, M. (2021). *Overview of the overlap package*. (Paquete disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/vignettes/overlap.pdf>).
- Molles, M. C. (2006). *Ecología: Conceptos y aplicaciones*. 3ª edición. Ed. Mac Graw-Hill. Barcelona.
- Monterroso, P., Alves, P. C., y Ferreras, P. (2014). Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 1403-1417.
- Morello, J., Matteucci, S., Rodriguez, A., y Silva, M. (2012). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Editorial Orientación Gráfica Argentina, Buenos Aires.
- Nowell, K. y Jackson, P. (1996). *Wild cats: Status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland.
- O'Connell, A. F., Nichols, J. D., y Karanth, K. U. (2011). *Camera traps in animal ecology: Methods and Analyses*. Springer New York, USA.
- Odum, E. P., Odum, H. T., y Andrews, J. (1971). *Fundamentals of ecology*. Saunders Philadelphia.
- Palacios, R., Walker, R. S., y Novaro, A. J. (2012). Differences in diet and trophic interactions of Patagonian carnivores between areas with mostly native or exotic prey. *Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde*, 77, 183-189.
- Pereira, J. A., Fracassi, N. G., Rago, V., Ferreyra, H., Marull, C. A., Mcaloose, D., y Uhart, M. M. (2010). Causes of mortality in a Geoffroy's cat population—a long-term survey using diverse recording methods. *European Journal of Wildlife Research*, 56, 939-942.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 53-74.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Redford, K. H. y Eisenberg, J. F. (1992). *Mammals of the neotropics, the southern cone*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Remillard, S., Luengos Vidal, E. M., Lucherini, M., Manfredi, C., Calmé, S., y Casanave, E. (2010). *Conviviendo con los carnívoros: análisis de la situación en el Espinal*. XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Bahía Blanca.
- Ridout, M. S. y Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14, 322-337.
- Rinaldi García, M. L. (2022). *Dinámica espacial y temporal del puma (Puma concolor) en un área con conflictos con la ganadería: estudio de caso en el sudoeste bonaerense*. Tesis de grado, Universidad Nacional del Sur.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., y Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.
- Ritchie, E. G., Elmhagen, B., Glen, A. S., Letnic, M., Ludwig, G. y McDonald, R. A. (2012). Restauración de ecosistemas con dientes: ¿qué papel juegan los depredadores?. *Tendencias en ecología y evolución*, 27(5), 265-271.
- Rovero, F. y Zimmermann, F. (2016). *Camera trapping for wildlife research*. Pelagic Publishing, Exeter, UK.
- Rozyłowicz, L., Popescu, V. D., Pătroescu, M., y Chișamera, G. (2011). The potential of large carnivores as conservation surrogates in the Romanian Carpathians. *Biodiversity and Conservation*, 20, 561-579.
- Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., Mchugh, K., y Hiraldo, F. (2008). Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39, 1-19.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27-39.
- Sollmann, R. (2018). A gentle introduction to camera-trap data analysis. *African Journal of Ecology*, 56, 740-749.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, S. E., Leite Pitman, R., Mares, R., y Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11(3), 169-178.
- Van Eeden, L. M., Crowther, M. S., Dickman, C. R., Macdonald, D. W., Ondulaci3n, W. J., Ritchie, E. G., Newsome, T. M. (2018). Managing conflict between large carnivores and livestock. *Conservation Biology*, 32, 26-34.

- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag.
- Winnie Jr, J., y Creel, S. (2017). The many effects of carnivores on their prey and their implications for trophic cascades, and ecosystem structure and function. *Food Webs*, 12, 88-94.
- Yang, H., Zhao, X., Han, B., Wang, T., Mou, P., Ge, J., y Feng, L. (2018). Spatiotemporal patterns of Amur leopards in northeast China: Influence of tigers, prey, and humans. *Mammalian Biology*, 92(1), 120-128.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc. New Jersey, USA.
- Zhang, J., Ding, Q., y Huang, J. (2013). *Spaa: Species association analysis*. Paquete R versión 0.2, 1.
- Zhao, G., Yang, H., Xie, B., Gong, Y., Ge, J. y Feng, L. (2020). Spatio-temporal coexistence of sympatric mesocarnivores with a single apex carnivore in a fine-scale landscape. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00897.