



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros
en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

NICOLÁS C. CARUSO

BAHÍA BLANCA

2015

ARGENTINA

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 ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, en dependencias del INBIOSUR y de la Cátedra de Fisiología Animal durante el período comprendido entre el 10 de octubre de 2010 y el 12 de febrero de 2015, bajo la dirección de la Dra. Emma Beatriz Casanave.

Nicolás C. Caruso
12 de febrero de 2015



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Postgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el __/__/__, mercedo la calificación
de ____ (_____).

AGRADECIMIENTOS

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

A mis directores de beca, la Dra. Emma B. Casanave y el Dr. Mauro Lucherini por acompañarme e instruirme a lo largo de todo el proceso de desarrollo de esta tesis.

A la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por haberme apoyado económicamente a lo largo de mi formación profesional.

A CONICET, SGCyT-UNS, Wild Felid Research and Management Association, Felidae Conservation Fund, ISEC Canada, por su apoyo económico al proyecto general de carnívoros del Grupo de Ecología Comportamental de Mamíferos.

A los productores rurales quienes brindaron los permisos necesarios para trabajar en sus propiedades.

A todos los voluntarios que ayudaron en las campañas de campo.

RESUMEN

Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) cumplen un rol fundamental en los ecosistemas que habitan y son especialmente susceptibles a las perturbaciones antrópicas. El objetivo de esta tesis fue estudiar aspectos ecológicos de las cuatro especies de carnívoros más comunes presentes en el Espinal del sudoeste bonaerense, *Conepatus chinga*, *Leopardus geoffroyi*, *Pseudalopex gymnocercus* y *Puma concolor*, con un enfoque a escala de paisaje (27.300 km²) y con particular atención a los efectos de las alteraciones antrópicas que están afectando intensamente los ambientes naturales de esta región.

Se realizaron campañas de trampeo fotográfico, entre enero y marzo de 2011, 2012 y 2013, cubriendo un total de 49 sitios de muestreo y completando un esfuerzo de muestreo de 7054 días-trampa. Se caracterizó cada sitio utilizando 12 variables relacionadas con el grado de perturbación antrópica, la composición del paisaje y su nivel de fragmentación. Mediante un Análisis de Componentes Principales se crearon cuatro gradientes ambientales teóricos y se estudió su influencia sobre el uso del espacio de las especies. Se obtuvieron 858 eventos (74 eventos de *C. chinga*, 546 de *P. gymnocercus*, 193 de *L. geoffroyi* y 45 de *P. concolor*). Los resultados de un análisis basado en Modelos Lineales Generalizados indicaron que el gradiente descriptivo de áreas más alejadas de los asentamientos urbanos y menos antropizadas fue el que más influencia tuvo sobre los carnívoros. Las variaciones en la respuesta combinada a los diferentes gradientes ambientales por las cuatro especies sugieren la presencia de una segregación de nicho en el uso del hábitat. *Leopardus geoffroyi* fue la única especie cuya presencia se asoció significativamente a los cuatro gradientes y con una respuesta positiva tanto hacia sitios antropizados como hacia aquellos fragmentados, posiblemente a causa de la baja presión de caza que sufre. *Puma concolor* mostró una preferencia hacia los ambientes con menor proporción de cultivos y más conservados, aun cuando utilizó también ambientes con valores intermedios de fragmentación. Para *C. chinga* y *P. gymnocercus* se encontró una mayor flexibilidad en el uso del espacio que en las otras dos especies.

Para estudiar el potencial efecto de la competencia intragremial, se analizaron mediante modelos de ocupación la coocurrencia entre las especies y el solapamiento en sus patrones de actividad. El mayor solapamiento espacio-temporal ocurrió entre *L. geoffroyi* y *P. gymnocercus* y el menor para *P. concolor* y *C. chinga*. *Puma concolor*, el depredador tope de esta región, coocurió con el resto de las especies en una proporción relativamente baja de los sitios, sugiriendo cierto efecto de exclusión por parte de *P. concolor*. La presencia de *P. gymnocercus* tuvo un efecto negativo sobre la probabilidad de ocupación de *C. chinga*. Los resultados sugieren que los patrones de superposición espacio-temporal estarían fuertemente afectados por factores diferentes a la presencia de otros carnívoros principalmente por el nicho trófico y la presión antrópica.

Se modeló el nicho de *P. concolor* y se construyó un mapa de hábitat idóneo para la región. Se utilizaron datos provenientes de diferentes fuentes (trampeo fotográfico, encuestas, signos de presencia y animales muertos) y un análisis factorial general del sistema nicho-ambiente (GNESFA). Las áreas más adecuadas para la especie fueron aquellas alejadas de los cultivos y de los asentamientos urbanos y con mayor proporción de pastizales con arbustos, representando solo un 16,3% del área de estudio. La distancia a la ruta y a los parches de monte fueron las variables que más influyeron en la estrechez de su nicho indicando una baja tolerancia a cambios en estos factores. El nicho de *P. concolor* en esta región parece indicativo de un compromiso ecológico (*trade-off*) entre la disponibilidad de presas y la necesidad de áreas con suficiente cobertura vegetal que aseguren refugio de la presión de caza.

Se concluye que en el Espinal bonaerense el grado de modificación antrópica del ambiente tiene una fuerte influencia sobre los carnívoros y que existiría cierta segregación interespecífica en la dimensión de uso de hábitat. La competencia intragremial podría tener una influencia importante en este sentido; sin embargo, es necesario considerar el efecto de otros factores, como los hábitos alimenticios y la persecución por parte del hombre.

ABSTRACT

Carnivores (Carnivora, Mammalia) play a fundamental role in the ecosystems where they live and are particularly affected by human-driven habitat loss and disturbance. The main objective of this thesis was to study different ecological aspects of the four most common carnivore species in the southernmost part of the Buenos Aires province, Argentina, with a landscape-scale approach (27300 km²) and with particular attention to the effects of the anthropogenic disturbance processes that are affecting the natural habitats of this region.

Camera trapping surveys were carried out between January and March in 2011, 2012, and 2013, deploying a total of 49 sampling sites and reaching a sampling effort of 7054 trap-days. The landscape surrounding each site was characterized by 12 variables related with habitat composition and the level of human disturbance and fragmentation. Four theoretical landscape gradients were created through a Principal Component Analysis and their influence on the habitat use by the species was studied. I recorded 858 events (74 events for *Conepatus chinga*, 546 for *Pseudalopex gymnocercus*, 193 for *Leopardus geoffroyi* y 45 for *Puma concolor*). The results obtained using Generalized Linear Models showed that the gradient describing sites located far from urban settlements and with low levels of disturbance had the strongest influence on carnivore presence. The variations in the combined responses to the landscape gradients by the four species suggest the existence of niche segregation in the use of habitat. *L. geoffroyi* was the only species the presence of which was significantly associated to the four gradients and with a positive response to modified habitats, probably due to the low level of persecution by men. *Puma concolor* showed a preference towards the areas with lower proportions of cropland and more preserved, even though it used sites with an intermediate level of fragmentation as well. A greater flexibility in the use of the space was found for *C. chinga* and *P. gymnocercus*.

Using a site-occupancy modeling approach, the co-occurrence of the four carnivores and the overlap in their daily activity pattern were studied in order to assess the possible effect of the intraguild competition. The highest level of spatio-

temporal overlap was between *L. geoffroyi* and *P. gymnocercus* and the lowest between *P. concolor* and *C. chinga*. *Puma concolor* co-occurred with the rest of the species in a relatively lower proportion of sites, suggesting a segregation effect. The presence of *P. gymnocercus* had a negative effect on the occurrence probability of *C. chinga*. These results suggest that the patterns of spatio-temporal overlap would be strongly influenced by other factors, such as the food habits of carnivores and human pressures.

The ecological niche of *P. concolor* was modeled and a habitat suitability map was created using data from different sources (camera trapping, interviews to local people, signs of presence and dead individuals) and a general niche-environment system factor analysis (GNESFA). The most suitable areas to *P. concolor* were those away from croplands and from human settlements and with higher proportions of grassland with bushes, representing only 16.3 % of the study area. Distance to main roads and to woodland patches were the variables that showed the strongest effect on the niche narrowness of *P. concolor*, suggesting a low tolerance to changes in these factors. The ecological niche of *P. concolor* in this region seemed to be the result of a trade-off between the availability of prey and the necessity of areas with vegetation sufficiently dense to provide shelter from human persecution.

The mayor conclusions of this work were that the level of human-driven habitat disturbance has a strong effect on the ecology of carnivores in the southernmost part of the Espinal region and that some degree of interspecific segregation in the habitat use dimension occurs. Although intraguild competition could have an important effect on this segregation pattern, it is necessary to consider other factors, particularly species-specific food habits and anthropogenic pressures.

INDICE

ESTRUCTURA DE LA TESIS	1
CAPITULO I: Introducción.....	3
Área de estudio.....	8
Especies en estudio.....	11
Referencias.....	18
CAPITULO II: Factores que afectan el uso del hábitat de los carnívoros en el Espinal	29
Introducción.....	30
Materiales y métodos	33
Resultados.....	40
Discusión	48
Referencias.....	55
CAPITULO III: Modelo de hábitat idóneo para <i>Puma concolor</i> , el depredador tope del Espinal	62
Introducción.....	63
Materiales y métodos	67
Resultados.....	77
Discusión	84
Referencias.....	88
CAPITULO IV: Solapamiento espacial y temporal de cuatro especies de carnívoros	92
Introducción.....	93
Materiales y métodos	97
Resultados.....	103
Discusión	113
Referencias.....	117
Anexo	123
CAPITULO V: Discusión y conclusiones generales.....	126
Resumen de las principales conclusiones.....	132
Referencias.....	134

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis se propone estudiar aspectos ecológicos de las cuatro especies de carnívoros más comunes presentes en el Espinal del sudoeste bonaerense, *Conepatus chinga*, *Leopardus geoffroyi*, *Pseudalopex gymnocercus* y *Puma concolor*, con un enfoque a escala de paisaje y con particular atención a los efectos de las alteraciones antrópicas del mismo.

Capítulo I: Introducción

A partir de una revisión bibliográfica general se describen las especies estudiadas, su distribución geográfica y estatus de conservación. A su vez, se caracteriza el área de estudio, describiendo las actividades antrópicas que se han desarrollado en ella y el efecto que han tenido sobre el paisaje, originalmente ocupado por la porción más meridional del Espinal.

Capítulo II: Factores determinantes de la presencia de cuatro especies de carnívoros en el Espinal

Se estudian los factores ambientales que pueden influir en la presencia de los carnívoros en el Espinal prestando particular atención al efecto de las actividades antrópicas y a la composición y estructura del paisaje, utilizando datos de presencia obtenidos mediante trampeo fotográfico, técnicas de análisis multivariado y modelos generalizados lineales.

Capítulo III: Modelo de hábitat idóneo para *Puma concolor*, el depredador tope del Espinal

Por tratarse del depredador tope, una de las especies con mayores conflictos con los ganaderos y por la escasez de datos sobre su ecología en la región, se decidió dedicar especial atención al puma. En este capítulo se reúnen datos de presencia obtenidos mediante diferentes tipos de muestreos (no sólo fotográfico) con el objetivo de producir un mapa de hábitat idóneo para la especie a través del uso de un análisis factorial integral conocido como GNESFA.

Capítulo VI: Solapamiento espacial y temporal de cuatro especies de carnívoros

Debido a la gran importancia que tienen las relaciones intragremiales en las comunidades de carnívoros y su capacidad de influir en el uso del hábitat de las especies que las componen, se caracteriza la ocurrencia conjunta de los cuatro carnívoros y el nivel de solapamiento en sus patrones de actividad diaria.

Capítulo V: Discusión general y conclusiones

Se integran y discuten las principales conclusiones obtenidas en cada uno de los capítulos anteriores, haciendo particular hincapié en cómo los resultados obtenidos pueden ser de utilidad para la conservación de las especies y la diagramación de planes de manejo para las mismas en la región de estudio.

El orden Carnivora comprende un total de 286 especies (Wilson y Reeder 2005) de las cuales 28 se encuentran en Argentina (Ojeda *et al.* 2012). Se trata principalmente de depredadores situados en la cima de las cadenas tróficas (Redford y Eisenberg 1992) y que se alimentan principalmente de vertebrados, aunque es común que algunos se alimenten de insectos, frutos u otro material vegetal (Emmons 1987). La mayoría de los carnívoros requieren grandes territorios para sobrevivir y, por lo tanto, para garantizar la viabilidad de sus poblaciones son necesarias áreas extensas (Noss *et al.* 1996, Ray *et al.* 2005). Debido al control *top-down* que pueden ejercer sobre las poblaciones de sus presas, los carnívoros tienen un rol fundamental en los ecosistemas donde habitan (Ritchie y Johnson 2009). Este tipo de control se manifiesta al influir sobre la cascada trófica, modificando la abundancia de las especies sobre las que depredan y, consecuentemente, la presión que ellas ejercen sobre la biomasa vegetal (Miller *et al.* 2001, Glen y Dickman 2005). A causa de estos procesos que los relacionan directamente con la biodiversidad de los ambientes que habitan, los carnívoros pueden ser indicativos de la salud e integridad de los ecosistemas (Sergio *et al.* 2008). Adicionalmente, algunos autores han propuesto que los carnívoros podrían actuar como especies paraguas, es decir que sus grandes requisitos territoriales permiten englobar el territorio de otras especies, por lo que su conservación automáticamente implica la protección de otras especies (Caro 2010, Rozylowicz *et al.* 2011). Por último, los carnívoros se utilizan a menudo 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).

Debido a las características ecológicas mencionadas, los carnívoros son especialmente susceptibles a las perturbaciones antrópicas (Crooks 2002). Numerosos autores concuerdan que dos de las principales amenazas para los carnívoros son la pérdida y la fragmentación de los hábitats y la persecución por parte del hombre (Loyola *et al.* 2008, Crooks *et al.* 2011). Las bajas densidades poblacionales y su necesidad de grandes áreas, hacen que los carnívoros sean especies extremadamente vulnerables a la perturbación de los ambientes que habitan y a la pérdida de conectividad entre los diferentes hábitats, principal consecuencia de la fragmentación (Lyra-Jorge *et al.* 2010, Crooks *et al.* 2011). En Argentina, especialmente en la región central donde se concentra la mayoría de la población humana, la destrucción del hábitat es un fenómeno común, ya que el paisaje natural ha sido progresivamente transformado en tierras agrícolas y ganaderas (Real *et al.* 2003). De hecho, en seis de las 18 ecorregiones del país se ha evidenciado la conversión de una gran proporción de sus hábitats naturales en ambientes agroganaderos (Brown *et al.* 2006). Real *et al.* (2003) concluyeron que las actividades humanas son el factor que más influye en la distribución de los carnívoros en Argentina. La introducción del ganado doméstico es uno de los principales causas de conflictos entre carnívoros y humanos, especialmente en América del Sur (Treves y Karanth 2003). 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 (Woodroffe 2000, Inskip y Zimmermann 2009).

Los carnívoros de pequeño y/o mediano tamaño pueden verse afectados por las modificaciones del hábitat y, en algunos casos, por los conflictos con el

hombre pero además por la presencia de las especies más grandes del gremio (Palomares *et al.* 1996, Donadio y Buskirk 2006). Esto es porque aquellas especies ecológicamente dominantes influyen en la dinámica poblacional de las especies subordinadas ("mesocarnívoros") a través de la depredación directa o la competencia por recursos (Creel 2001, Switalski 2003). Estas relaciones interespecíficas, conocidas como competencia intragremial, pueden adoptar la forma de competencia por explotación o por interferencia. La primera, se da cuando las especies compiten indirectamente por un recurso finito, mientras que la segunda se da cuando hay una interacción directa no mediada por un recurso, que puede resultar en la muerte (o en lesiones o en la huida) de alguno de los involucrados (Linnell y Strand 2000). Para disminuir las presiones competitivas y los riesgos propios de las relaciones agonísticas con sus heterospecíficos, las especies pueden adoptar diferentes estrategias (Caro y Stoner 2003), siendo la segregación espacial y temporal dos de las más documentadas (St-Pierre *et al.* 2006, Selås y Vik 2007, Lucherini *et al.* 2009, Carver *et al.* 2011).

La disponibilidad de información relacionada con el uso del espacio por parte de las especies resulta crítica a la hora de planificar acciones de manejo y conservación, cualquiera sea la escala de trabajo (Drew *et al.* 2011). Sin embargo, para el caso particular de los carnívoros, su estudio puede resultar sumamente difícil a causa de sus hábitos esquivos, sus bajos números poblacionales y la gran extensión de terreno que suelen utilizar (Tobler *et al.* 2008). Pese a que se han propuesto numerosos métodos para el estudio de estas especies (Long *et al.* 2008), el trampeo fotográfico ha sido una de las técnicas más utilizadas (Rowcliffe y Carbone 2008). El uso de cámaras trampa para el estudio de la fauna silvestre

comenzó a principios de la década del 1920 (Chapman 1927), sin embargo hacia el final del siglo XX hubo un notable aumento en el número de trabajos publicados sobre la base de esta técnica (Rowcliffe y Carbone 2008). Como resultado de este progreso, el trampeo fotográfico se ha convertido en una herramienta sumamente útil para el estudio de diferentes aspectos ecológicos en distintas especies de fauna silvestre. Desde su desarrollo, esta técnica se ha utilizado con múltiples propósitos tales como: realizar inventarios de especies (Fracassi *et al.* 2010, Cassano *et al.* 2012, Mugerwa *et al.* 2013), estimar abundancias (Di Bitetti *et al.* 2006, Silveira *et al.* 2010, Manzo *et al.* 2012), evaluar estados de conservación (Linkie *et al.* 2006, Ahumada *et al.* 2013), estudiar la dinámica poblacional (Karanth *et al.* 2006, Gardner *et al.* 2010), la ecología forestal (Beck y Terborgh 2002) y los patrones de actividad (Azlan y Sharma 2006, Ridout y Linkie 2008, Di Bitetti *et al.* 2010). Esta metodología presenta la ventaja de adaptarse a numerosos tipos de ambientes (Di Bitetti *et al.* 2006, Jackson *et al.* 2006, Reppucci *et al.* 2011), pero además de ser un método no invasivo para las especies en estudio, pudiéndose utilizar en muestreos a gran escala con un costo relativamente bajo en relación a otras técnicas (Karanth *et al.* 2006).

Aportar información sobre la ecología de los carnívoros en ambientes antropizados, donde su vulnerabilidad podría ser mayor, puede ser fundamental para la correcta planificación de acciones de conservación, no solo de las especies claves, sino también de los ambientes que habitan. Este podría ser el caso del Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, en donde las modificaciones ambientales están causando crecientes conflictos entre carnívoros y actividades humanas (ver la sección siguiente).

ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se realizó en campos privados de los partidos de Villarino y Patagones pertenecientes a la parte más austral de la ecorregión Espinal, constituyendo un área de 27.300 km² (Figura 1.1).

El Espinal es una ecorregión de la llanura Chaco-pampeana, en el centro de Argentina, que ocupa un amplio arco rodeando por el Norte, Oeste y Sur a la ecorregión Pampeana, con una extensión de 291.941 km². Abarca el sur de la provincia de Corrientes, mitad Norte de la provincia de Entre Ríos, una parte central de las provincias de Santa Fe y Córdoba, centro y Sur de la provincia de San Luis, mitad oriental de la provincia de La Pampa y Sur de la provincia de Buenos Aires (Morello *et al.* 2012). Fitogeográficamente, constituye un ecotono, o una zona de transición, entre las ecoregiones del Monte, del Chaco Seco y de la Pampa (Brown *et al.* 2006, Morello *et al.* 2012). Se caracteriza por la presencia de bosques bajos xerófilos dominados por especies del género *Prosopis*, que varían en su nivel de densidad, pero también de sabanas y pastizales. Debido a diferentes factores como su característica ecotónica, la heterogeneidad de su relieve y de los tipos de suelos y la actividad económica que produce alteraciones en el paisaje, esta ecorregión presenta importantes variaciones fisionómicas y de composición vegetal. Como consecuencia, en la actualidad los bosques de vegetación original forman mosaicos heterogéneos e intrincados en una matriz donde predominan las tierras agrícolas (Fernández y Busso 1999, Morello *et al.* 2012). Su clima es de tipo templado semiárido con un aumento de la aridez hacia el oeste y el sur (Fernández y Busso 1999). La temperatura media anual es de 15,3°C y las precipitaciones

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

anuales varían entre 350 a 550 mm, concentradas en primavera y otoño (Busso 1997, Fernández *et al.* 2009).

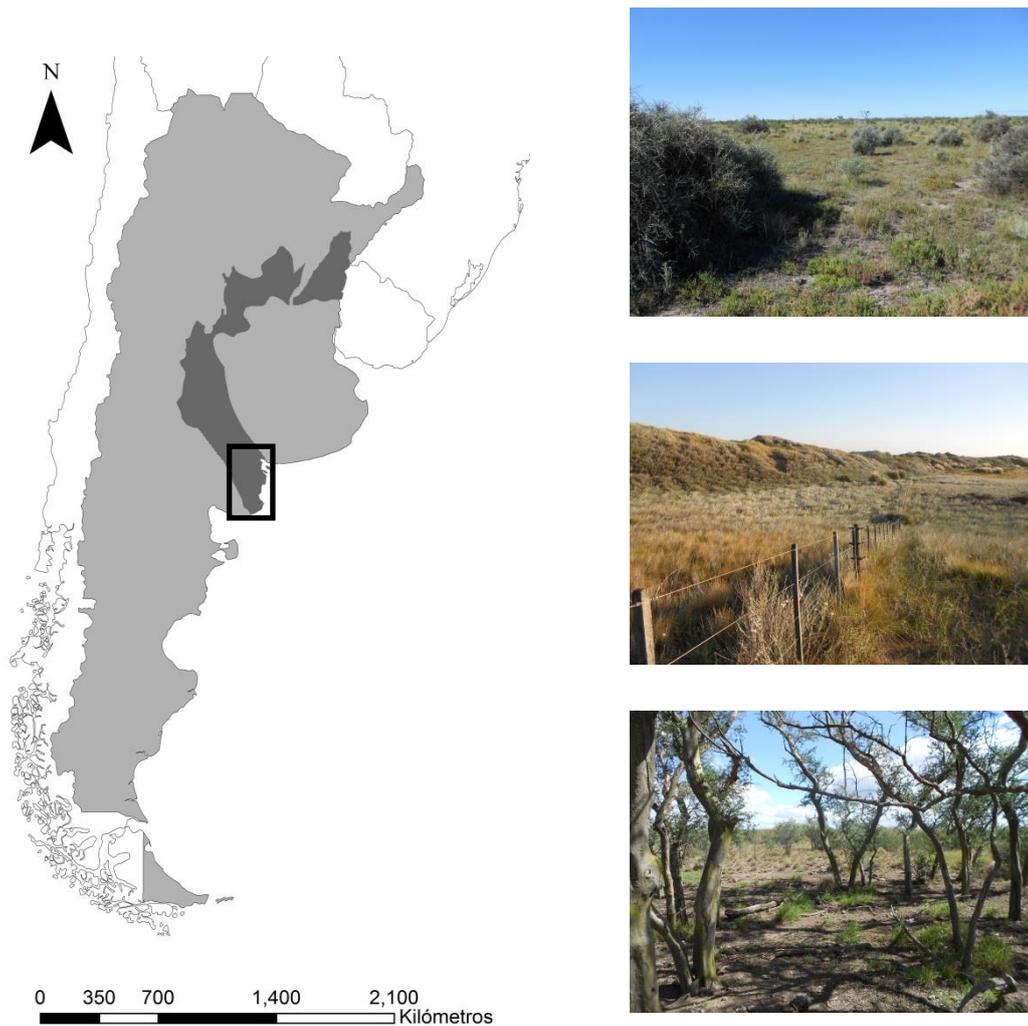


Figura 1.1. Mapa que muestra la localización de la ecorregión Espinal. El recuadro negro marca la ubicación del área de estudio (partidos de Villarino y Patagones). Las fotografías muestran los tipos de ambientes predominantes en la región.

Actualmente, las actividades agropecuarias representan el sector económico más importante del Espinal (Brown *et al.* 2006). El uso intensivo de la tierra en la región comenzó a principios del siglo XX con la llegada de colonos europeos y la construcción de las vías férreas. El impacto inicial fue causado por la tala para leña y el desmonte para abrir los campos, con lo cual se devastaron grandes extensiones de bosque nativo (Brown *et al.* 2006, Morello *et al.* 2012). Posteriormente, y principalmente en las últimas décadas, el avance incesante de la frontera agropecuaria ha producido la desaparición de relictos de bosque y el deterioro o conversión de los ambientes naturales. Actualmente, gran parte de los bosques del Espinal han desaparecido y solo quedan fragmentos relictos de escasa extensión y, en algunas áreas, árboles dispersos en una matriz de cultivos, plantaciones forestales, campos ganaderos y construcciones urbanas (Lewis *et al.* 2009). Esta pérdida de la cubierta vegetal ha favorecido los procesos de erosión del suelo, dando origen a un importante problema de desertificación (Fernández *et al.* 2009).

La comunidad de carnívoros del Espinal del Sudoeste de la provincia de Buenos Aires está conformada por cuatro especies de felinos (el puma, *Puma concolor*; el gato montés, *Leopardus geoffroyi*; el gato de los pajonales, *Leopardus colocolo* y el yaguarundí, *Puma yagouaroundi*), un cánido de mediano tamaño (*Pseudalopex gymnocercus*) y dos especies de carnívoros pequeños, el zorrino (*Conepatus chinga*) y el hurón menor (*Galictis cuja*) (Canevari y Vaccaro 2007). Si bien no existen trabajos previos acerca de la influencia de los cambios a nivel paisaje sobre estas especies, es probable que estos hayan provocado una retracción en la distribución, o al menos una disminución en la abundancia, de aquellas especies más sensibles. Al mismo tiempo, aquellas con mayor capacidad

de adaptación podrían haber sido favorecidas por esta situación, logrando utilizar recursos adicionales y así reducir la competencia con las otras especies. Por otra parte, estudios previos realizados en la misma área de estudio, han identificado a *P. concolor* y a *P. gymnocercus* como las especies más conflictivas y más perseguidas por los productores rurales (por su capacidad de depredación sobre el ganado doméstico), quienes admiten que la solución más comúnmente aplicada es su exterminio. Frente a este panorama de intrincadas relaciones biológicas entre especies ecológicamente dispares, pero también con niveles heterogéneos de conflictos con el humano, resulta evidente la importancia de estudios no sólo a escala de paisaje, sino también a nivel comunidad.

ESPECIES EN ESTUDIO

El proyecto toma como objeto de estudio a cuatro especies del Orden Carnívora: el zorrino común, *Conepatus chinga*; el gato montés, *Leopardus geoffroyi*, el zorro pampeano, *Pseudalopex gymnocercus* y el puma, *Puma concolor* (Figura 1.2). Si bien, como se mencionó previamente, la comunidad de carnívoros en esta región está integrada por más especies, los datos obtenidos para el resto de los carnívoros fueron insuficientes por lo que se decidió no incorporarlas en esta tesis.

Conepatus chinga

Perteneciente a la familia Mephitidae, el zorrino posee un pelaje negro y dos franjas blancas dorsales. Este mamífero tiene un peso promedio de 1,5 kg y se encuentra principalmente en hábitats abiertos y arbustivos de los países centrales

de América del Sur, como el sur de Perú, Bolivia, Uruguay, Argentina y Chile (Redford y Eisenberg 1992). Reppucci *et al.* (2009) estimaron el tamaño del área vital en $1,09 \pm 0,518 \text{ km}^2$ a partir del seguimiento radiotelemétrico de ocho individuos en el parque provincial Ernesto Tornquist, en el sur de la provincia de Buenos Aires en Argentina. Por su parte, Castillo *et al.* (2011) reportaron un valor medio de $1,67 \pm 1,1 \text{ km}^2$ para 16 individuos seguidos en dos áreas de la provincia de Buenos Aires. Esta especie prefiere los hábitats abiertos y parece ser más abundante en aquellas zonas donde las pampas tienden a reemplazar los bosques (Redford y Eisenberg 1992). En la provincia de Buenos Aires, Castillo *et al.* (2012) encontraron una selección positiva de la especie hacia los pastizales donde estaría la mayor abundancia de recursos tróficos. El zorrino está considerado como una especie generalista, a menudo descrita como omnívora-insectívora (Donadio *et al.* 2004, Castillo *et al.* 2013). En efecto, su dieta consiste principalmente de artrópodos, pero es frecuente que consuman también pequeños mamíferos roedores, anélidos, anfibios, reptiles y carroña (Donadio *et al.* 2004). Si bien se cree que su carácter de generalista-oportunista le confiere la capacidad de cambiar su alimentación durante de las estaciones, adaptándola así a la disponibilidad de las presas (Travaini *et al.* 1998, Donadio *et al.* 2004), estudios recientes en la provincia de Buenos Aires muestran que la especie tiende a utilizar los recursos tróficos en proporciones que difieren con lo disponible en el ambiente (Castillo *et al.* 2013). Aunque la preocupación por su conservación a escala global sea menor (Emmons y Helgen 2008), en Argentina la población del zorrino es considerada vulnerable ya que su hábitat está altamente degradado por el sobrepastoreo (Ojeda *et al.* 2012).

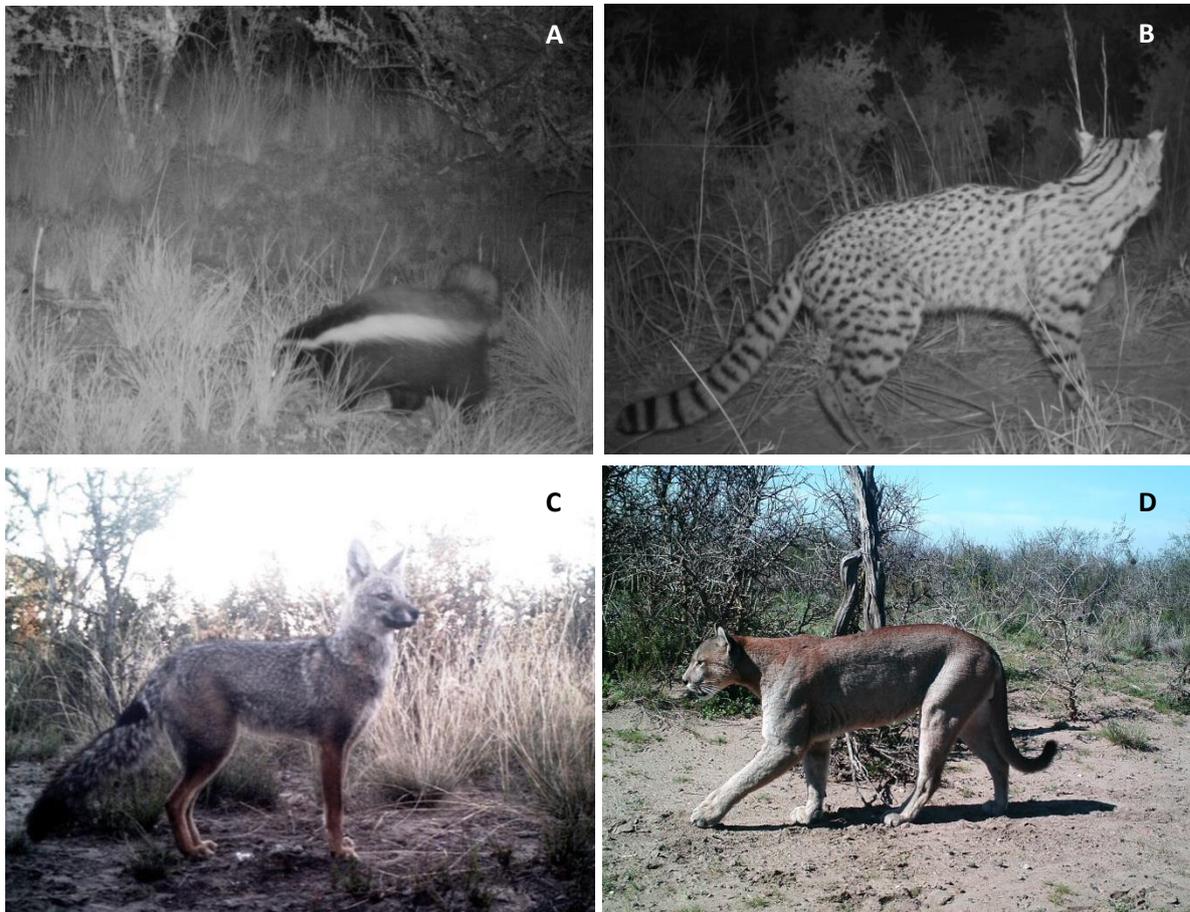


Figura 1.2. Especies en estudio. A) *Puma concolor*. B) *Pseudalopex gymnocercus*. C) *Leopardus geoffroyi*. D) *Conepatus chinga*

Leopardus geoffroyi

El gato montés es un carnívoro de mediana talla corporal, $4,26 \pm 1,03$ kg (Lucherini *et al.* 2006), cuyo pelaje es marrón moteado con negro en forma uniforme sobre su cuerpo (Redford y Eisenberg 1992, Nowell y Jackson 1996). Pertenece a la familia Felidae y su área de distribución abarca gran parte de los países sudamericanos: el sur de Bolivia, el sur de Brasil, Paraguay, Uruguay, la región

de Patagonia meridional de Chile y prácticamente todo el territorio de Argentina (Redford y Eisenberg 1992, Sunquist y Sunquist 2002). Su distribución en América del Sur comprende un conjunto variado de ambientes, incluyendo las pampas, los matorrales, los bosques secos y los ambientes húmedos. En el centro de Argentina, el gato montés principalmente habita los bosques xerófilos y densos matorrales (Pereira *et al.* 2010), pero también se lo encuentra en zonas agrícolas y ganaderas (Castillo *et al.* 2008). En cuando a su área de acción, Pereira *et al.* (2006) reportaron un valor de $2,02 \pm 1,6 \text{ km}^2$ para los machos y de $0,27 \text{ km}^2$ para la única hembra estudiada en el Parque Nacional Lihuel Calel, situado en la ecorregión Espinal. En la reserva de Campos del Tuyú, en el nordeste de la provincia de Buenos Aires, otro estudio de seguimientos por radiotelemetría permitió observar un área de acción medio promedio de $3,42 \text{ km}^2 \pm 1,83$ (Manfredi *et al.* 2006). Para el Parque Provincial "E. Tornquist" (centro de la provincia de Buenos Aires) el área de acción promedio de seis individuos de esta especie fue de $8,83 \text{ km}^2 \pm 1,58$ (Manfredi *et al.* 2012). *Leopardus geoffroyi* es un carnívoro especializado en la captura de pequeños vertebrados aunque, en ciertos casos, puede incluir aves y reptiles en su dieta (Manfredi *et al.* 2004, Bisceglia *et al.* 2008). A pesar de la gran distribución de la especie, actualmente es considerada como "casi amenazada" por el UICN y figura en el Anexo I de CITES (Lucherini *et al.* 2008).

Pseudalopex gymnocercus

El zorro pampeano, miembro de la familia Canidae, es una especie de pelaje gris sobre la espalda, blanco sobre el vientre y la punta de las patas, gris-

amarillento sobre los costados y rojizo al nivel de las orejas, del cuello y de las partes inferiores de las patas (Redford y Eisenberg 1992). Se trata de una especie de mesocarnívoro, cuyo peso varía entre 2,4 kg y 7,9 kg (Lucherini y Luengos Vidal 2008). Se distribuye desde el Este de Bolivia, Oeste de Paraguay, Uruguay, Sudeste de Brasil y centro y Norte de Argentina llegando a la provincia de Río Negro, y está presente sobre todo en las ecoregiones del Chaco, del Monte y de la Pampa (Redford y Eisenberg 1992). Estudios efectuados en Argentina permitieron observar que esta especie tiene una preferencia por los ambientes abiertos y que se lo encuentra frecuentemente en la región pampeana (Lucherini y Luengos Vidal 2008). Es también una especie que es tolerante a las perturbaciones antrópicas y es capaz de adaptarse a las alteraciones de los ambientes naturales causadas por las actividades agrícolas y el sobrepastoreo de los animales de ganadería (Lucherini y Luengos Vidal 2008). El área de acción de esta especie ha sido estimada en $1,3 \text{ km}^2 \pm 0,92$ en la provincia de Buenos Aires (Luengos Vidal *et al.* 2012). La dieta de esta especie consta principalmente de liebre europea (*Lepus europeus*), pequeños mamíferos (básicamente roedores), aves, insectos y frutos; pero también puede incluir reptiles, carroña y especies de ambientes acuáticos (como peces y cangrejos) (Lucherini y Luengos Vidal 2008). El zorro pampeano está a menudo presente cerca de las viviendas humanas en las regiones rurales, lo que explica que sea percibido como una amenaza para los animales domésticos (Lucherini *et al.* 2004, Lucherini y Merino 2008). El zorro pampeano está hoy considerado como una especie de "preocupación menor" y se encuentra en el Anexo II de la CITES (Jiménez *et al.* 2008).

Puma concolor

El puma es la especie de mayor tamaño entre los carnívoros presentes en el área estudio con un peso medio de aproximadamente $40,4 \pm 5$ kg para los individuos de las poblaciones tropicales y subtropicales (Di Bitetti *et al.* 2010). Posee un pelaje de color uniforme, que puede variar desde rojizo a gris o moreno-rojizo, y las extremidades de su cola y de sus orejas son más oscuras (Redford y Eisenberg 1992). Se trata del mamífero americano terrestre con la distribución más extensa, cubriendo más de 100° de latitud, desde el Norte de Canadá hasta el Sur de Chile y de Argentina (Sunquist y Sunquist 2002). Dentro de este rango de distribución puede utilizar ambientes extremadamente diversos, desde el desierto árido al bosque tropical húmedo, así como el Chaco y el bosque boreal (Sunquist y Sunquist 2002). En América del Sur, esta especie está asociada sobre todo con los medios arborescentes, los bosques y las parcelas de bosques (Mondini y Muñoz 2008), pero también ha sido observado a más de 5800 m de altitud en los Andes (Redford y Eisenberg 1992). Su área de acción varía muchísimo a través de su distribución geográfica y, particularmente para Sudamérica, Franklin *et al.* (1999) reportaron un rango desde 24 a 107 km². En Patagonia, en el sur de Argentina, la dieta de los pumas principalmente se compone de liebres europeas y de animales de ganadería (Redford y Eisenberg 1992, Novaro *et al.* 2000). Sin embargo, Zanón Martínez *et al.* (2012) encontraron que las especies nativas (como el guanaco, *Lama guanicoe*, y el ñandú, *Rhea americana*) estaban dentro de las presas más importantes en la dieta de *P. concolor*. En la ecoregión del Monte, los pumas consumen principalmente vizcachas (*Lagostomus máximum*), y si estas escasean, atacan a los jabalíes (*Sus scrofa*), a los armadillos y a los animales domésticos

(Pessino *et al.* 2001, Donadio *et al.* 2010). La especie figura en el Anexo II de la CITES y la situación del puma actualmente es considerada como de "preocupación menor" según la UICN (Caso *et al.* 2008). Sin embargo, su nivel de amenaza parece mostrar diferencias geográficas. Mientras que los estudios en la Patagonia argentina muestran sus poblaciones se encuentran en expansión (Walker y Novaro 2010), otros autores han observado que el número de pumas está en disminución y esto se debe principalmente a la pérdida de hábitats y a la fragmentación del territorio, que provoca a su vez una disminución de sus presas naturales (Paviolo *et al.* 2009). Además, esta especie es una de las más amenazadas por los ganaderos quienes la ven como depredadores de los animales de cría y que pueden generar pérdidas económicas importantes (Novaro *et al.* 2000, Lucherini y Merino 2008).

REFERENCIAS

- AHUMADA, J. A., J. HURTADO, Y D. LIZCANO. 2013. Monitoring the status and trends of tropical forest terrestrial vertebrate communities from camera trap data: a tool for conservation. *PloS one* **8**:e73707.
- AZLAN, J. M. Y D. S. K. SHARMA. 2006. The diversity and activity patterns of wild felids in a secondary forest in Peninsular Malaysia. *Oryx* **40**:36-41.
- BECK, H. Y J. TERBORGH. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* **18**:275-288.
- BISCEGLIA, S. B., J. A. PEREIRA, P. TETA, Y R. D. QUINTANA. 2008. Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* **72**:1120-1126.
- BROWN, A., U. MARTINEZ ORTIZ, M. ACERBO, Y J. CORCUERA. 2006. La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Buenos Aires.
- BUSO, C. A. 1997. Towards an increased and sustainable production in semi-arid rangelands of central Argentina: two decades of research. *Journal of Arid Environments* **36**:197-210.
- CANEVARI, M. Y O. VACCARO. 2007. Guía de mamíferos del sur de América del Sur. LOLA, Buenos Aires.
- CARO, T. 2010. Conservation by proxy: indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species. Island Press, Washington.
- CARO, T. Y C. STONER. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation* **110**:67-75.

- CARVER, B. D., M. L. KENNEDY, A. E. HOUSTON, Y S. B. FRANKLIN. 2011. Assessment of temporal partitioning in foraging patterns of syntopic Virginia opossums and raccoons. *Journal of Mammalogy* **92**:134-139.
- CASO, A., C. LOPEZ-GONZALEZ, E. PAYAN, E. EIZIRIK, T. DE OLIVEIRA, R. LEITE-PITMAN, M. KELLY, C. VALDERRAMA, Y M. LUCHERINI. 2008. *Puma concolor*, IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org. Descargado el 09 de febrero de 2015.
- CASSANO, C. R., J. BARLOW, Y R. PARDINI. 2012. Large mammals in an agroforestry mosaic in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* **44**:818-825.
- CASTILLO, D., M. LUCHERINI, E. LUENGOS VIDAL, C. MANFREDI, Y E. CASANAVE. 2011. Spatial organization of Molina's hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in two landscapes of the Pampas grassland of Argentina. *Canadian Journal of Zoology* **89**:229-238.
- CASTILLO, D., E. M. LUENGOS VIDAL, M. LUCHERINI, Y E. B. CASANAVE. 2008. First Report on the Geoffroy's cat in a highly modified rural area of the Argentine pampas *Cat News* **49**:27-28.
- CASTILLO, D. F., E. M. L. VIDAL, N. C. CARUSO, M. LUCHERINI, Y E. B. CASANAVE. 2013. Denning ecology of *Conepatus chinga* (Carnivora: Mephitidae) in a grassland relict of central Argentina. *Mastozoologia Neotropical* **20**:373-379.
- CASTILLO, D. F., E. M. L. VIDAL, E. B. CASANAVE, Y M. LUCHERINI. 2012. Habitat selection of Molina's hog-nosed skunks in relation to prey abundance in the Pampas grassland of Argentina. *Journal of Mammalogy* **93**:716-721.
- CREEL, S. 2001. Four factors modifying the effect of competition on carnivore population dynamics as illustrated by african wild dogs. *Conservation Biology* **15**:271-274.

- CROOKS, K. R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* **16**:488-502.
- CROOKS, K. R., C. L. BURDETT, D. M. THEOBALD, C. RONDININI, Y L. BOITANI. 2011. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **366**:2642-2651.
- CHAPMAN, F. M. 1927. Who treads our trails. *The National Geographic Magazine* **52**:330-345.
- DI BITETTI, M. S., C. D. DE ANGELO, Y. E. DI BLANCO, Y A. PAVIOLO. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* **36**:403-412.
- 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.
- DONADIO, E. Y S. BUSKIRK. 2006. Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. *The American Naturalist* **167**:524-536.
- DONADIO, E., S. DI MARTINO, M. AUBONE, Y A. J. NOVARO. 2004. Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* **56**:709-718.
- DONADIO, E., A. NOVARO, S. BUSKIRK, A. WURSTEN, M. VITALI, Y M. MONTEVERDE. 2010. Evaluating a potentially strong trophic interaction: pumas and wild camelids in protected areas of Argentina. *Journal of Zoology* **280**:33-40.

- DREW, C. A., Y. F. WIERSMA, Y F. HUETTMANN. 2011. Predictive species and habitat modeling in landscape ecology: concepts and applications. Springer, New York.
- EMMONS, L. Y K. HELGEN. 2008. *Conepatus chinga*. The IUCN Red List of Threatened Species Version 20143 Descargado el 20 de diciembre de 2014.
- EMMONS, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**:271-283.
- FERNÁNDEZ, O., M. GIL, Y R. DISTEL. 2009. The challenge of rangeland degradation in a temperate semiarid region of Argentina: the Caldenal. *Land Degradation & Development* **20**:431-440.
- FERNÁNDEZ, O. A. Y C. A. BUSO. 1999. Arid and semi-arid rangelands: two thirds of Argentina. Agricultural Research Institute, Iceland.
- FRACASSI, N. G., P. A. MOREYRA, B. LARTIGAU, P. TETA, R. LANDÓ, Y J. A. PEREIRA. 2010. Nuevas especies de mamíferos para el bajo delta del Paraná y bajíos ribereños adyacentes, Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* **17**:367-373.
- FRANKLIN, W. L., W. E. JOHNSON, R. J. SARNO, Y J. A. IRIARTE. 1999. Ecology of the Patagonia puma, *Felis concolor patagonica*, in southern Chile. *Biological Conservation* **90**:33-40.
- GARDNER, B., J. I. REPPUCCI, M. LUCHERINI, Y J. A. ROYLE. 2010. Spatially explicit inference for open populations: estimating demographic parameters from camera-trap studies. *Ecology* **91**:3376-3383.
- GLEN, A. S. Y C. R. DICKMAN. 2005. Complex interactions among mammalian carnivores in Australia, and their implications for wildlife management. *Biological Reviews* **80**:387-401.

- INSKIP, C. Y A. ZIMMERMANN. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx* **43**:18-34.
- JACKSON, R., J. D. ROE, R. WANGCHUK, Y D. O. HUNTER. 2006. Estimating Snow Leopard Population Abundance Using Photography and Capture-Recapture Techniques. *Wildlife Society Bulletin* **34**:772-781.
- JIMÉNEZ, J. E., M. LUCHERINI, Y A. NOVARO. 2008. *Pseudalopex gymnocercus*. The IUCN Red List of Threatened Species Version 20143 Descargado el 20 de diciembre de 2014.
- KARANTH, K. U. Y R. CHELLAM. 2009. Carnivore conservation at the crossroads. *Oryx* **43**:1-2.
- 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.
- LEWIS, J. P., S. NOETINGER, D. E. PRADO, Y I. M. BARBERIS. 2009. Woody vegetation structure and composition of the last relicts of Espinal vegetation in subtropical Argentina. *Biodiversity and Conservation* **18**:3615-3628.
- LINKIE, M., G. CHAPRON, D. MARTYR, J. HOLDEN, Y N. LEADER-WILLIAMS. 2006. Assessing the viability of tiger subpopulations in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* **43**:576-586.
- LINNELL, J. D. C. Y O. STRAND. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions* **6**:169-176.
- LONG, R. A., P. MACKAY, J. RAY, Y W. ZIELINSKI. 2008. Noninvasive survey methods for carnivores. Island Press, Washington.

- LOYOLA, R. D., G. DE OLIVEIRA, J. A. F. DINIZ-FILHO, Y T. M. LEWINSOHN. 2008. Conservation of Neotropical carnivores under different prioritization scenarios: mapping species traits to minimize conservation conflicts. *Diversity and Distributions* **14**:949-960.
- LUCHERINI, M., T. DE OLIVEIRA, Y G. ACOSTA. 2008. *Leopardus geoffroyi*. The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2014.3. Descargado el 20 de diciembre de 2014.
- LUCHERINI, M. Y E. M. LUENGOS VIDAL. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species* **829**:1-9.
- LUCHERINI, M., C. MANFREDI, E. LUENGOS, F. D. MAZIM, Y L. SOLER. 2006. Body mass variation in the Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*). *Revista Chilena de Historia Natural* **79**:169-174.
- LUCHERINI, M. Y M. J. MERINO. 2008. Perceptions of human-carnivore conflicts in the High Andes of Argentina. *Mountain Research and Development* **28**:81-85.
- LUCHERINI, M., M. PESSINO, Y A. FARIAS. 2004. Pampas fox. En: *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs: status survey and conservation action plan* (C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, y D.W. MacDonald eds.), IUCN Canid Specialist Group, Cambridge.
- LUCHERINI, M., J. I. REPUCCI, S. R. WALKER, L. M. 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.
- LUENGOS VIDAL, E., C. SILLERO-ZUBIRI, J. MARINO, E. CASANAVE, Y M. LUCHERINI. 2012. Spatial organization of the Pampas fox in a grassland relict of central Argentina: a flexible system. *Journal of Zoology* **287**:133-141.

- LYRA-JORGE, M. C., M. C. RIBEIRO, G. CIOCHETI, L. R. TAMBOSI, Y V. R. PIVELLO. 2010. Influence of multi-scale landscape structure on the occurrence of carnivorous mammals in a human-modified savanna, Brazil. *European Journal of Wildlife Research* **56**:359-368.
- 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**:1111-1115.
- 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.
- MANFREDI, C., E. L. VIDAL, D. F. CASTILLO, M. LUCHERINI, Y E. B. CASANAVE. 2012. Home range size and habitat selection of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*, Felidae, Carnivora) in the pampas grassland. *Mammalia* **76**:105-108.
- MANZO, E., P. BARTOLOMMEI, J. M. ROWCLIFFE, Y R. COZZOLINO. 2012. Estimation of population density of European pine marten in central Italy using camera trapping. *Acta Theriologica* **57**:165-172.
- MILLER, B., B. DUGELBY, D. FOREMAN, C. M. DEL RIO, R. NOSS, M. PHILLIPS, R. READING, M. E. SOULÉ, J. TERBORGH, Y L. WILLCOX. 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered Species Update* **18**:202-210.
- MONDINI, M. Y A. S. MUÑOZ. 2008. Pumas as taphonomic agents: A comparative analysis of actualistic studies in the Neotropics. *Quaternary International* **180**:52-62.

- MORELLO, J., S. MATTEUCCI, A. RODRIGUEZ, Y M. SILVA. 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Editorial Orientación Gráfica Argentina, Buenos Aires.
- MUGERWA, B., D. SHEIL, P. SSEKIRANDA, M. HEIST, Y P. EZUMA. 2013. A camera trap assessment of terrestrial vertebrates in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* **51**:21-31.
- NOSS, R. F., H. B. QUIGLEY, M. G. HORNOCKER, T. MERRILL, Y P. C. PAQUET. 1996. Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology* **10**:949-963.
- NOVARO, A. J., M. FUNES, Y S. R. WALKER. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* **92**:25-33.
- NOWELL, K. Y P. JACKSON. 1996. Wild cats: Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland.
- OJEDA, R. A., V. CHILLO, Y G. DÍAZ. 2012. Libro rojo de los mamíferos amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza.
- PALOMARES, F., P. FERRERAS, J. M. FEDRIANI, Y M. DELIBES. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology*:5-13.
- PAVILOLO, 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., 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**:37-44.
- PEREIRA, J. A., N. G. FRACASSI, Y M. M. UHART. 2006. Numerical and spatial responses of Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) to prey decline in Argentina. *Journal of Mammalogy* **87**:1132-1139.
- PESSINO, M. E., J. H. SARASOLA, C. WANDER, Y N. BESOKY. 2001. Respuesta a largo plazo del puma (*Puma concolor*) a una declinación poblacional de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) en el desierto del Monte, Argentina. *Ecología Austral* **11**:61-67.
- RAY, J., K. H. REDFORD, R. STENECK, Y J. BERGER. 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Island Press, Washington.
- REAL, R., A. MÁRCIA BARBOSA, D. PORRAS, M. S. KIN, A. L. MÁRQUEZ, J. C. GUERRERO, L. JAVIER PALOMO, E. R. JUSTO, Y J. MARIO VARGAS. 2003. Relative importance of environment, human activity and spatial situation in determining the distribution of terrestrial mammal diversity in Argentina. *Journal of Biogeography* **30**:939-947.
- REDFORD, K. H. Y J. F. EISENBERG. 1992. Mammals of the neotropics, the southern cone. The University of Chicago Press, Chicago.
- REPUCCI, J. I., D. F. CASTILLO, M. LUCHERINI, E. M. L. 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.
- REPUCCI, J. I., B. GARDNER, Y M. LUCHERINI. 2011. Estimating detection and density of the Andean cat in the high Andes. *Journal of Mammalogy* **92**:140-147.

- RIDOUT, M. S. Y M. LINKIE. 2008. Estimating Overlap of Daily Activity Patterns From Camera Trap Data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistic* **14**:322-337.
- RITCHIE, E. G. Y C. N. JOHNSON. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* **12**:982-998.
- ROWCLIFFE, J. M. Y C. CARBONE. 2008. Surveys using cameras traps: are we looking to a brighter future? *Animal Conservation* **11**:185-186.
- ROZYLOWICZ, L., V. D. POPESCU, M. PĂTROESCU, Y G. CHIȘAMERA. 2011. The potential of large carnivores as conservation surrogates in the Romanian Carpathians. *Biodiversity and Conservation* **20**:561-579.
- SELÅS, V. Y J. O. 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.
- SERGIO, F., T. CARO, D. BROWN, B. CLUCAS, J. HUNTER, J. KETCHUM, K. MCHUGH, Y F. HIRALDO. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **39**:1-19.
- SILVEIRA, L., A. T. JÁCOMO, S. ASTETE, R. SOLLMANN, N. M. TÔRRES, M. M. FURTADO, Y J. MARINHO-FILHO. 2010. Density of the Near Threatened jaguar, *Panthera onca*, in the caatinga of north-eastern Brazil. *Oryx* **44**:104-109.
- ST-PIERRE, C., J. P. OUELLET, Y M. CRÊTE. 2006. Do competitive intraguild interactions affect space and habitat use by small carnivores in a forested landscape? *Ecography* **29**:487-496.
- SUNQUIST, M. Y F. SUNQUIST. 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago Press, Chicago.

- SWITALSKI, T. A. 2003. Coyote foraging ecology and vigilance in response to gray wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Canadian Journal Of Zoology- Revue Canadienne De Zoologie* **81**:985-993.
- TOBLER, M. W., S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, R. LEITE PITMAN, R. MARES, Y G. POWELL. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* **11**:169-178.
- TRAVAINI, A., M. DELIBES, Y O. CEBALLOS. 1998. Summer foods of yhe Andean Hog-nosed Skunk (*Conepatus chinga*) in Patagonia. *Journal of Zoology* **246**:457-470.
- TREVES, A. Y K. U. KARANTH. 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology* **17**:1491-1499.
- WALKER, S. Y A. NOVARO. 2010. The world's southernmost puma in Patagonia and the southern Andes. En: *Cougar: ecology and conservation* (M. Hornocker y S. Negri eds.), University of Chicago Press, Chicago.
- WILSON, D. E. Y D. M. REEDER. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- WOODROFFE, R. 2000. Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation* **3**:165-173.
- ZANÓN MARTÍNEZ, J. I., A. TRAVAINI, S. ZAPATA, D. PROCOPIO, Y M. Á. SANTILLÁN. 2012. The ecological role of native and introduced species in the diet of the puma *Puma concolor* in southern Patagonia. *Oryx* **46**:106-111.

CAPITULO II: Factores que afectan el uso del hábitat de los carnívoros en el Espinal

INTRODUCCIÓN

Los carnívoros son especies extremadamente sensibles a las modificaciones antrópicas y particularmente vulnerables a la extinción local en ambientes fragmentados, a causa de sus áreas de acción relativamente mayores que el resto de las especies, sus abundancias poblacionales bajas y la persecución directa que sufren por parte del hombre (Crooks 2002). El efecto conjunto de la falta de protección, la pérdida de hábitat y/o su fragmentación y la presión de caza a la que están sometidos ha tenido un fuerte impacto sobre sus poblaciones a nivel global, reduciendo su diversidad y ocurrencia (Nowell y Jackson 1996, Crooks *et al.* 2011). Sin embargo, los efectos de estas amenazas varían entre especies. Se ha observado que los carnívoros más especializados en el uso de los recursos son los que suelen ocurrir a menores densidades (Mills y Biggs 1993) y que existe una correlación negativa entre la densidad poblacional de los carnívoros y su riesgo de extinción (Purvis *et al.* 2000, O'Grady *et al.* 2004). Por lo tanto se espera que la susceptibilidad a la extinción de una especie esté relacionada íntimamente con su nivel de especialización (Crooks 2002, Swihart *et al.* 2003). Aquellas que muestran más especificidad en el uso del hábitat, tienden a estar más afectadas por la antropización (Schadt *et al.* 2002, Anděra y Červený 2009). Contrariamente, los carnívoros más generalistas parecen ser más tolerantes a los cambios en el paisaje y hasta incluso pueden verse beneficiadas por el desarrollo de ciertas actividades agropecuarias o de desarrollo urbano (Crooks y Soulé 1999, Gehring y Swihart 2003, Šálek *et al.* 2010).

El conocimiento y comprensión de la distribución espacial y de los factores que influyen en el uso del hábitat por parte de las especies es un punto

fundamental en los estudios de ecología y, a su vez, necesario a la hora de tomar medidas de manejo y conservación. La intensidad de uso de hábitat a escala local está fuertemente relacionada con la disponibilidad de alimento y de otros recursos vitales, como refugio o madrigueras. A pesar de que los carnívoros son capaces de buscar alimento en una gran variedad de hábitats, su actividad en paisajes agrícolas está predominantemente supeditada a sitios con alta abundancia y riqueza de especies presas (Lariviere y Messier 2001, Červinka *et al.* 2011, Svobodová *et al.* 2011), aun cuando esta preferencia podría estar afectada por un aumento de la competencia intragremial, directa e indirecta (Polis *et al.* 1989, Creel y Creel 1996, Šálek *et al.* 2014).

La composición y estructura del paisaje, debido a que se asocian fuertemente a la distribución de los recursos a esta escala espacial, son predictores fundamentales a la hora de delimitar las áreas donde podría habitar y sobrevivir cierta especie (Hanski 1998, Fahrig 2003). En el caso particular de los carnívoros, su diversidad y distribución en ambientes fragmentados están altamente influenciadas por las características del hábitat tanto a nivel local como a nivel paisaje (Virgós 2002, Gehring y Swihart 2003). Por ejemplo, los fragmentos de hábitat de mayor tamaño y más heterogéneos en su composición son capaces de mantener un número mayor de especies de carnívoros. Sin embargo, en presencia de depredadores tope, los parches más pequeños de ambientes pueden resultar más adecuados para las especies generalistas, que los usan como estrategia para reducir el nivel de interacción con dichos depredadores (Crooks y Soulé 1999). Alternativamente, estas especies podrían beneficiarse de aquellos ambientes modificados rodeados de parches de menor tamaño de ambientes prístinos a

causa de la mayor disponibilidad y diversidad de alimento que suele caracterizar a estas áreas (Tellería *et al.* 1991, Austen *et al.* 2001).

El objetivo de este capítulo es comprender qué factores del paisaje afectan la ocurrencia de cuatro especies de carnívoros en un área del Espinal de la provincia de Buenos Aires. Específicamente se busca caracterizar la relación entre el uso del espacio por parte de los carnívoros y los patrones paisajísticos más representativos del área de estudio, poniendo foco sobre la estructura y composición del paisaje. Las especies estudiadas varían en su grado de especialización y adaptabilidad, lo cual ofrece la oportunidad de poder analizar en qué forma estos factores interactúan con las diferentes características ecológicas de los carnívoros. El zorro pampeano, *Pseudalopex gymnocercus*, es una especie generalista y oportunista capaz de adaptarse fácilmente a los cambios estructurales del paisaje y a las variaciones en la dinámica de sus presas (Farias y Kittlein 2008, Luengos Vidal *et al.* 2012); el zorrino común, *Conepatus chinga*, se alimenta mayormente de insectos (Castillo *et al.* 2014) y parece ser relativamente común en los agroecosistemas (Castillo *et al.* 2011); el gato montés, *Leopardus geoffroyi*, y el puma, *Puma concolor*, por su dieta casi exclusivamente carnívora, son especies más selectivas en sus hábitos alimenticios y parecen menos capaces de adaptarse a las perturbaciones antrópicas y los cambios en la abundancia de presas (de Oliveira y Cassaro 2005, Manfredi 2006).

Hipótesis y predicciones

1. Debido a que se trata de un área fuertemente modificada por las actividades humanas y dado el efecto que estas transformaciones

pueden tener en las comunidades de carnívoros (Crooks 2002), se espera que en el Espinal los factores más relacionados con la presencia humana tengan influencia en el uso del espacio para la mayoría de las especies.

2. Para el caso de *P. gymnocercus* y *C. chinga*, se espera que, por ser especies más flexibles en el uso de recursos (ver Capítulo I), no muestren un patrón marcado de respuesta a los gradientes del paisaje.
3. Por tratarse de especies con un grado de especialización comparativamente alto y exigentes en sus requerimientos tanto tróficos como relativos al uso del ambiente (ver Capítulo I), se espera que *L. geoffroyi* y *P. concolor* muestren respuestas negativas hacia aquellas variables que caracterizan sitios altamente antropizados y fragmentados, pero positivas para aquellas que indiquen mayor nivel conservación del hábitat.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de los datos

Se realizaron campañas de trampeo fotográfico, entre enero y marzo de 2011, 2012 y 2013. Para la determinación de los sitios de muestreo se generaron 100 puntos aleatorios sobre una capa de SIG (Sistema de Información Geográfica) del área de estudio, manteniendo una distancia mínima entre ellos de 6 km. Luego, y por limitaciones logísticas y en función del número de cámaras disponibles, se muestrearon 49 de los 100 sitios generados (Figura 2.1). Con el objetivo de maximizar la probabilidad de captura de las especies, en cada sitio de muestreo se colocaron 5 cámaras ("estaciones") formando un cuadrado con una cámara central y a una

distancia entre ellas de entre 1 y 1.5 km. Las estaciones se colocaron en aquellos lugares donde se encontró evidencia de presencia de carnívoros (huellas y/o heces) o donde las características del ambiente lo hacían propenso a ser utilizado por ellos (caminos, aguadas, bebederos). Adicionalmente, en cada estación se colocó un cebo odorífero (*Bobcat Urine* y *Bob Gland Lure*) a una distancia aproximada de un metro por delante de la cámara trampa. Las cámaras fueron programadas para trabajar continuamente durante las 24 horas y por un período promedio de 35 días (rango 25-45 días). Cada cinco días se realizaba un control de todas las estaciones de muestreo a fin de corroborar el correcto funcionamiento de las cámaras y reemplazar las baterías, tarjetas de memoria y/o películas fotográficas en caso de ser necesario.

El esfuerzo de muestreo se calculó como el producto entre el número de estaciones y el número de días de muestreo (omitiendo aquellos días en los cuales las cámaras no funcionaron; Di Bitetti *et al.* 2006) y fue de 7054 días-trampa.

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

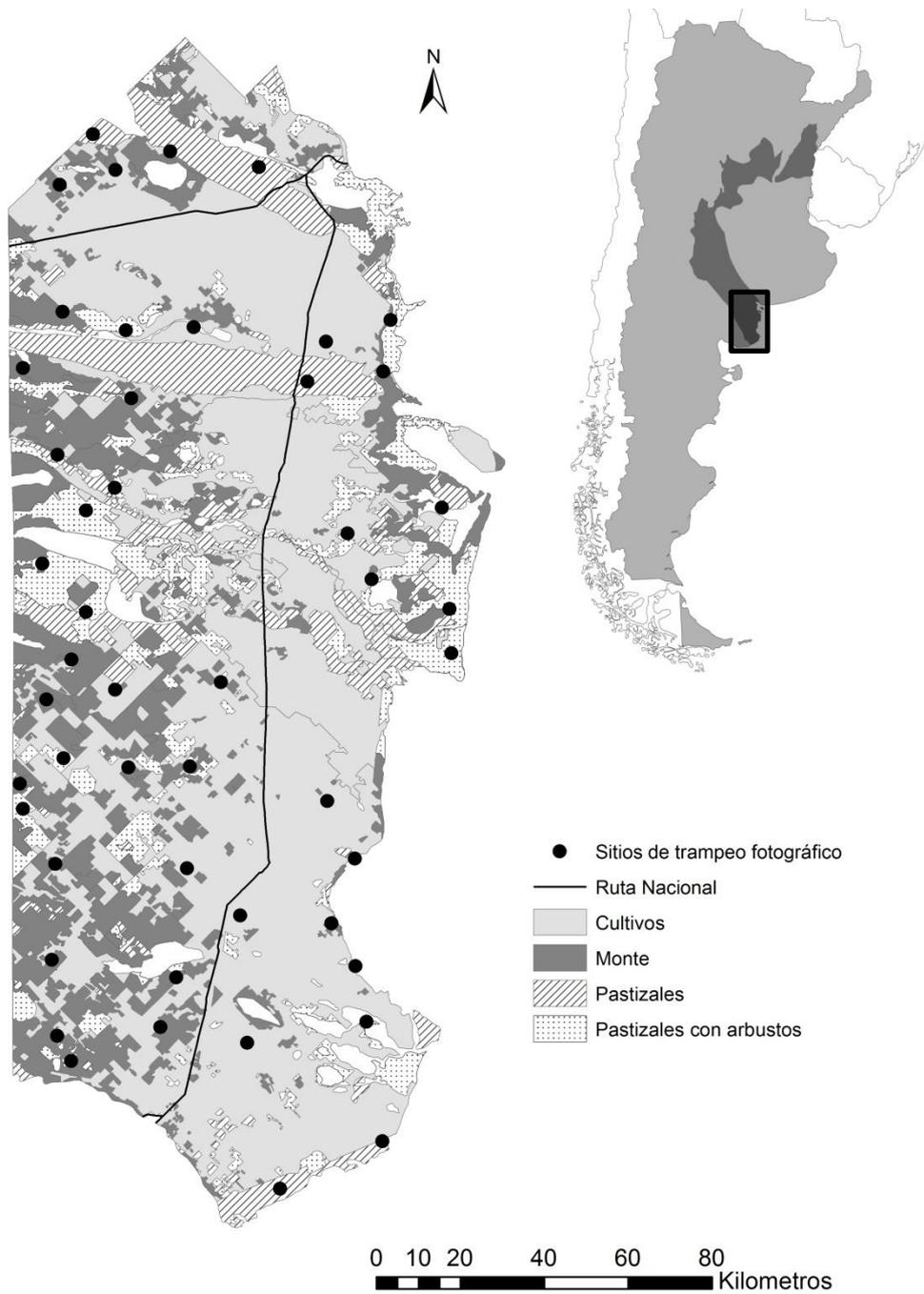


Figura 2.1. Mapa que muestra la posición de los sitios de trampeo fotográfico y la composición del paisaje en el área de estudio.

Variables predictoras

Se caracterizó el área de estudio usando 12 variables relacionadas con el grado de perturbación antrópica, la composición del paisaje y su nivel de fragmentación (Tabla 2.1). Para esto se utilizó un mapa vectorial del área de estudio proporcionado por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Con el objetivo de caracterizar el hábitat en los sitios de muestreo teniendo en cuenta no sólo el tipo de hábitat puntual sino también las características en las inmediaciones, se definieron áreas *buffers* circulares alrededor de cada uno de ellos. Debido a que se conoce que la percepción que tienen los carnívoros sobre el ambiente está comúnmente relacionado con el tamaño de sus áreas de acción (De Angelo *et al.* 2011, Kanagaraj *et al.* 2011) se utilizaron tres radios en función de los tamaños máximos de áreas de acción reportados para cada especie de estudio en la región: 1,5 km para *C. chinga*, 3 km para *P. gymnocercus* y *L. geoffroyi* y 6 km para *P. concolor*. Aquellas variables que representaban distancias ("distancia a la ruta" y "distancia a asentamientos urbanos") fueron calculadas independientemente del *buffer* aplicado y utilizando la función "Distancia Euclídea" de ArcGIS 10.1®. La densidad de campos fue calculada usando un mapa de catastro provisto por el INTA y definida como el número de campos intersectados por el *buffer*, dividido por el área de éste. Adicionalmente, se fusionaron todas las categorías de hábitat (excluyendo "cultivos") en una misma categoría ("natural") y se calcularon índices indicativos de su representatividad y/o fragmentación dentro del ambiente del *buffer* utilizando el programa Fragstat 4.1 ®.

Tabla 2.1. Descripción de las variables usadas para evaluar la respuesta de cuatro especies de carnívoros a la composición y configuración del paisaje en el Sudoeste Bonaerense.

Variable (unidad)	Descripción	Transformación
<u>Nivel de antropización</u>		
DC (n° de campos/km ²)	Densidad de campos. Número de propiedades (diferentes códigos catastrales) por kilómetro cuadrado	logarítmica
DR (km)	Distancia en kilómetros desde el centro del sitio hasta la ruta más cercana	logarítmica
DL (km)	Distancia en kilómetros desde el centro del sitio hasta la localidad más cercana	logarítmica
<u>Composición del paisaje</u>		
PC	Proporción del área ocupada por la categoría cultivo	angular
PM	Proporción del área ocupada por la categoría monte	angular
PP	Proporción del área ocupada por la categoría pastizales	angular
PPA	Proporción del área ocupada por la categoría pastizales con arbustos	angular
<u>Fragmentación del paisaje</u>		
DBC (km/km ²)	Densidad de bordes de cultivo calculada como la longitud en kilómetros de los bordes entre cultivo y todas las otras categorías de hábitat en relación al área total del <i>buffer</i>	logarítmica
TPC (km ²)	Área promedio de los parches de cultivos en el <i>buffer</i>	logarítmica
DPN (n° parches/km ²)	Densidad de parches de la categoría natural ¹ en el <i>buffer</i>	logarítmica
BTN (km)	Longitud total de bordes de la categoría natural en el <i>buffer</i>	logarítmica
LSIN (km/km ²)	<i>Landscape shape index</i> . Tiene en cuenta la longitud de bordes de la categoría natural sobre el tamaño del <i>buffer</i>	logarítmica

¹ La categoría natural corresponde a la fusión de todas las categorías de hábitat, salvo cultivo.

Análisis estadístico

Para el análisis de los factores que influyen sobre el uso del hábitat por parte de los carnívoros, se utilizó como variable dependiente la suma por sitio del número de eventos fotográficos independientes obtenidos en cada estación de muestreo. Se consideró como independientes a todas aquellas fotografías cuya hora difería en al menos 30 min. del resto. Previo al análisis, y con el fin de normalizar las variables, se aplicó la transformación angular ($\text{seno}^{-1} \sqrt{p}$) a aquellas variables que representaban proporciones y la transformación logarítmica al resto de las variables (Tabla 2.1) (Zar 1999).

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el objetivo de reducir el número de variables y eliminar la elevada correlación que mostraron algunas de ellas entre sí; pero además se buscó obtener combinaciones lineales de dichas variables que caractericen los gradientes ambientales dominantes en el área de estudio (Legendre y Legendre 1998). Posteriormente, se aplicó una rotación varimax Kaiser-normalizada a aquellos componentes principales con valores propios mayores que 1 con el fin de obtener gradientes más simples y de mejor interpretación (Legendre y Legendre 1998).

El análisis se llevó a cabo mediante el enfoque teórico-informativo propuesto por Burnham y Anderson (2002). Este enfoque tiene en cuenta la simplicidad y parsimonia de un conjunto de hipótesis y se basa en el grado de evidencia de cada modelo construido. Se utilizó el Criterio de Información de Akaike ajustado para muestras pequeñas (AICc, por sus siglas en inglés) como medida de la información perdida para cada modelo con respecto al más adecuado, seleccionando como más adecuado a aquel modelo con el menor valor de AICc y

con el mayor peso de Akaike (w), el cual mide la probabilidad posterior de la certeza de cierto modelo dado el conjunto de los datos y de los modelos candidatos (Burnham y Anderson 2002, Pita *et al.* 2009).

La selección de los modelos comenzó evaluando diferentes tipos de respuesta de los carnívoros a cada uno de los gradientes de variables creados mediante el ACP. Para evitar la construcción de modelos excesivamente complejos en relación al número de sitios de muestreo, se decidió evaluar solo dos tipos de respuestas: lineal ($y = K + bx$) y cuadrática ($y = K + bx^2$). Para cada componente principal (gradiente), se identificó la curva que mejor ajustaba a los datos (usando los pesos de Akaike como criterio de selección) y dicha curva fue la utilizada en los análisis subsecuentes. En un segundo paso, se crearon modelos multivariados para cada una de las especies en estudio, incorporando aquellos gradientes y los tipos de respuestas que resultaron significativos en los análisis previos. En los casos en los cuales la respuesta nula hubiera sido la más probable, se optó por aquella respuesta con probabilidad de selección inmediatamente menor. Finalmente, se utilizó la inferencia multimodelo para evaluar la magnitud de los efectos de los gradientes extraídos. Este procedimiento permite crear un modelo ponderado utilizando los pesos de Akaike del conjunto de modelos incluidos en el intervalo del 95% de confianza (Burnham y Anderson 2002). Se utilizó el error estándar no condicionado para evaluar la precisión de los coeficientes de dicho modelo teniendo en cuenta el intervalo del 95% de confianza. Aquellos coeficientes cuyo intervalo de confianza incluyó el cero se interpretaron como no significativos (Burnham y Anderson 2002).

Para evaluar la respuesta de los carnívoros a los diferentes gradientes se ajustaron Modelos Lineales Generalizados (Zuur *et al.* 2009). Debido a que la variable de respuesta fue de tipo conteo (número de fotos por sitio) y a la sobredispersión que mostró, se decidió utilizar una distribución binomial negativa para la construcción de los modelos (Gardner *et al.* 1995). Con el objetivo de incorporar la variación en el esfuerzo de muestreo por sitio, se utilizó el logaritmo natural de los días de muestreo como *offset* en cada modelo.

Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo en R versión 3.01 (R Development Core Team 2013) y se utilizó la función "principal" (paquete "psych") para el ACP, la función "glm.nb" (paquete "MASS") para ajustar los modelos candidatos y la función "dredge" (paquete "MuMIn") para el ejercicio de selección de los modelos.

RESULTADOS

Se obtuvo un total de 858 eventos de las cuatro especies de carnívoros estudiadas (74 eventos de *C. chinga*, 546 de *P. gymnocercus*, 193 de *L. geoffroyi* y 45 de *P. concolor*); con un promedio de 18 (rango= 0 - 101) eventos de alguna de estas cuatro especies por sitio.

Gradientes del paisaje

En todos los casos, los componentes principales extraídos mediante el ACP capturaron conjuntamente un porcentaje mayor al 80 % de la varianza total (Tabla 2.2). Para los tres tamaños de *buffer* utilizados, los componentes extraídos estuvieron conformados por conjuntos de variables muy similares entre sí, mostrando diferencia

solo para DBC y TPC. Uno de los gradientes extraídos, de aquí en más “Gradiente de Antrópización o GA” (CP1 para 1,5 km y CP3 para 3 km y 6 km), estuvo relacionado con un mayor grado de homogeneización del paisaje producto del aumento en la representación de tierras dedicadas al cultivo; demostrado por la concurrente asociación de las variables PC, TPC y, en dos casos, DBC. Asimismo, este componente estuvo inversamente asociado con PP. Un segundo componente, “Gradiente de Conservación o GC” (CP3 para 1,5 km, CP2 para 3 km y CP1 para 6 km), estuvo asociado positivamente a DR, DL y PPA, mientras que estuvo negativamente relacionado a DC, determinando un gradiente favorable a aquellos sitios alejados de rutas y asentamientos urbanos y en áreas con campos de mayor tamaño. Un tercer componente, “Gradiente de Fragmentación o GF” (CP2 para 1,5 km, CP1 para 3 km y CP2 para 6 km) estuvo netamente asociado con los índices de fragmentación calculados sobre la categoría natural (DPN, BTN y LSIN), determinando un gradiente hacia aquellos sitios con parches de ambiente natural más pequeños y fragmentados. Finalmente, el “Gradiente de Monte o GM” (CP4 para los tres tamaños de *buffer*) determinó un gradiente creciente hacia los sitios con mayor proporción de monte (PM).

Tabla 2.2. Valores de los pesos de las variables en cada sitio de muestreo para los cuatro componentes (CP) extraídos mediante un Análisis de Componentes Principales con rotación Kaiser-varimax normalizada para cada tamaño de *buffer*. Los valores en negrita indican los mayores valores absolutos de los pesos para cada variable. %V indica la varianza porcentual acumulada para cada componente. Ver la Tabla 2.1 para la descripción de las variables.

Variable	Tamaño del <i>buffer</i>											
	1,5 km				3 km				6 km			
	CP1 (GA)	CP2 (GF)	CP3 (GC)	CP4 (GM)	CP1 (GF)	CP2 (GC)	CP3 (GA)	CP4 (GM)	CP1 (GC)	CP2 (GF)	CP3 (GA)	CP4 (GM)
DC	0,30	-0,07	-0,76	0,06	0,21	-0,82	0,11	0,04	-0,89	0,17	0,18	-0,13
DR	-0,07	0,30	0,67	0,42	0,20	0,82	-0,05	0,22	0,81	0,03	0,12	0,15
DL	-0,13	0,12	0,67	0,53	-0,04	0,78	-0,04	0,39	0,86	0,12	-0,06	0,26
PC	0,86	-0,22	-0,33	-0,23	0,08	-0,45	0,84	-0,17	-0,42	0,22	0,67	-0,21
PM	0,00	0,12	-0,11	0,93	0,13	0,10	-0,01	0,95	0,36	0,22	-0,09	0,84
PP	-0,78	0,08	-0,31	-0,30	-0,06	-0,28	-0,81	-0,15	-0,22	-0,21	-0,85	-0,06
PPA	-0,05	-0,02	0,82	-0,31	-0,17	0,76	-0,12	-0,38	0,75	-0,11	-0,13	-0,53
DBC	0,90	0,25	-0,24	0,03	0,65	-0,13	0,66	0,10	-0,19	0,82	0,38	0,11
TPC	0,92	0,04	-0,28	-0,15	0,30	-0,29	0,85	-0,09	-0,56	0,45	0,54	0,00
DPN	0,15	0,87	-0,02	-0,02	0,82	-0,15	0,14	0,10	-0,03	0,83	0,16	0,05
BTN	-0,28	0,85	0,20	0,19	0,67	0,46	-0,40	0,22	0,38	0,73	-0,46	0,21
LSIN	0,07	0,97	0,10	0,12	0,84	-0,09	0,45	-0,02	-0,07	0,93	0,20	0,09
%V	27	49	70	84	21	47	72	84	30	56	73	83

Respuesta de los carnívoros

Del conjunto de respuestas que mostraron probabilidades de selección altas, la de tipo lineal fue la más común. En ciertos casos, hubo mayor apoyo al tipo de respuesta cuadrática negativa sugiriendo un pico del número de eventos en aquellos valores intermedios del gradiente ambiental correspondiente (Tabla 2.3). *Pseudalopex gymnocercus* fue la única especie que mostró un tipo de respuesta cuadrática negativa, reflejando una mayor intensidad de uso hacia los valores extremos de los gradientes (Tabla 2.3). El proceso de selección de modelos arrojó 6 modelos plausibles (aquellos incluidos en el intervalo de 95% de confianza) para *C. chinga*, *P. gymnocercus* y *P. concolor*. En el otro extremo, sólo un modelo fue incluido en el intervalo de confianza del 95% para *L. geoffroyi* (Tabla 2.4).

Leopardus geoffroyi fue la especie con el mayor número de respuestas significativas (4 de 4, Figura 2.2) y cuyo modelo tuvo el peso de Akaike más elevado. Para el resto de las especies los modelos con mejor ajuste mostraron pesos de Akaike comparativamente bajos (Tabla 2.4). Pese al apoyo relativamente bajo para los modelos con mejor ajuste (salvo el caso del gato montés), hubo gradientes que mostraron probabilidades de selección altas y significativas en los modelos ponderados.

El gradiente de “conservación” fue el que mostró más influencia sobre las especies de carnívoros, mostrando probabilidades de selección altas para las cuatro especies (Tabla 2.4). En congruencia con lo anterior, fue el único gradiente significativo para todas las especies (Figura 2.2), mostrando en todos los casos valores positivos. *P. gymnocercus* fue la única especie para la cual el gradiente de “antropización” no fue seleccionado con alta probabilidad (Tabla 2.4) y cuyo

coeficiente no fue significativo en el modelo ponderado (Figura 2.2). Tanto para *C. chinga* como para *P. concolor* el valor de los coeficientes correspondientes a este gradiente fueron negativos, mientras que para *L. geoffroyi* fue positivo (Figura 2.2). Tanto el gradiente de "fragmentación" como el de "monte" mostraron probabilidades de selección altas, y coeficientes significativos, solo para dos especies (Tabla 2.4 y Figura 2.2). GF fue significativo para *L. geoffroyi* y para *P. concolor*, con coeficientes positivos y negativos respectivamente, mientras que GM fue significativo para *L. geoffroyi* y *P. gymnocercus*, con coeficientes negativos en ambos casos (Figura 2.2).

Tabla 2.3. Pesos de Akaike (w_i) para los modelos descriptivos de las distintas curvas de respuesta de los carnívoros a los gradientes ambientales en el Espinal bonaerense. Las comparaciones incluyen el modelo nulo y dos modelos alternativos de respuesta, lineal (L) y cuadrática (C), para cada uno de los gradientes extraídos mediante Análisis de Componentes Principales (ACP, ver Tabla 2.2). El modelo nulo fue ajustado usando solamente la duración de muestreo por sitio como covariable. Entre paréntesis la dirección de la asociación para el modelo con mayor w_i ; (+): positiva, (-): negativa, (∩): cuadrática negativa, (U): cuadrática positiva. GA: "gradiente de antropización", GC: "gradiente de conservación", GF: "gradiente de fragmentación", GM: "gradiente de monte".

Especie	GA		GC		GF		GM	
	L	C	L	C	L	C	L	C
<i>C. chinga</i>	0	0,99 (∩)	0,99 (+)	0	0,30 (+)	0,20	0,14	0,43 (∩)
<i>L. geoffroyi</i>	0,94 (+)	0,06	0,17	0,31 (∩)	0,70 (+)	0,30	0	0,99 (∩)
<i>P. gymnocercus</i>	0,19	0,29 (U)	0	0,99 (U)	0,19	0,22 (U)	0,99 (-)	0
<i>P. concolor</i>	0,95 (-)	0,01	0,99 (+)	0	0,12	0,60 (∩)	0,42 (-)	0,39

**Factores determinantes de la distribución de cuatro especies
de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires**

Tabla 2.4. Resultados del proceso de selección de modelos para la relación entre los carnívoros y los gradientes reflejados en los cuatro componentes extraídos mediante análisis de componentes principales. Para cada especie la tabla muestra el número de modelos incluidos en el intervalo de 95% de confianza (N), el peso de Akaike del modelo con el mejor ajuste (w) y las probabilidades de selección de cada gradiente. Las probabilidades subrayadas corresponden a aquellas incluidas en el mejor modelo. GA: "gradiente de antropización", GC: "gradiente de conservación", GF: "gradiente de fragmentación", GM: "gradiente de monte".

Especie	N	w	Probabilidad de selección			
			GA	GC	GF	GM
<i>C. chinga</i>	6	0,267	<u>0,99</u>	<u>0,64</u>	0,23	0,46
<i>L. geoffroyi</i>	1	0,931	<u>0,99</u>	<u>0,93</u>	<u>0,99</u>	<u>0,99</u>
<i>P. gymnocercus</i>	6	0,409	0,39	<u>0,95</u>	0,24	<u>0,94</u>
<i>P. concolor</i>	6	0,324	<u>0,69</u>	<u>0,99</u>	<u>0,69</u>	0,27

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

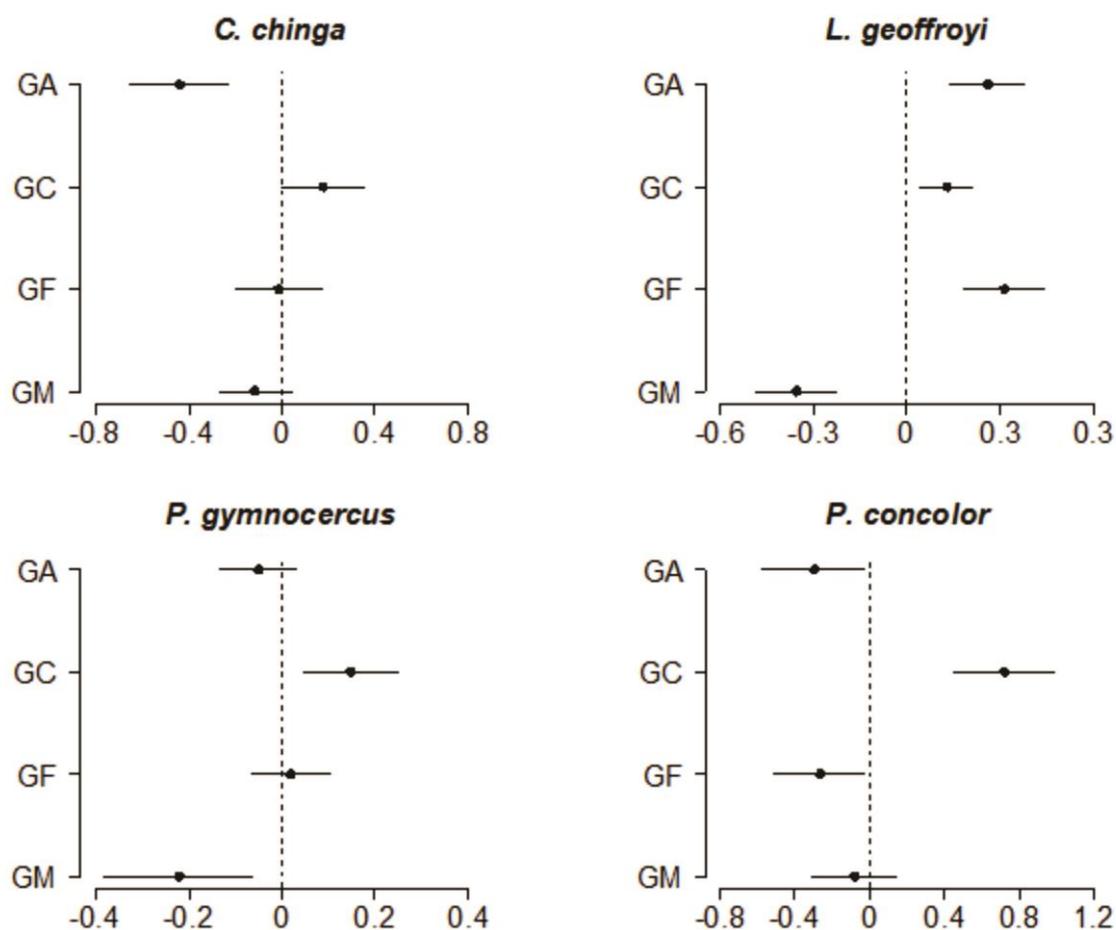


Figura 2.2. Resultados del análisis multimodelo para la relación entre los carnívoros y los gradientes extraídos mediante análisis de componentes principales (ver Tabla 2.2). Para cada especie se muestra el valor estimado de los parámetros del modelo promedio y su intervalo de confianza del 95%. GA: gradiente "antropización", GC: gradiente "conservación", GF: gradiente "fragmentación", GM: gradiente "monte".

DISCUSIÓN

El gradiente de “conservación” fue el que mostró un efecto mayor sobre el uso del espacio por parte de los carnívoros en el Espinal del Sudoeste bonaerense, siendo significativo para todas las especies. El gradiente de “antropización” fue el segundo más influyente, mostrando significación para *C. chinga*, *L. geoffroyi* y *P. concolor*, mientras que el resto de los gradientes solo fue significativo para dos especies (Figuras 2.2 y 2.3). Estos resultados sugieren que este eje que, en cierta forma, representa el rango de modificación de los ambientes naturales sería el más influyente en el uso del espacio por parte de estos carnívoros en el Sudoeste bonaerense, brindando apoyo a la relevancia que tienen los procesos de alteración de los paisajes naturales para los carnívoros.

Desde el punto de vista de las especies, *L. geoffroyi* fue el único carnívoro que mostró respuesta significativa a todos los gradientes estudiados; seguido por *P. concolor* quien respondió significativamente a tres de los gradientes. *P. gymnocercus* y *C. chinga* solo mostraron significación para dos de los cuatros gradientes (Figuras 2.2 y 2.3). De esta forma, los resultados obtenidos indican que los nichos espaciales del gato montés y el puma estarían afectados por un mayor número de factores en relación a las otras dos especies. Esto podría estar en concordancia con las hipótesis propuestas, siendo *L. geoffroyi* y *P. concolor* los carnívoros más exigentes del gremio y que eligen características particulares dentro de cada uno de los gradientes identificados. Comparativamente, el menor número de dimensiones significativas de zorrino y zorro sugieren que estas especies tendrían un nicho menos restringido. Sin embargo, para corroborar esto es necesario evaluar el grado de variabilidad en el uso de cada una de las dimensiones del nicho, lo

**Factores determinantes de la distribución de cuatro especies
de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires**

cual sería indicativo de la capacidad de la especie para usar varios tipos de recursos.

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

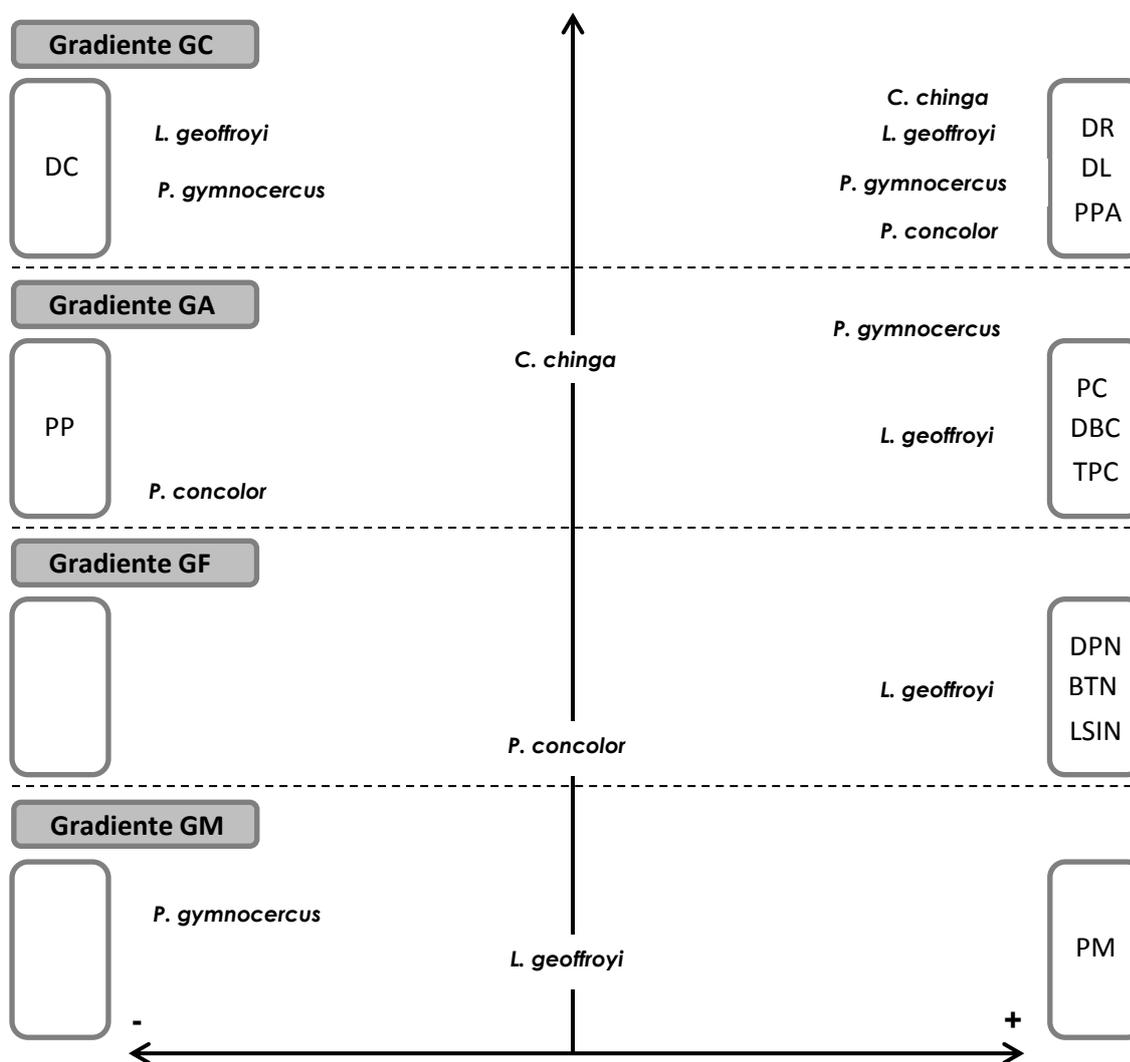


Figura 2.3. Esquema de las respuestas de los carnívoros los cuatro gradientes estudiados. Solo se muestran aquellas respuestas que resultaron significativas. Cada gradiente está caracterizado por su relación positiva o negativa a un conjunto de variables (aquellas indicadas en los rectángulos que figuran en los 2 extremos). La posición de cada especie relativa a cada gradiente indica el tipo de respuesta. Las ubicadas solo en un extremo, mostraron un tipo de respuesta lineal (positiva a la derecha, negativa a la izquierda). Aquellas ubicadas en el centro, mostraron una respuesta de tipo cuadrática negativa y las ubicadas en ambos extremos, cuadrática positiva. DC: densidad de campos, DR: distancia a ruta, DL: distancia a localidades, PPA: proporción de pastizales con arbustos, PP: proporción de pastizales, PC: proporción de cultivos, PM: proporción de monte, DBC: densidad de bordes de cultivo, TPC: área promedio de parches de cultivo, DPN: densidad de parches de la categoría "natural", BTN: longitud de bordes de la categoría "natural", LSIN: *landscape shape index*.

El zorrino mostró una respuesta lineal positiva hacia el componente GC, indicativo de que esta especie utiliza en mayor medida aquellas áreas con mayor proporción de pastizales con arbustos, más alejadas de los asentamientos urbanos y de la ruta y con campos (propiedades) de mayor tamaño. Para el caso de *C. chinga*, estos resultados concuerdan con lo hallado en otras áreas altamente antropizadas de la provincia de Buenos Aires en donde se ha visto que la especie prefiere aquellos hábitats que le confieren mayor protección, incluso cuando los ambientes agrícolas muestran una mayor abundancia de especies presas (Castillo *et al.* 2012). Lantschner *et al.* (2011) sugieren cierta flexibilidad de la especie para utilizar diferentes ambientes a escala local, siempre que la proporción de ambientes naturales a nivel paisaje sea alta. Una situación similar podría estar sucediendo en el Espinal bonaerense, donde a nivel paisaje la especie evitaría sitios netamente agrícolas y con menor cobertura vegetal, pero tendría capacidad de utilizar ambientes relativamente antropizados, como sugiere la respuesta de tipo cuadrática negativa hacia GA (indicativa de una mayor utilización de los valores intermedios de este gradiente, correspondiente a aquellos sitios con baja proporción de tierras dedicadas al cultivo y con relativamente alta proporción de pastizales naturales).

Puma concolor mostró una respuesta lineal positiva hacia el gradiente de "conservación" y lineal negativa hacia el "gradiente de antropización" (Figuras 2.2 y 2.3). Estos resultados apoyan la hipótesis planteada sobre la evitación de sitios altamente modificados y la preferencia de aquellos naturales. El componente GM no mostró significación en los modelos finales, contrariamente a lo que se esperaba en función de lo reportado por los productores de la región, según los cuales el

monte sería el hábitat preferido por este carnívoro, lo cual indicaría una falta de preferencia hacia ese tipo de ambientes. Sin embargo, el gradiente de "conservación" comprende también aquellos sitios con alta proporción de pastizales con arbustos que podrían funcionar como ambientes propicios para esta especie (ver Capítulo III). También contrario a la hipótesis inicial fue el hallazgo que *P. concolor* mostró una respuesta de tipo cuadrática negativa hacia el gradiente de "fragmentación" sugiriendo que puede soportar ciertos niveles de fragmentación de los ambientes naturales del Espinal. Esto concuerda con lo propuesto por otros autores, que describieron a *P. concolor* como una especie con gran capacidad de incursionar en distintos tipos de hábitats, incluso aquellos altamente fragmentados (Crooks *et al.* 2011, De Angelo *et al.* 2011).

Si bien la combinación de respuestas de *L. geoffroyi* hacia los diferentes componentes no permite inferir una asociación estricta con el monte, se trata de la única especie con una respuesta positiva (cuadrática negativa) a esta variable (Figuras 2.2 y 2.3), lo que sugiere cierta preferencia hacia áreas con proporciones intermedias de monte, en conformidad con la hipótesis que esta especie preferiría ambientes con buena cobertura vegetal (Manfredi 2006). Por otra parte, el gato montés mostró también una respuesta lineal positiva hacia los componentes GA y GF (Figuras 2.2 y 2.3), indicando que la intensidad de uso de este félido crecería con el incremento de la alteración de los hábitats naturales. Este resultado se contradice con otros estudios, donde *L. geoffroyi* mostró la tendencia a seleccionar ambientes con escasa alteración antrópica (Manfredi *et al.* 2006, Pereira *et al.* 2006, Lantschner *et al.* 2011). Sin embargo, se ha visto que en general los carnívoros que habitan en áreas fragmentadas tienen la capacidad de explorar diferentes

ambientes y no se muestran restrictivos a la utilización de hábitats específicos (Lyra-Jorge *et al.* 2008) y, particularmente para *L. geoffroyi*, otros autores han sugerido cierta plasticidad ecológica de esta especie que le permitiría tolerar algún grado de perturbación humana (Pereira *et al.* 2011, Pereira *et al.* 2012) e incluso sobrevivir en áreas fuertemente alteradas como zonas rurales de la región pampeana (Castillo *et al.* 2008). La combinación de esta característica con el hecho de que la presión de caza que sufre esta especie en el área de estudio es comparativamente menor que para el resto de los carnívoros presentes en la región (Remillard *et al.* 2010), podrían explicar el aprovechamiento de las áreas más antropizadas por parte de esta especie. Finalmente, dado que se ha visto que *P. concolor* puede depredar sobre individuos de gato montés (Pereira *et al.* 2010), la ausencia del puma en los ambientes más alterados también podría favorecer la utilización de ellos por parte de *L. geoffroyi* (ver también Capítulo III).

Como se esperaba para esta especie, *P. gymnocercus* mostró una relación lineal negativa con aquellos sitios con mayor proporción de monte (Figuras 2.2 y 2.3). Un comportamiento similar ha sido reportado para la especie, asociándola a ambientes más abiertos, como los pastizales, incluso con presencia de ganado doméstico (Redford y Eisenberg 1992, Lucherini y Luengos Vidal 2008, Di Bitetti *et al.* 2009). En cuanto al componente GC, *P. gymnocercus* mostró una respuesta significativa de tipo cuadrática positiva (Figuras 2.2 y 2.3), lo que sugiere que la especie utilizaría tanto los sitios más conservados, como son los más alejados de la ruta y de los pueblos y con campos más pequeños, como aquellos con condiciones opuestas. Esta situación podría ser la resultante de una interacción entre la alta flexibilidad que tiene la especie para utilizar distintos ambientes y otros factores,

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

como, por ejemplo, la alta presión de caza que sufre en algunas partes de esta región o la mayor intensidad de uso por parte de otros carnívoros en los ambientes más conservados (sugerida por los resultados de este mismo análisis, Figura 2.3).

REFERENCIAS

- ANDĚRA, M. Y J. ČERVENÝ. 2009. Large mammals in the Czech Republic. Distribution, history and protection. 2. Carnivores (Carnivora), Praha: Národní Muzeum.
- AUSTEN, M. J. W., C. M. FRANCIS, D. M. BURKE, Y M. S. W. BRADSTREET. 2001. Landscape context and fragmentation effects on forest birds in Southern Ontario. *The Condor* **103**:701-714.
- BURNHAM, K. P. Y D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- CASTILLO, D., M. LUCHERINI, E. LUENGOS VIDAL, C. MANFREDI, Y E. CASANAVE. 2011. Spatial organization of Molina's hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in two landscapes of the Pampas grassland of Argentina. *Canadian Journal of Zoology* **89**:229-238.
- CASTILLO, D., E. M. LUENGOS VIDAL, M. LUCHERINI, Y E. B. CASANAVE. 2008. First Report on the Geoffroy's cat in a highly modified rural area of the Argentine pampas *Cat News* **49**:27-28.
- CASTILLO, D. F., E. M. L. VIDAL, E. B. CASANAVE, Y M. LUCHERINI. 2012. Habitat selection of Molina's hog-nosed skunks in relation to prey abundance in the Pampas grassland of Argentina. *Journal of Mammalogy* **93**:716-721.
- CASTILLO, D. F., E. M. L. VIDAL, E. B. CASANAVE, Y M. LUCHERINI. 2014. Feeding habits of Molina's hog-nosed skunk in the Pampas grassland of Argentina. *Mammalia* **78**:473-479.
- ČERVINKA, J., M. ŠÁLEK, P. PAVLUVČÍK, Y J. KREISINGER. 2011. The fine-scale utilization of forest edges by mammalian mesopredators related to patch size and

- conservation issues in Central European farmland. *Biodiversity and Conservation* **20**:3459-3475.
- CREEL, S. Y N. M. CREEL. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Conservation Biology* **10**:526-538.
- CROOKS, K. R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* **16**:488-502.
- CROOKS, K. R., C. L. BURDETT, D. M. THEOBALD, C. RONDININI, Y L. BOITANI. 2011. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **366**:2642-2651.
- CROOKS, K. R. Y M. E. SOULÉ. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* **400**:563-566.
- DE ANGELO, C., A. PAVIOLO, Y M. DI BITETTI. 2011. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* **17**:422-436.
- DE OLIVEIRA, T. G. Y K. CASSARO. 2005. *Guia de campo dos felinos do Brasil*. Instituto Pró-Carnívoros, São Paulo.
- DI BITETTI, M. S., Y. E. DI BLANCO, J. A. PEREIRA, A. PAVIOLO, Y I. JIMÉNEZ 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.

- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual review of ecology, evolution, and systematics **34**:487-515.
- FARIAS, A. A. Y M. J. KITTLEIN. 2008. Small-scale spatial variability in the diet of pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*) and human-induced changes in prey base. Ecological Research **23**:543-550.
- GARDNER, W., E. P. MULVEY, Y E. C. SHAW. 1995. Regression analyses of counts and rates: Poisson, overdispersed Poisson, and negative binomial models. Psychological bulletin **118**:392-404.
- GEHRING, T. M. Y R. K. SWIHART. 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. Biological Conservation **109**:283-295.
- HANSKI, I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature **396**:41-49.
- KANAGARAJ, R., T. WIEGAND, S. KRAMER-SCHADT, M. ANWAR, Y S. P. GOYAL. 2011. Assessing habitat suitability for tiger in the fragmented Terai Arc Landscape of India and Nepal. Ecography **34**:970-981.
- LANTSCHNER, M. V., V. RUSCH, Y J. P. HAYES. 2011. Influences of pine plantations on small mammal assemblages of the Patagonian forest-steppe ecotone. Mammalia **75**:249-255.
- LARIVIERE, S. Y F. MESSIER. 2001. Temporal patterns of predation of duck nests in the Canadian prairies. The American Midland Naturalist **146**:339-344.
- LEGENDRE, L. Y L. LEGRENDRE. 1998. Numerical ecology. Developments in environmental modelling. Elsevier Science & Technology, Amsterdam.
- LUCHERINI, M. Y E. M. LUENGOS VIDAL. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). Mammalian Species **829**:1-9.

- LUENGOS VIDAL, E., C. SILLERO-ZUBIRI, J. MARINO, E. CASANAVE, Y M. LUCHERINI. 2012. Spatial organization of the Pampas fox in a grassland relict of central Argentina: a flexible system. *Journal of Zoology* **287**:133-141.
- LYRA-JORGE, M. C., G. CIOCHETI, Y V. R. PIVELLO. 2008. Carnivore mammals in a fragmented landscape in northeast of São Paulo State, Brazil. *Biodiversity and Conservation* **17**:1573-1580.
- MANFREDI, C. 2006. Nicho trófico y espacial de *Oncifelis geoffroyi* en dos áreas de pastizal pampeanos. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- 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.
- MILLS, M. Y H. BIGGS. 1993. Prey apportionment and related ecological relationships between large carnivores in Kruger National Park. *Symposia of the Zoological Society of London*, London.
- NOWELL, K. Y P. JACKSON. 1996. Wild cats: Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland.
- O'GRADY, J. J., D. H. REED, B. W. BROOK, Y R. FRANKHAM. 2004. What are the best correlates of predicted extinction risk? *Biological Conservation* **118**:513-520.
- PEREIRA, J., M. DI BITETTI, N. FRACASSI, A. PAVIOLO, C. DE ANGELO, Y. DI BLANCO, Y A. NOVARO. 2011. Population density of Geoffroy's cat in scrublands of central Argentina. *Journal of Zoology* **283**:37-44.
- PEREIRA, J., R. WALKER, Y A. NOVARO. 2012. Effects of livestock on the feeding and spatial ecology of Geoffroy's cat. *Journal of Arid Environments* **76**:36-42.

- PEREIRA, J. A., N. G. FRACASSI, V. RAGO, H. FERREYRA, C. A. MARULL, D. MCALOOSE, Y M. M. UHART. 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.
- PEREIRA, J. A., N. G. FRACASSI, Y M. M. UHART. 2006. Numerical and spatial responses of Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) to prey decline in Argentina. *Journal of Mammalogy* **87**:1132-1139.
- PITA, R., A. MIRA, F. MOREIRA, R. MORGADO, Y P. BEJA. 2009. Influence of landscape characteristics on carnivore diversity and abundance in Mediterranean farmland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **132**:57-65.
- POLIS, G. A., C. A. MYERS, Y R. D. HOLT. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**:297-330.
- PURVIS, A., J. L. GITTLEMAN, G. COWLISHAW, Y G. M. MACE. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* **267**:1947-1952.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. www.R-project.org.
- REDFORD, K. H. Y J. F. EISENBERG. 1992. *Mammals of the neotropics, the southern cone*. The University of Chicago Press, Chicago.
- REMILLARD, S., E. M. LUENGOS VIDAL, M. LUCHERINI, C. MANFREDI, S. CALMÉ, Y E. CASANAVE. 2010. Conviviendo con los carnívoros: análisis de la situación en el Espinal. XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Bahía Blanca.

- ŠÁLEK, M., J. ČERVINKA, E. PADYŠÁKOVÁ, Y J. KREISINGER. 2014. Does spatial co-occurrence of carnivores in a Central European agricultural landscape follow the null model? *European Journal of Wildlife Research* **60**:99-107.
- ŠÁLEK, M., J. KREISINGER, F. SEDLÁČEK, Y T. ALBRECHT. 2010. Do prey densities determine preferences of mammalian predators for habitat edges in an agricultural landscape? *Landscape and Urban Planning* **98**:86-91.
- SCHADT, S., E. REVILLA, T. WIEGAND, F. KNAUER, P. KACZENSKY, U. BREITENMOSER, L. BUFKA, J. ČERVENÝ, P. KOUBEK, T. HUBER, C. STANIŠA, Y L. TREPL. 2002. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* **39**:189-203.
- SVOBODOVÁ, J., J. KREISINGER, M. ŠÁLEK, M. KOUBOVÁ, Y T. ALBRECHT. 2011. Testing mechanistic explanations for mammalian predator responses to habitat edges. *European Journal of Wildlife Research* **57**:467-474.
- SWIHART, R. K., T. M. GEHRING, M. B. KOLOZSVARY, Y T. E. NUPP. 2003. Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions* **9**:1-18.
- TELLERÍA, J., T. SANTOS, Y M. ALCÁNTARA. 1991. Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *Journal of Mammalogy* **72**:183-187.
- VIRGÓS, E. 2002. Are habitat generalists affected by forest fragmentation? A test with Eurasian badgers (*Meles meles*) in coarse-grained fragmented landscapes of central Spain. *Journal of Zoology* **258**:313-318.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

ZUUR, A., E. N. IENO, N. WALKER, A. A. SAVELIEV, Y G. M. SMITH. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.

CAPITULO III: Modelo de hábitat idóneo para *Puma concolor*, el depredador tope del Espinal

INTRODUCCIÓN

El puma (*Puma concolor*) es el depredador tope en la mayoría de los ecosistemas de Latinoamérica. Considerado bajo la categoría “preocupación menor” tanto a nivel global (Caso *et al.* 2008) como en Argentina (Ojeda *et al.* 2012), tiene una extensa distribución que va desde Canadá hasta la parte más austral de América Latina y puede ser encontrado en una amplia variedad de ambientes, desde los desiertos hasta los bosques tropicales (Nowell y Jackson 1996). En Argentina esta especie ha ocupado históricamente la mayor parte del territorio nacional, incluidas aquellas regiones densamente pobladas, como es la provincia de Buenos Aires (Cabrera y Yepes 1940). Sin embargo, producto del avance de la frontera agropecuaria, el rango de distribución de esta especie ha sufrido una notable contracción y, como consecuencia, el puma se encuentra actualmente concentrado en la parte sur de dicha provincia, donde su presencia parece estar asociada a ambientes relativamente prístinos (De Lucca 2010).

El sudoeste bonaerense comprende forma parte de las regiones semiárida, árida y subhúmeda-seca del país, mostrando particularidades climáticas y edáficas que la diferencian del resto de la provincia en cuanto a sus potencialidades y limitantes en la producción primaria. En ella se encuentra el 15% del rodeo bovino de la provincia, y es esencialmente una zona ganadera con zonas dedicadas a la agricultura. La región se caracteriza por una gran variabilidad climática, principalmente en cuanto a las precipitaciones, temperaturas, vientos y humedad relativa ambiental. Las lluvias pueden llegar a valores extremadamente bajos, característica común en ambientes áridos o semiáridos, o a valores muy por encima del promedio anual similares a regiones excesivamente húmedas. La suma

de estas desviaciones positivas o negativas por encima o por debajo del promedio anual trae como consecuencia la ocurrencia de varios años húmedos, secos o medianamente secos (Glave 2006). En el año 2007, tras varios años de sequías prolongadas que dieron como consecuencia el abandono de muchas de los campos y la declaración de emergencia agropecuaria, se decretó la diferenciación política de la región sudoeste bonaerense, con el objetivo de apoyar la reconversión de los sistemas de producción y sus cadenas de valor (Ley provincial 13647, Plan de desarrollo del Sudoeste). Actualmente, se observa una clara recuperación del interés por la ganadería ovina, otrora característica de la región, con diversificación en lana, carne y leche (obs. pers.).

Como consecuencia de estos cambios sociales, económicos y climáticos que ha sufrido la región, la presencia de *P. concolor* se ha convertido en una fuente de conflictos con los productores rurales y, así, en una de las especies más perseguidas por ellos (Remillard *et al.* 2010). En este contexto y sumado a la carencia de información disponible sobre esta especie para el área de estudio (De Lucca 2010), se hace fundamental aportar información general acerca de la ecología de esta especie. La eficacia de los planes de conservación y manejo dependen fuertemente del conocimiento de las especies para los que fueron elaborados, sobre todo aquellos aspectos relacionados con el uso de hábitat y a la determinación de los ambientes más propicios a nivel regional. En este sentido, los modelos matemáticos toman cada vez más importancia como herramientas para analizar datos complejos como son los que se obtienen en ecología de fauna silvestre (Carroll *et al.* 2010).

Si bien el concepto de hábitat es fundamental en ecología, existe aún mucha controversia en cuanto a su correcta definición y han habido múltiples intentos de unificación (Whittaker *et al.* 1973, Hall *et al.* 1997, Morris 2003, Kearney 2006). Muy a menudo el hábitat se considera sólo como una descripción de la naturaleza física de un lugar (componentes bióticos y abióticos) donde un organismo vive o puede parcialmente vivir (Kearney 2006). En otras ocasiones incluye los conceptos de persistencia de especies/poblaciones o la supervivencia y reproducción de los individuos (Hall *et al.* 1997). En cualquier caso, la definición de hábitat está íntimamente relacionada con el concepto de nicho ecológico, que fue desarrollado por primera vez por Grinnell (1917) para referirse a todas las características del medio ambiente que le permiten a una especie sobrevivir y reproducirse. Años después, Hutchinson (1957) formalizó el concepto de nicho con un modelo geométrico, definiéndolo como un hipervolumen en el espacio multivariado de variables ambientales. En este contexto, el nicho ecológico representa la posición de la especie en la gama de condiciones ambientales, de manera que cada dimensión del nicho se corresponde con un subconjunto de ese rango potencial o realmente importante para la especie. Si bien los conceptos de nicho ecológico y de hábitat estén relacionados con el espacio ecológico, a menudo están también asociados con el espacio geográfico (Araujo y Guisan 2006). De hecho, el estudio de la ubicación de las especies en su espacio geográfico permite la identificación de sus características ecológicas; y la asociación de las propiedades ecológicas con factores espacialmente explícitos da lugar a la distribución potencial de la especie (Araujo y Guisan 2006).

Los mapas de hábitat idóneo (Guisan y Zimmermann 2000) resultan particularmente útiles cuando se estudia la ecología de especies crípticas y elusivas ya que permiten caracterizar los requerimientos de hábitat y predecir su presencia en distintos ambientes del paisaje a partir del muestreo en un área limitada (Halstead *et al.* 2010). Adicionalmente, los mapas de idoneidad de hábitat pueden ser utilizados para examinar el efecto de los cambios estructurales del paisaje sobre las especies y para determinar sitios potenciales para el establecimiento de áreas protegidas (Guisan y Zimmermann 2000, Hirzel *et al.* 2006). Recientemente se ha propuesto un análisis integral basado en el concepto multidimensional de Hutchinson conocido como análisis factorial general del sistema nicho-ambiente (GNESFA, por sus siglas en inglés). Esta técnica agrupa una serie de métodos de análisis multivariados que se han utilizado ampliamente en ecología, tanto para estudiar las variables que influyen en la selección de hábitat, como para la construcción de mapas de idoneidad de hábitat. GNESFA permite la utilización de datos de presencia (sin la necesidad de datos de ausencia) que son los más comunes en los estudios de fauna silvestre y, al ser de carácter exploratorio, no se sustenta sobre supuestos que, en muchos casos, son difíciles de cumplir (por ejemplo, no requiere un número mínimo de datos).

El objetivo de este capítulo es obtener el primer mapa de idoneidad de hábitat para *P. concolor* en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires, para así determinar zonas altamente propicias para la especie y los factores que influyen en su presencia.

Hipótesis y predicciones

1. Dado que se trata de la especie con mayor nivel de conflicto con los productores rurales y la presión de caza que sufre en la región es elevada (Remillard *et al.* 2010), se espera que *P. concolor* evite aquellas zonas altamente antropizadas, donde la probabilidad de ser cazado sea mayor.
2. En base a la información obtenida por los productores rurales (De Lucca 2010, Remillard *et al.* 2010) y a lo reportado previamente para el puma (Burdett *et al.* 2010), se espera que las áreas de monte sean de gran importancia para la especie y determinen aquellos sitios altamente propicios.
3. Debido a que se trata de una especie con áreas de acción grandes y con capacidad de recorrer varios kilómetros (Redford y Eisenberg 1992) y por tratarse de un área con características áridas (Busso 1997, Fernández y Busso 1999), se espera que los cuerpos de agua sean particularmente importantes en la determinación de áreas propicias.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de los datos

Se utilizaron datos de presencia obtenidos mediante trampeo fotográfico (ver el Capítulo II para el detalle de la recolección de los mismos), considerándose como “presencias” aquellos sitios con al menos una foto de la especie. Adicionalmente se utilizaron datos provenientes de entrevistas semi-estructuradas que se realizaron durante los años 2008 y 2013 a los productores agropecuarios de la región. Las mismas estuvieron distribuidas a lo largo de toda el área de estudio y estratificadas por ambiente, para lograr una representatividad equitativa de ellos.

Para evitar una posible autocorrelación en los datos de encuestas, se seleccionaron aquellas cuya distancia entre ellas era mayor a 6 km. Si bien las encuestas fueron diagramadas para obtener información variada sobre los carnívoros en la región, para este capítulo se utilizó exclusivamente los datos de presencia de la especie. Con el fin de evitar una sobreestimación en la ocurrencia de *P. concolor*, se consideró como "presencias" aquellas encuestas en las que la respuesta a la pregunta "¿Qué tan común es el puma en su campo?" fue "común" (posibles respuestas: "común", "raro", "muy raro"). Finalmente, se usaron signos de presencia, directos (avistajes, individuos muertos) e indirectos (huellas), recolectados en forma oportuna durante las campañas de trampeo fotográfico y entrevistas (Figura 3.1).

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

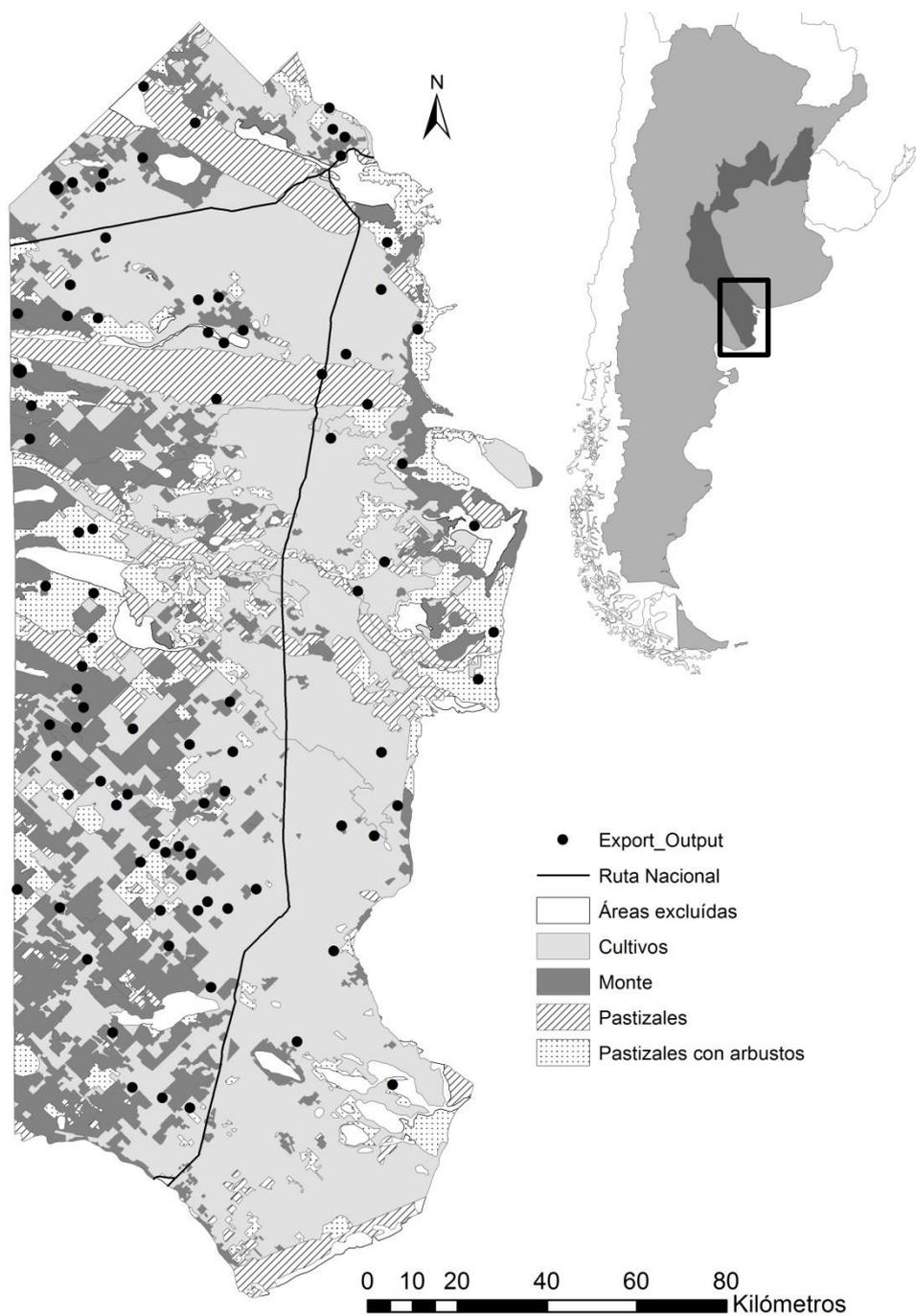


Figura 3.1. Mapa mostrando la composición de ambientes en el área de estudio y la localización de los signos de presencia de *P. concolor*.

Análisis de los datos

Se caracterizó el área de estudio usando ocho variables relacionadas con el nivel de perturbación antrópica y la composición del ambiente y que permitieran testear las hipótesis propuestas (Tabla 3.1). Para esto se utilizó un mapa vectorial de uso del suelo provisto por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Todas las variables vectoriales fueron convertidas a formato *raster* con un tamaño final de pixel de 450 m². Para el cálculo de las variables proporcionales de hábitat, se utilizó un radio de 6 km alrededor de cada sitio de presencia utilizando la función *neighborhood analysis* de ArcGIS 10.1.

Para el análisis de los datos y la construcción del mapa de hábitat idóneo, se utilizó la técnica propuesta por Calenge y Basille (2008), conocida como análisis factorial general del sistema nicho-ambiente (GNESFA, por sus siglas en inglés). GNESFA es un análisis basado en el concepto de nicho hiperespacial propuesto por Hutchinson (1957) y que permite encontrar aquellas dimensiones que presentan mayores diferencias entre el nicho utilizado por la especie y lo disponible en el ambiente. El método tiene en cuenta dos conceptos relacionados con el nicho ecológico: la marginalidad y la especialización (Hirzel *et al.* 2002). La marginalidad es la posición de las especies en los gradientes ambientales disponibles. Por lo tanto una especie marginal se encontrará en condiciones ambientales más atípicas (valores extremos del gradiente de cierta variable), mientras que las especies no marginales usarán condiciones ambientales medias. La especialización es la estrechez del nicho, es decir, el grado de tolerancia de la especie al gradiente ambiental. Cuanto más grande sea el nicho, mayor tolerancia presentará la especie, mientras que cuánto más estrecho sea, más especializada estará la

especie en el uso de ciertos recursos. Tanto la marginalidad como la especialización son parámetros que pueden resultar sumamente útiles ya que permiten la identificación de hábitats claves o factores limitantes en la distribución de cierta especie en un área particular.

El modelo supone que el área de estudio está formada por un conjunto de N unidades ambientales discretas (para este caso particular, es el conjunto de píxeles que conforman la totalidad del área de estudio) en las cuales se midieron P variables ambientales (Figura 3.2). Con estos valores se conforma una matriz \mathbf{X} cuyas dimensiones son $N \times P$. Dado que las variables ambientales pueden no estar medidas en la misma escala, las columnas de la matriz \mathbf{X} deben ser estandarizadas previamente al análisis. Un vector describe la disponibilidad de cada unidad para la especie en estudio (en el caso de mapas *raster* los pesos son iguales para todas las unidades). Este conjunto de pesos, definidos como “distribución de disponibilidad”, se aloja en la diagonal de la matriz \mathbf{D}_A cuya dimensión es $N \times N$ (el resto de los valores de \mathbf{D}_A se fijan en 0).

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

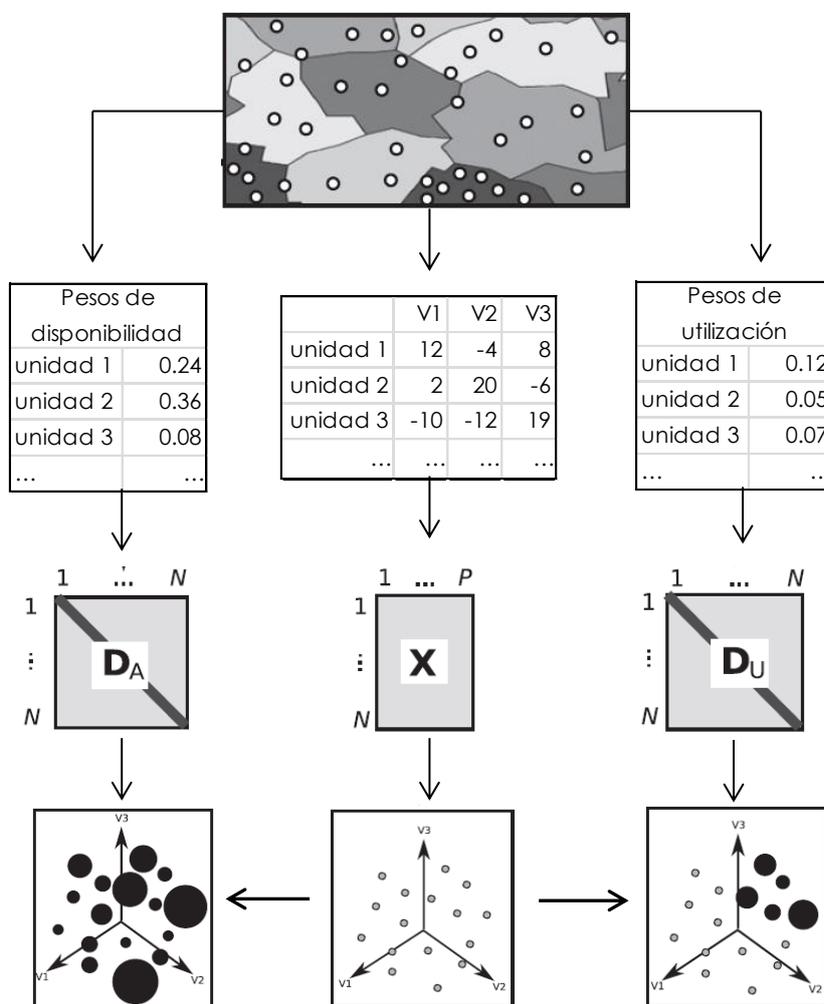


Figura 3.2. Resumen del tipo de datos necesarios para GNESFA. El área de estudio se divide en N unidades discretas. Para cada una, P variables ambientales fueron medidas (V_1 , V_2 y V_3) y alojadas en la matriz X . Para cada unidad, se definen los pesos de disponibilidad (alojados en la diagonal de D_A) y los de utilización (alojados en la diagonal de D_U). Modificado de Calenge y Basille (2008).

Adicionalmente, otro vector describe la intensidad de uso por parte de la especie para cada una de las unidades. Este conjunto de pesos, definidos como "distribución de uso", se aloja en la diagonal de la matriz \mathbf{D}_u cuya dimensión es $N \times N$ (el resto de los valores de \mathbf{D}_u se fijan en 0).

GNESFA implica la elección de una de las dos distribuciones como referencia y la otra como foco. Básicamente, la nube de puntos definida por las filas de \mathbf{X} se distorsiona de manera tal que, considerada desde el punto de vista de la distribución de referencia, tenga una forma esférica estándar (es decir, la varianza es igual a 1 en todas las dimensiones). Luego, la forma de la nube de puntos considerada desde el punto de vista de la distribución foco se compara con aquella forma estándar de manera tal que cualquier variación es indicativa de cierto patrón ecológico.

La elección de una u otra distribución como referencia depende del objetivo del análisis y determina las tres variantes de GNESFA (Figura 3.3). Cuando el interés está puesto en la identificación de variables que afecten la forma del nicho (nicho unimodal vs. multimodal) y su nivel de centralidad (especies marginales o no marginales), la distribución de disponibilidad debería elegirse como la referencia y la de utilización como foco. Este es el caso del "análisis factorial de nicho teniendo en cuenta el ambiente como referencia" (FANTER, por su nombre en inglés). En algunos casos, el interés está puesto en estudiar los patrones del ambiente en relación al nicho de la especie; por ejemplo, cuando se quiere determinar áreas de condiciones adecuadas dentro de un área disponible para la especie. En estos casos, la distribución de utilización debe ser tomada como referencia y la de disponibilidad como foco. De esta manera será la distribución de utilización la que

tome una forma esférica estándar y GNESFA buscará la dirección en la que difiera más con la distribución de disponibilidad. Este es el caso especial del "análisis factorial de las distancias de Mahalanobis" (MADIFA, por su nombre en inglés). Una tercera variante de GNESFA es aquella en la que ambas distribuciones actúan como referencia y foco; y presenta la ventaja de no depender de la elección de cierta distribución como referencia. Este es el caso del "análisis factorial de nicho ecológico" (ENFA, por su nombre en inglés).

GNESFA sigue tres pasos. En primer lugar, se centra la matriz \mathbf{X} ; es decir, se especifica el origen en la nube de puntos. Para esto se toma como origen el centroide de la distribución elegida como referencia. Luego se realiza un análisis de componentes principales (ACP) sobre la tabla \mathbf{X} centrada en el paso previo, utilizando como pesos aquellos alojados en la matriz correspondiente a la distribución de referencia. Este paso implica, básicamente, una rotación de la nube de puntos de manera tal que la nube de puntos determinada por \mathbf{X} se vuelve esférica desde el punto de vista de la distribución de referencia. El último paso de GNESFA es el análisis de la distribución elegida como foco en el espacio ecológico distorsionado obtenido en el paso anterior. Para esto se realiza un ACP no centrado utilizando como pesos aquellos alojados en la matriz correspondiente a la distribución elegida como foco. Este paso implica una nueva distorsión que busca la dimensión de la nube de puntos que capture la mayor varianza, con respecto a la distribución foco.

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

Finalmente, se puede representar gráficamente el nicho en el espacio ecológico graficando las coordenadas para cada unidad ambiental en un número restringido de componentes. El significado biológico de cada componente

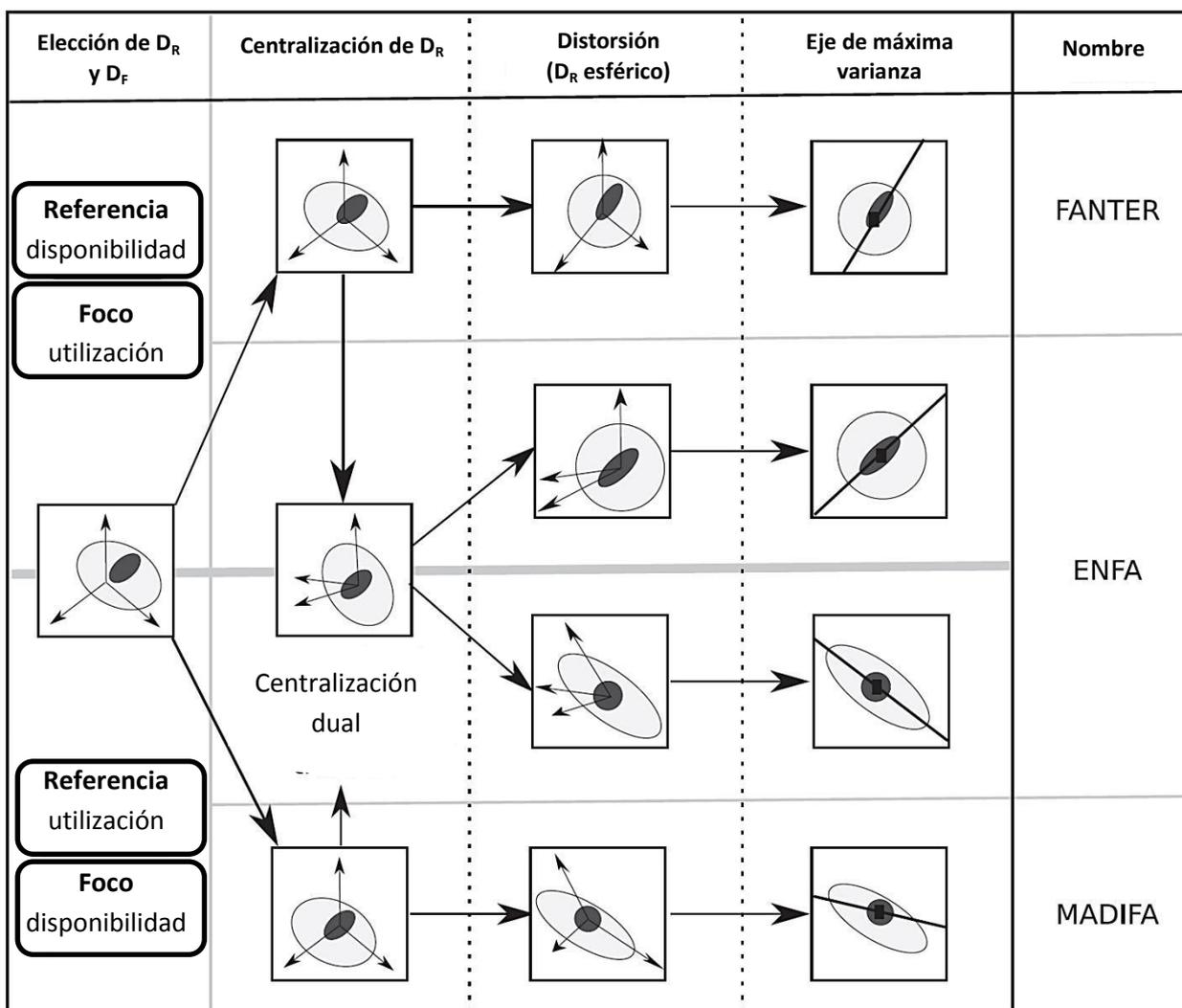


Figura 3.3. Esquema de las tres posibles variantes de GNESFA y de los 3 pasos que siguen estos modelos. La elipse clara representa la distribución de disponibilidad mientras que la oscura la de utilización. FANTER utiliza la distribución de disponibilidad como referencia y la de utilización como foco. MADIFA usa la distribución de utilización como referencia y la de disponibilidad como foco. ENFA usa ambas como referencia y foco. D_F , distribución foco; D_R , distribución de referencia. Esquema modificado de Calenge y Basille (2008).

principal puede analizarse teniendo en cuenta la dirección y magnitud de los vectores que representan la correlación entre los componentes y las variables ambientales utilizadas en el análisis.

Tabla 3.1. Descripción de las variables utilizadas para el análisis GNESFA

Nombre	Descripción
DL (km)	Distancia en línea recta a la localidad más cercana
DM (km)	Distancia en línea recta al pixel más cercano correspondiente a la categoría "monte"
DC (km)	Distancia en línea recta al pixel más cercano correspondiente a la categoría "cultivo"
DR (km)	Distancia en línea recta a la ruta N° 3
DA (km)	Distancia en línea recta al cuerpo de agua naturales más cercano
PPA	Proporción de píxeles correspondientes a la categoría "pastizales con arbustos" en un radio de 6 km
PP	Proporción de píxeles correspondientes a la categoría "pastizales" en un radio de 6 km
PM	Proporción de píxeles correspondientes a la categoría "monte" en un radio de 6 km

Siguiendo las recomendaciones de Calenge y Basille (2008) se calcularon coeficientes de correlación (R) entre los ejes de los distintos análisis con el fin de evaluar la coherencia integral del análisis e identificar posibles inconsistencias.

Para todos los análisis, se evaluó la significación de cada componente extraído utilizando permutaciones Monte Carlo (500 permutaciones aleatorias) y se tomó como significativos aquellos valores de p menores a 0,05.

El mapa de hábitat idóneo se construyó utilizando MADIFA que fue recomendada por Calenge *et al.* (2008) como la más adecuada para este objetivo dentro de las variantes de GNESFA. Para la representación gráfica de las distancias

de Mahalanobis se utilizaron cuantiles de 20% para dividir el rango de distribución de estas distancias en cinco clases representantes del grado de calidad de hábitat para la especie (“altamente idóneo”, “moderadamente idóneo”, “intermedio”, “escasamente idóneo”, “no idóneo”).

Todos los análisis fueron realizados en R versión 3.0.1 (R Development Core Team 2013) utilizando el paquete “adehabitatHS” y “adehabitatHA” (Calenge 2006).

RESULTADOS

Se recolectó un total de 110 puntos de presencia de puma. La mayoría de ellos ($n = 66$) fueron obtenidos mediante entrevistas, representando el 41,3% del total de entrevistas llevadas a cabo, 21 correspondieron a estaciones de trampeo fotográfico donde se evidenció la presencia de la especie (8,4% del total de estaciones), 16 correspondieron a localizaciones de pumas muertos y, finalmente, siete fueron sitios donde se hallaron huellas.

El diagrama de valores propios de FANTER muestra un patrón claro y significativo para el primer eje (valor propio = 2,79, $p < 0,03$), pero no para el último. El primer componente estuvo mayormente correlacionado con PPA ($r=0.86$) y con DC ($r=0.69$). El gráfico factorial de nicho (Figura 3.4) muestra una posición marginal en relación al primer eje: los pumas fueron localizados en sitios con mayores proporciones de pastizales con arbustos. De hecho, el 20% de las localizaciones fueron asignadas a sitios con más del 40% de pastizales con arbustos, categoría que representa el 7,9% del área de estudio. Además los registros de puma fueron también más frecuentes en aquellos sitios más alejados de los cultivos (sólo el 32,7%

de las localizaciones estuvieron a menos de 60m de los cultivos, mientras que esta clase corresponde al 45% de todo el área de estudio).

1A

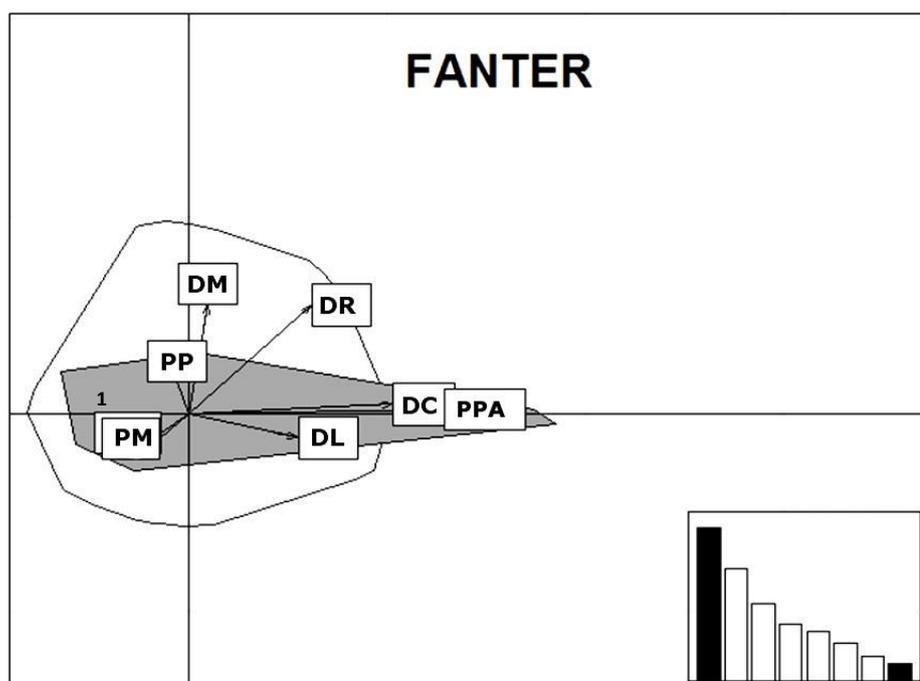


Figura 3.4. Gráfico factorial de FANTER (análisis factorial de nicho teniendo en cuenta el ambiente como distribución de referencia) para *P. concolor* en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires. El eje horizontal representa el primer componente extraído, el eje vertical el último componente. Los valores propios de dichos ejes se representan en negro en el gráfico de barras ubicado a la derecha. DM, distancia al monte; DR, distancia a la ruta; DC, distancia a cultivos; PPA, proporción de pastizales con arbustos; DL, distancia a localidades; PM, proporción de monte; PP, proporción de pastizales; 1 (DA), distancia al agua. En gris oscuro se muestra el polígono representando la nube de puntos de la distribución de utilización, mientras que en blanco el correspondiente a la distribución de referencia.

El test de randomización para el valor propio del primer eje de ENFA mostró significación en al menos un eje de especialización ($S_1 = 2,90$, $p < 0,02$). La

marginalidad también fue significativa ($m = 0,81$, $p < 0,01$). La correlación entre el componente de marginalidad de ENFA y el primer componente de FANTER fue del 63%. Dado que el primer componente explicó solo el 31,3% de la especialización, se decidió incorporar el segundo eje, llegando así a un porcentaje de explicación del 54,2%. El gráfico factorial para ENFA muestra que PPA es la variable que más contribuye a la marginalidad de la especie y, en menor medida, DL, DR y DC (Figura 3.5), por lo que la especie tiende a utilizar en mayor medida los ambientes con mayor proporción de este hábitat, pero también aquellos más alejados de la ruta, de las localidades y de las tierras dedicadas a los cultivos. DR fue la variable que aportó mayormente en el primer eje de especialización y DM fue aquella más correlacionada con el segundo eje de especialización (Figura 3.5). Consecuentemente, *P. concolor* parece ser poco tolerante a grandes variaciones en la distancia a la ruta y la distancia a los montes (esto es, su nicho está restringido a ciertos valores de esas dos variables), eligiendo sitios alejados de la ruta y cercanos a los montes.

El test para el primer y segundo eje de MADIFA fue significativo (valor propio₁ = 3,49, $p_1 < 0,03$; valor propio₂ = 2,31, $p_2 < 0,02$). El diagrama de valores propios muestra un quiebre luego del segundo eje (Figura 3.6), por lo que se utilizaron los dos primeros ejes para la interpretación de los resultados. El primer componente de MADIFA estuvo correlacionado con el primer componente de especialización de ENFA ($r=0.89$) y con el último componente de FANTER ($r=0.98$). El segundo componente de MADIFA estuvo fuertemente correlacionado con el segundo componente de especialización de ENFA ($r=0.87$) y, en menor medida, con el primer componente de especialización y el componente de marginalidad de ENFA

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

($r_1=0.41$, $r_2=0.43$) (Tabla 3.2). La distancia al monte fue la variable más influyente tanto para el primer como para el segundo componente de MADIFA. En menor medida, la distancia a cultivos y la proporción de monte contribuyeron al primer componente; mientras que la proporción de pastizales lo hizo sobre el segundo (Figura 3.6). Esto implica que estas variables son las que más afectan la especialización de *P. concolor*, y sobre las cuales la especie mostraría menos tolerancia a cambios.

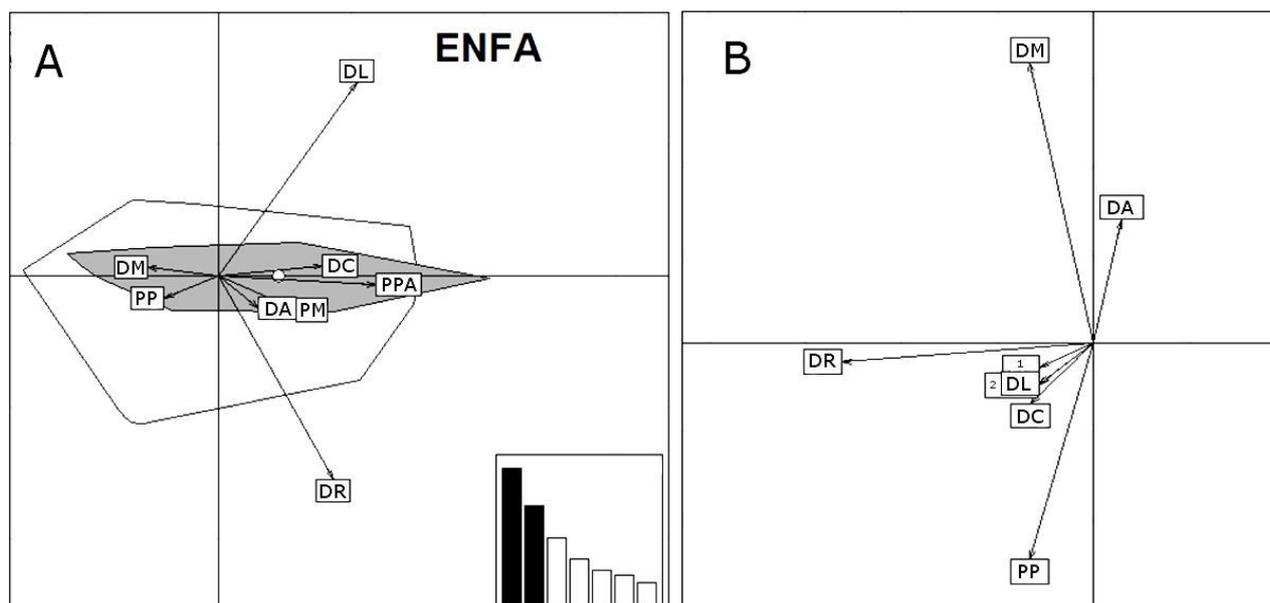


Figura 3.5. (A) Gráfico factorial de ENFA (análisis factorial de nicho ecológico) para *P. concolor* en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires. El eje horizontal representa el componente de marginalidad. El eje vertical es el primer eje de especialización. Los valores propios de dichos ejes se representan en negro en el gráfico de barras. (B) Correlación entre las variables ambientales y el primer (abscisa) y el segundo (ordenada) componente de especialización. DM, distancia al monte; DR, distancia a la ruta; DC, distancia a cultivos; PPA, proporción de pastizales con arbustos; DL, distancia a localidades; PM, proporción de monte; PP, proporción de pastizales; DA, distancia a cuerpos de agua; 1, PM; 2, PPA.

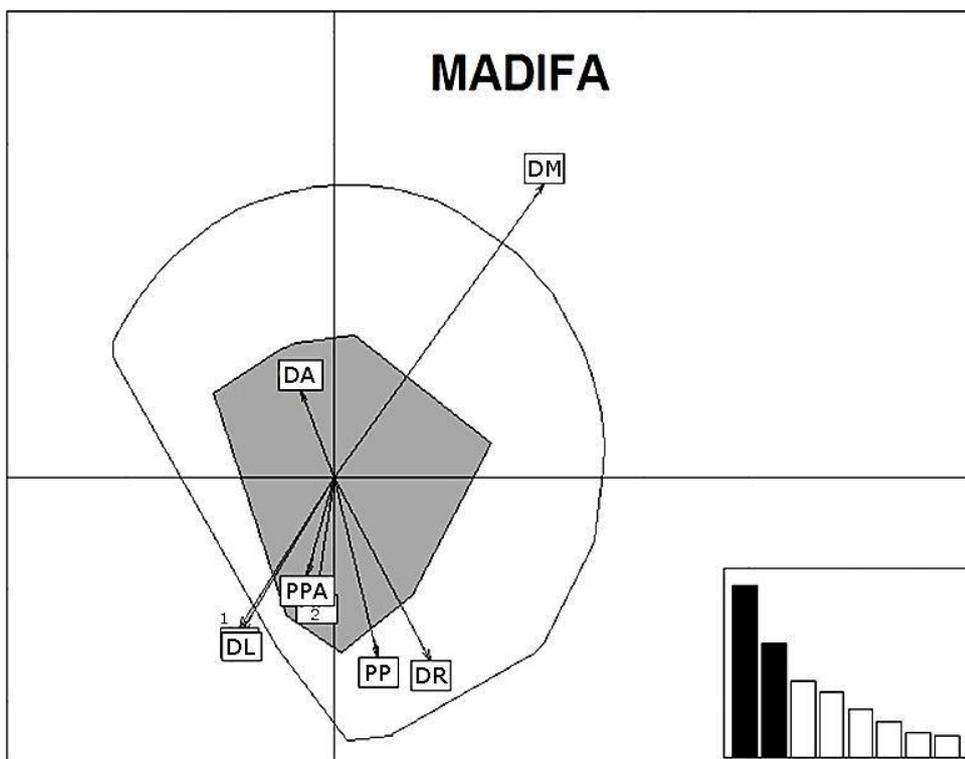
Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

Figura 3.6. Gráfico factorial de MADIFA (análisis factorial de las distancias de Mahalanobis) para *P. concolor* en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires. El eje horizontal representa el primer componente extraído y el vertical el segundo componente. Los valores propios de dichos ejes se representan en negro en el gráfico de barras. DM, distancia al monte; DR, distancia a la ruta; PPA, proporción de pastizales con arbustos; DL, distancia a localidades; PP, proporción de pastizales; DA, distancia a cuerpos de agua; 1, PM, proporción de monte; 2, DC, distancia a cultivos.

El mapa de hábitat idóneo fue construido utilizando los dos primeros ejes de MADIFA. Sólo el 16,3% del área de estudio fue clasificado como "altamente idóneo", mientras que las categorías "no idóneo" y "escasamente idóneo" sumaron en conjunto el 37,5% del área total (Figura 3.7).

Tabla 3.2. Resultados del análisis GNESFA para *P. concolor* en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires. F1, primer componente extraído por FANTER; F8, último componente extraído por FANTER; m, componente de marginalidad extraído por ENFA; S1 y S2, primer y segundo componente de especialización extraído por ENFA; M1 y M2 primer y segundo componente extraído por MADIFA. Los valores de *P* fueron obtenidos mediante 500 permutaciones aleatorias. Nivel de significación: 95%.

Análisis	Ejes		
FANTER	F ₁ = 2,79; p = 0,03	F ₈ = 0,31; P = 0,95	-
ENFA	m = 0,81; p = 0,01	S ₁ = 2,90; P = 0,03	S ₂ = 2,12; P = 0,02
MADIFA	M ₁ = 3,49; p = 0,02	M ₂ = 2,31; P = 0,03	-

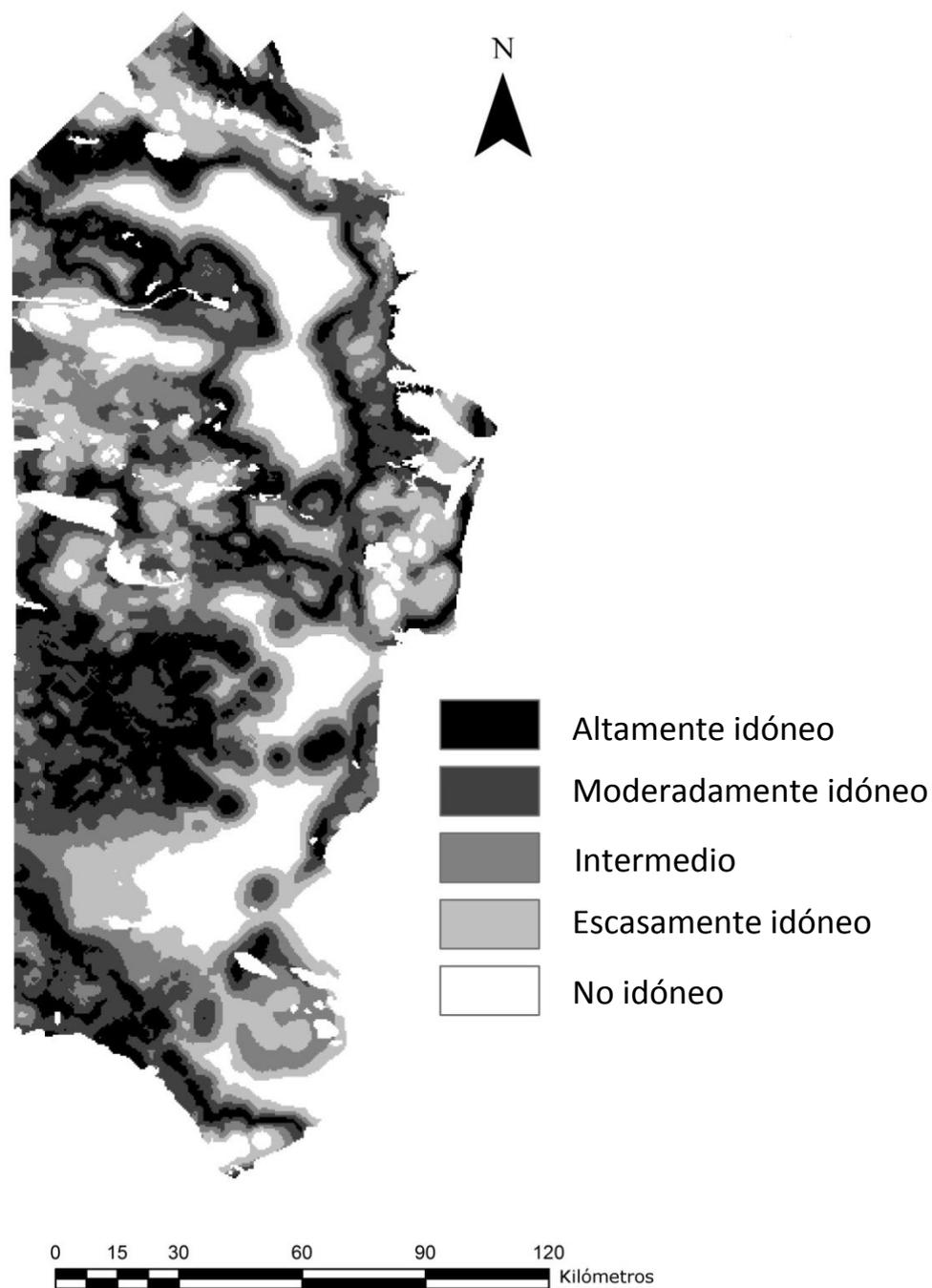
Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

Figura 3.7. Mapa de hábitat idóneo para *P. concolor* en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires obtenido mediante MADIFA (análisis factorial de las distancias de Mahalanobis). El rango de valores fue agrupado en 5 categorías de creciente aptitud utilizando cuantiles de 20%.

DISCUSIÓN

Puma concolor en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires mostró cierto nivel de marginalidad, lo cual significa que utiliza ciertos ambientes en mayor proporción que lo que están representados en el área de estudio. Las variables que más influyeron sobre este componente del nicho fueron la proporción de pastizales con arbustos, la distancia a los cultivos, la distancia a las localidades y la distancia a la ruta. En concordancia con lo esperado, las áreas más adecuadas para la especie fueron aquellas alejadas de los cultivos, de las zonas urbanas y de la ruta; posiblemente por la elevada presión de caza que sufre la especie (hipótesis 1). Adicionalmente, y coincidiendo con lo propuesto en la hipótesis 2, las variables que más influyeron sobre la especialización de *P. concolor* fueron la distancia a los parches de monte y a la ruta, indicando que la especie tendría relativamente baja tolerancia a cambios en estas variables.

Sorprendentemente, la proporción de monte resultó de menor importancia para el puma en esta región con respecto a la de otro ambiente mayormente modificado, el pastizal con arbustos. Las zonas categorizadas como pastizales con arbustos en el área de estudio corresponden a tierras de monte que han sido parcialmente deforestadas, normalmente para la utilización en actividades de cría de ganado. Por lo tanto la importancia de este tipo de ambiente para la especie coincide con lo reportado por otros autores acerca de su capacidad de utilizar ambientes antropizados (Burdett *et al.* 2010) y resistir cierto grado de deforestación y fragmentación (De Angelo *et al.* 2011). Dado que en el área de estudio los pastizales con arbustos se encuentran próximos a zonas de monte y ofrecen cierta cobertura vegetal, la preferencia por este tipo de ambiente podría significar un

compromiso ecológico (*trade off*) entre la necesidad de cierto grado de protección (como fue propuesto para los pumas californianos por Dickson *et al.* 2005) y la búsqueda de zonas con alta disponibilidad de presas. Coincidentemente, estas áreas de pastizales con arbustos son altamente propicias para la cría de ganado (no solo bovino sino también ovino) que son presas de fácil acceso (Polisar *et al.* 2003), abundantes y energéticamente favorables para el puma en comparación con las presas silvestres, sobre todo en esta región en la cual la disponibilidad de presas silvestres ha sido reducida por la acción del hombre (obs. pers.).

La utilización de ambientes relativamente abiertos ha sido observado raramente para *P. concolor*; sin embargo, la información sobre el uso del espacio por parte de esta especie en Latinoamérica es escasa. Un trabajo realizado en la región de Los Llanos, Venezuela, mostró que los pumas parecen seleccionar zonas de pastizales secos pero ubicadas a una distancia no mayor de 500 m de las áreas forestales (Scognamillo *et al.* 2003). En la Patagonia chilena, el uso de pastizales por parte de esta especie parecería estar limitado a las actividades de alimentación (Elbroch y Wittmer 2012). Estos resultados concuerdan con lo encontrado para el Sudoeste bonaerense y podrían dar apoyo a la hipótesis del compromiso (*trade off*) entre la búsqueda de ambientes que brinden protección y aquellos con buena disponibilidad de presas.

Contrariamente a lo que se espera para una especie como *P. concolor* en un área con características áridas, la presencia de cuerpos de agua no fue una variable determinante de su presencia. Sin embargo, a partir de la observación de las fotografías obtenidas, se evidencia una utilización de los sitios usados como

bebederos por los animales de cría (aguadas, bebederos artificiales, etc.), no solo para el puma, sino también para gran parte de la comunidad de mamíferos presentes. Por lo tanto, estos sitios podrían funcionar como una fuente primordial de agua para la fauna silvestre de la región.

Los resultados de este capítulo confirman la utilidad de la técnica propuesta por Calenge y Basille (2008) para el estudio exploratorio de las características del nicho ecológico de una especie críptica, de hábitos esquivos y con bajos números poblacionales como es *P. concolor*. Además de las ventajas mencionadas en la Introducción, particularmente para los datos presentados en este capítulo, esta conclusión es apoyada por la coherencia interna observada entre los distintos componentes de GNESFA. Esto se evidencia en el alto grado de correlación entre el primer eje de FANTER y el componente de marginalidad de ENFA, como así también entre el primer componente de MADIFA, el primer componente de especialización de ENFA y el último componente de FANTER. Finalmente, también el último componente de MADIFA estuvo correlacionado con el segundo componente de especialización y con el de marginalidad de ENFA, sugiriendo que MADIFA logró capturar gran parte de la especialización de *P. concolor*, pero también parte de su marginalidad.

La mayoría de la información disponible para *P. concolor* proviene de América Central y del Norte, mientras que es muy poco lo que se sabe sobre su historia natural y conservación en la parte más austral de su rango de distribución. En Argentina la industria agropecuaria es una de las más desarrolladas y el uso del suelo de gran parte del territorio nacional está dedicado a las actividades relacionadas con ella, por lo que comprender los requerimientos de esta especie

en ambientes antropizados resulta fundamental para su conservación. El análisis de idoneidad de hábitat realizado muestra que las áreas menos propicias para la especie son aquellas con mayor grado de presencia humana (como por ejemplo las zonas cercanas a la ruta). Por otra parte, es importante subrayar que las áreas que parecen ser más adecuadas para el puma son escasas en el área de estudio (cubriendo sólo el 16,3% del territorio, correspondiendo a casi 3860 km²). Estas áreas muestran además un alto grado de fragmentación. Diferentes autores han mencionado la existencia de dinámicas metapoblacionales para *P. concolor* causadas por diferencias en la calidad de hábitat relacionadas con la fragmentación de los ambientes naturales (McRae *et al.* 2005, Andreasen *et al.* 2012).

Dada la aparente importancia de los pastizales con arbustos para la especie en esta área de estudio, los estudios futuros deberían apuntar a obtener datos de mortalidad en diferentes ambientes de manera tal de evaluar si existe cierta dinámica de fuentes-sumideros cuyo entendimiento podría ser fundamental para su conservación. Los resultados aquí presentes sugieren que *P. concolor* podría sobrevivir en áreas donde la vegetación original ha sido parcialmente modificada para crear pastizales artificiales propicios para los animales de cría.

Finalmente, se puede concluir que la conservación de esta especie en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires debe tener en cuenta las diferentes prácticas de manejo de los montes de manera de conservar la representatividad de ciertos ambientes claves y asegurar la permeabilidad del paisaje para la especie, para asegurar su flujo génico y su supervivencia.

REFERENCIAS

- ANDREASEN, A. M., K. M. STEWART, W. S. LONGLAND, J. P. BECKMANN, Y M. L. FORISTER. 2012. Identification of source-sink dynamics in mountain lions of the Great Basin. *Molecular Ecology* **21**:5689-5701.
- ARAUJO, M. B. Y A. GUIBAN. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* **33**:1677-1688.
- BURDETT, C. L., K. R. CROOKS, D. M. THEOBALD, K. R. WILSON, E. E. BOYDSTON, L. M. LYREN, R. N. FISHER, T. W. VICKERS, S. A. MORRISON, Y W. M. BOYCE. 2010. Interfacing models of wildlife habitat and human development to predict the future distribution of puma habitat. *Ecosphere* 1:art.4.
- BUSO, C. A. 1997. Towards an increased and sustainable production in semi-arid rangelands of central Argentina: two decades of research. *Journal of Arid Environments* **36**:197-210.
- CABRERA, A. Y J. YEPES. 1940. Mamíferos Sudamericanos vida, costumbres y descripción Historia Natural Ediar. Compañía Argentina de Editores.
- CALENGE, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**:516-519.
- CALENGE, C. Y M. BASILLE. 2008. A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology* **252**:674-685.
- CALENGE, C., G. DARMON, M. BASILLE, A. LOISON, Y J.-M. JULLIEN. 2008. The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology* **89**:555-566.

- CARROLL, C., D. S. JOHNSON, J. R. DUNK, Y W. J. ZIELINSKI. 2010. Hierarchical Bayesian spatial models for multispecies conservation planning and monitoring. *Conservation Biology* **24**:1538-1548.
- CASO, A., C. LOPEZ-GONZALEZ, E. PAYAN, E. EIZIRIK, T. DE OLIVEIRA, R. LEITE-PITMAN, M. KELLY, C. VALDERRAMA, Y M. LUCHERINI. 2008. *Puma concolor*, IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org. Descargado el 09 de febrero de 2015.
- DE ANGELO, C., A. PAVIOLO, Y M. DI BITETTI. 2011. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* **17**:422-436.
- DE LUCCA, E. 2010. Presencia del puma (*Puma concolor*) y conflicto con el hombre en las pampas argentinas. *Nótulas Faunísticas (segunda serie)* **48**:1-17.
- DICKSON, B. G., J. S. JENNESS, Y P. BEIER. 2005. Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in southern California. *Journal of Wildlife Management* **69**:264-276.
- ELBROCH, L. M. Y H. U. WITTMER. 2012. Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* **77**:377-384.
- FERNÁNDEZ, O. A. Y C. A. BUSO. 1999. Arid and semi-arid rangelands: two thirds of Argentina. Agricultural Research Institute, Iceland.
- GLAVE, A. 2006. Influencia climática en el sudoeste bonaerense y sudeste de La Pampa. *Acaecer* **31**:18-23.
- GRINNELL, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* **4**:427-433.
- GUISAN, A. Y N. E. ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.

- HALSTEAD, B. J., G. D. WYLIE, Y M. L. CASAZZA. 2010. Habitat suitability and conservation of the giant gartersnake (*Thamnophis gigas*) in the Sacramento Valley of California. *Copeia* **15**:591-599.
- HALL, L. S., P. R. KRAUSMAN, Y M. L. MORRISON. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* **25**:173-182.
- HIRZEL, A. H., J. HAUSSER, D. CHESSEL, Y N. PERRIN. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* **83**:2027-2036.
- HIRZEL, A. H., G. LE LAY, V. HELFER, C. RANDIN, Y A. GUISAN. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* **199**:142-152.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- KEARNEY, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* **115**:186-191.
- MCRAE, B., P. BEIER, L. DEWALD, L. HUYNH, Y P. KEIM. 2005. Habitat barriers limit gene flow and illuminate historical events in a wide-ranging carnivore, the American puma. *Molecular Ecology* **14**:1965-1977.
- MORRIS, D. W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* **136**:1-13.
- NOWELL, K. Y P. JACKSON. 1996. *Wild cats: Status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland.

- OJEDA, R. A., V. CHILLO, Y G. DÍAZ. 2012. Libro rojo de los mamíferos amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza.
- POLISAR, J., I. MAXIT, D. SCOGNAMILLO, L. FARRELL, M. E. SUNQUIST, Y J. F. EISENBERG. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation* **109**:297-310.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. www.R-project.org.
- REDFORD, K. H. Y J. F. EISENBERG. 1992. Mammals of the neotropics, the southern cone. The University of Chicago Press, Chicago.
- REMILLARD, S., E. M. LUENGOS VIDAL, M. LUCHERINI, C. MANFREDI, S. CALMÉ, Y E. CASANAVE. 2010. Conviviendo con los carnívoros: análisis de la situación en el Espinal. XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Bahía Blanca.
- SCOGNAMILLO, D., I. E. MAXIT, M. SUNQUIST, Y J. POLISAR. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology* **259**:269-279.
- WHITTAKER, R. H., S. A. LEVIN, Y R. B. ROOT. 1973. Niche, habitat, and ecotope. *American Naturalist* **12**:321-338.

CAPITULO IV: Solapamiento espacial y temporal de cuatro especies de carnívoros

INTRODUCCIÓN

La competencia interespecífica está identificada como uno de los mecanismos más importantes limitantes del número de especies que pueden ocupar una comunidad (Di Bitetti *et al.* 2010). Cómo las especies con características morfológicas y/o dietas similares pueden coexistir es uno de los temas de investigación más comunes en ecología de comunidades. Retomando el concepto de nicho hiperespacial de Hutchinson mencionados en el capítulo III, se pueden definir dos tipos de nicho: el nicho fundamental y el realizado. El primer término corresponde al lugar que ocupa una especie en ausencia de competencia. Sin embargo, el nicho fundamental rara vez se expresa en la naturaleza, ya que los ecosistemas están compuestos por conjuntos de especies que coexisten e interactúan entre ellas. Por lo tanto, la presencia de una especie en un ambiente dado es el resultado de un compromiso ecológico (*trade-off*) entre la calidad del hábitat y la competencia intra e interespecífica que limita los recursos e interfiere en el acceso a ellos (Araujo y Guisan 2006, Soberón 2007). El segundo término tiene en cuenta dichas interacciones y hace referencia a la distribución de la especie en su entorno, dada la presencia de competidores, y por tanto se asume como más estrecho que el nicho fundamental. En el marco de estos conceptos, MacArthur y Levins (1967) propusieron la teoría de Similitud Limitante en la que se postula que para que dos especies competidoras puedan coexistir deben segregar, al menos parcialmente, a lo largo de una o más dimensiones de sus nichos ecológicos. Posteriormente, Schoener (1974) encontró que la separación entre los nichos de dos especies competidoras se da generalmente en forma multidimensional y que el número más probable de

dimensiones en las que se evidencia segregación es dos. El mismo autor propone que las dimensiones de nicho más importantes a lo largo de las cuales las especies pueden segregarse son: la dimensión espacial (hábitat), la trófica y la temporal. En este capítulo, se tendrá en cuenta el componente espacial y el temporal en el análisis de superposición del nicho entre las especies en estudio.

Se han realizado muchos estudios de la segregación espacial en especies de carnívoros simpátricos para evaluar el nivel de competencia entre ellas. Los trabajos reportan casos de exclusión competitiva (Rosellini *et al.* 2008, Balestrieri *et al.* 2010), cambios en la selección de hábitat a escala de paisaje (Scognamillo *et al.* 2003, Fisher *et al.* 2013) y segregación espacial mediada por cambios en el comportamiento (Macdonald *et al.* 2004, Broekhuis *et al.* 2013). Las relaciones espaciales entre especies pueden no ser constantes y mostrar cambios en función de situaciones particulares. Como ejemplo puede mencionarse el caso del puma (*P. concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) que son dos especies que coexisten a lo largo de la mayor parte de su distribución en América, pero que en ambientes particulares pueden mostrar diferentes patrones de coocurrencia. Davis *et al.* (2011) encontraron una asociación positiva entre estas dos especies en Belice, mientras que Scognamillo *et al.* (2003) en Brasil hallaron un alto solapamiento en las áreas de acción, pero con evidencias de segregación espacial a escala fina.

Como fue mencionado anteriormente, otro componente importante de nicho y mediante el que especies simpátricas pueden reducir sus interacciones competitivas, es el temporal (Schoener 1974, Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Pese a ser descrito como el menos importante de las tres dimensiones de nicho mencionadas por Schoener (1974), los estudios posteriores han demostrado que el

nicho temporal puede ser muy importante en el caso de especies depredadoras que coexisten en un mismo ambiente (Di Bitetti *et al.* 2009, Lucherini *et al.* 2009). Además se ha visto que, en los casos en que las especies sean muy similares en su tamaño corporal y en el uso del hábitat y de recursos tróficos, la competencia por interferencia puede afectar fuertemente su patrón de actividad (Linnell y Strand 2000, Ritchie y Johnson 2009). Sin embargo, los patrones de actividad pueden estar también influenciados fuertemente por el ambiente y ser modelados por otros factores exógenos como es la presencia humana o la disponibilidad y accesibilidad a sitios con especies presas (Kitchen *et al.* 2000, Theuerkauf 2009, Arias-Del Razo *et al.* 2011). Nuevamente, al igual que con el componente espacial, el nivel de segregación temporal entre especies que conviven puede variar notablemente en función de la localidad, de la escala del análisis e incluso puede estar influenciado por el número de especies competidoras (Schoener 1974).

En este capítulo se analiza la coocurrencia y los patrones de actividad diarios de cuatro especies de carnívoros en un área del Espinal de la provincia de Buenos Aires, con el objetivo de evaluar el nivel de solapamiento interespecífico y comprender si existe una influencia de la presencia conjunta de otras especies del mismo gremio.

Hipótesis y predicciones

1. Dado que *P. gymnocercus* y *L. geoffroyi* son las especies de carnívoros con tamaños corporales más similares en el área de estudio (Canevari y Vaccaro 2007), tienen un potencial competitivo comparativamente alto entre ellas

(Odum *et al.* 1971). Por este motivo, se espera que muestren una separación espacio-temporal relativamente amplia en relación al resto de las especies.

2. *Puma concolor* tiene una composición dietaria que difiere sustancialmente del resto de las especies de la comunidad (principalmente porque suele alimentarse con frecuencia de presas de mayor tamaño) (Palacios *et al.* 2012) y además, por su tamaño corporal, es la especie con mayor probabilidad de depredar sobre el resto de los carnívoros (Donadio y Buskirk 2006). Por lo tanto se espera que *P. concolor* muestre un menor solapamiento promedio con el resto de las especies que éstas entre sí.
3. Debido a que la depredación intragremial en carnívoros puede tener efectos ecológicos significativos (Palomares y Caro 1999), se espera que aquellas especies con mayores probabilidades de mostrar este comportamiento, tiendan a solapar en menor medida. Esto sería el caso de los pares *P. concolor* – *P. gymnocercus* y *P. concolor* – *L. geoffroyi* para los que se han reportado casos de depredación (Lucherini y Luengos Vidal 2008, Pereira *et al.* 2010).

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de los datos

Se utilizaron los datos obtenidos mediante trampeo fotográfico (Ver capítulo II para el detalle de la recolección de este tipo de datos).

Análisis estadístico

Para el análisis de la coocurrencia de los carnívoros se construyó una historia de captura para cada especie. La duración total de monitoreo de cada estación de muestreo fue dividida en períodos de seis días por lo que la dimensión de la matriz resultante fue $N \times K$, donde N es el número de sitios muestreados (49) y K el número de ocasiones de muestreo (cada ocasión representada por un conjunto de períodos de seis días). Para cada ocasión se determinó si la especie de interés fue detectada o no (utilizando la nomenclatura 1 y 0, respectivamente). Aquellos casos en los que no se pudo determinar si la especie fue detectada o no (por ej., por rotura de la cámara) se incorporaron al análisis como valores faltantes. La coocurrencia espacial se evaluó entre pares de especies utilizando modelos de ocupación (MacKenzie 2006), específicamente la parametrización propuesta por Richmond *et al.* (2010) y que se encuentra disponible en el software Presence 8.2 (Hines 2006). El modelo asume que una de las dos especies actúa como dominante (especie A) y la otra como subordinada (especie B) y define 8 probabilidades condicionales que constituyen los parámetros básicos del modelo (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Descripción de los parámetros utilizados en los modelos de ocupación para dos especies, de las cuales A se asume como dominante y B como subordinada.

Ψ^A	Probabilidad de ocupación de la especie A
Ψ^{BA}	Probabilidad de ocupación de la especie B, condicional a que A esté presente
Ψ^{Ba}	Probabilidad de ocupación de la especie B, condicional a que A esté ausente
p^A	Probabilidad de detección de la especie A, condicional a que B esté ausente
p^B	Probabilidad de detección de la especie B, condicional a que A esté ausente
r^A	Probabilidad de detección de la especie A, condicional a que A y B estén presentes
r^{BA}	Probabilidad de detección de la especie B, condicional a que A y B estén presentes y que A haya sido detectada
r^{Ba}	Probabilidad de detección de la especie B, condicional a que A y B estén presentes y que A no haya sido detectada

Basándose en las historias de capturas de cada par de especies, se define un vector columna,

$$p_i^{\{X^A\},\{X^B\}}$$

que representa la probabilidad condicional de observar dichas historias de captura, teniendo en cuenta los parámetros detallados en la Tabla 4.1. Por ejemplo, para una historia de captura $X_i^A=110$ y $X_i^B=000$ hay dos estados de ocupación posibles. En primer lugar el sitio puede estar ocupado por ambas especies, pero el investigador falló en detectar la especie B; en ese caso la probabilidad de observar dichas historias de captura es:

$$Pr(X_i^A = 110 \text{ y } X_i^B = 000 \mid A \text{ y } B \text{ presentes}) = r_{i1}^A(1 - r_{i1}^{BA})r_{i2}^A(1 - r_{i2}^{BA})(1 - r_{i3}^A)(1 - r_{i3}^{Ba})$$

donde r^A es la probabilidad de detectar la especie A cuando las dos especies están presentes, r^{BA} es la probabilidad de detectar la especie B cuando ambas especies están presentes y A fue detectada, r^{Ba} es la probabilidad de detección de la especie B cuando ambas están presentes pero A no fue detectada, i

corresponde al sitio de captura y el número que la acompaña representa la ocasión de captura. Alternativamente, el sitio puede estar ocupado sólo por la especie A, en ese caso la probabilidad de observar dichas historias de captura es:

$$Pr(X_i^A = 110 \text{ y } X_i^B = 000 \mid B \text{ ausente}) = p_{i1}^A p_{i2}^A (1 - p_{i3}^A)$$

donde p^A es la probabilidad de detectar la especie A cuando solo A está presente.

El vector columna queda entonces de la siguiente forma:

$$p_i^{\{110\},\{000\}} = \begin{bmatrix} r_{i1}^A(1 - r_{i1}^{BA})r_{i2}^A(1 - r_{i2}^{BA})(1 - r_{i3}^A)(1 - r_{i3}^{Ba}) \\ p_{i1}^A p_{i2}^A (1 - p_{i3}^A) \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Posteriormente se puede calcular la probabilidad incondicional de observar dichas historias de captura como:

$$Pr(X_i^A, X_i^B) = \varphi_i p_1^{\{X^A\},\{X^B\}}$$

donde

$$\varphi_i = [\psi_i^A \psi_i^{BA} \quad \psi_i^A (1 - \psi_i^{BA}) \quad (1 - \psi_i^A) \psi_i^{Ba} \quad (1 - \psi_i^A) (1 - \psi_i^{Ba})]$$

es el vector de posibles estados de ocupación para dos especies: (1) ambas especies presentes, (2) solamente la especie A presente, (3) solamente la especie B presente, (4) ninguna especie presente. Finalmente se puede definir la función de verosimilitud y encontrar su máximo para obtener el valor más probable de los parámetros, dadas las historias de capturas observadas:

$$L = \prod_{i=1}^N Pr(X_i^A, X_i^B)$$

Se utilizó este modelo para hacer inferencias sobre la probabilidad de ocupación entre pares de especies. Debido al gran número de parámetros que tiene, se decidió asumir una probabilidad de detección constante para evitar

generar modelos que resulten excesivamente complejos para el conjunto de datos recolectados. El proceso de modelado se llevó a cabo en dos pasos. En primer lugar se utilizaron modelos de ocupación tradicionales ("single season, single species") para identificar aquellos factores que más influían sobre la probabilidad de ocupación de cada especie. Para esto se utilizó los scores de los cuatro componentes principales extraídos mediante análisis de componentes principales descripto en el capítulo II (Tabla 4.2) y se asumió una probabilidad de detección constante. Se utilizó un enfoque hipotético-teórico (Burnham y Anderson 2002) utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC, por su sigla en inglés) para seleccionar el modelo más apropiado. En todos los casos se generó un modelo nulo (probabilidad de ocupación constante) para ser contrastado con el modelo con menor AIC mediante una prueba de razón de verosimilitud (*likelihood ratio test*, LRT) y determinar si los dos modelos diferían estadísticamente. En el segundo paso, se utilizaron los modelos de coocurrencia descriptos anteriormente. Para cada par de especies se usó como covariable de la probabilidad de ocupación, la variable del modelo seleccionado en el primer paso. En aquellos casos en los que el modelo seleccionado no difirió del modelo nulo, no se utilizaron covariables. Para cada par de especies se investigó si la probabilidad de ocupación y/o detección de la especie dominante influía sobre la especie subordinada mediante la construcción de modelos nulos incondicionales (asumiendo $\Psi^{BA}=\Psi^{Ba}$ y/o $p^B=r^{BA}=r^{Ba}$) y modelos en los que las probabilidades de ocupación y/o detección eran condicionales entre especies ($\Psi^{BA}\neq\Psi^{Ba}$ y/o $p^B\neq r^{BA}=r^{Ba}$). Nuevamente, mediante un LRT se comprobó si los modelos seleccionados mediante AIC diferían estadísticamente de los modelos nulos. En todos los casos las especies de mayor tamaño (siguiendo los datos

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

aportados por Canevari y Vaccaro (2007) fueron seleccionadas como las dominantes. Los pares de especies analizados fueron (especie dominante – especie subordinada): *P. concolor* – *L. geoffroyi*, *P. concolor* – *P. gymnocercus*, *P. concolor* – *C. chinga*, *P. gymnocercus* – *L. geoffroyi*, *P. gymnocercus* – *C. chinga*, *L. geoffroyi* – *C. chinga*.

Tabla 4.2. Caracterización de los gradientes extraídos mediante análisis de componentes principales en el Capítulo II. GC: gradiente de “conservación”, GA: gradiente de “antropización”, GF: gradiente de “fragmentación”, gradiente de “monte” (ver capítulo II). El signo “+” indica que la variable está positivamente correlacionada con el componente y el “-” lo contrario.

	Gradientes			
	GC	GA	GF	GM
Densidad de campos (DC)	-			
Distancia a la ruta (DR)	+			
Distancia a localidades (DL)	+			
Proporción de cultivos (PC)		+		
Proporción de monte (PM)				+
Proporción de pastizales (PP)		-		
Proporción de pastizales con arbustos (PPA)	+			
Densidad de bordes de cultivos (DBC)		+		
Área promedio de parches de cultivo (TPC)		+		
Densidad de parches de la categoría natural (DPN)			+	
Longitud de bordes de la categoría natural (BTN)			+	
<i>Landscape shape index</i> (LSIN)			+	

Para el estudio del solapamiento temporal se utilizaron los datos horarios obtenidos en aquellas fotografías, de una misma especie y una misma estación, cuya separación temporal fue de al menos 30 min. Para la caracterización de los patrones de actividad de las especies el día fue dividido en 4 categorías (día, noche, amanecer, atardecer) Estas fueron calculadas utilizando el programa Sky Map 3.0.1 determinando los horarios de salida y puesta del sol promedio para cada mes de muestreo, siguiendo el procedimiento propuesto por Castillo *et al.* (2014a). Las categorías correspondientes al amanecer y al atardecer se determinaron restando y sumando una hora y media al horario de salida y puesta del sol, respectivamente. De acuerdo con la metodología propuesta por Ridout y Linkie (2009), se evaluó el nivel de superposición temporal interespecífica siguiendo dos pasos. En primer lugar, se estimó el patrón de actividad de cada especie mediante una función de densidad Kernel. Luego se calculó un coeficiente de superposición, 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. Para la estimación de la función de densidad de cada especie se utilizó el siguiente estimador:

$$\hat{f}(x, v) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n K_v[d(x, x_i)]$$

donde K_v es la función de densidad de probabilidad de la distribución von Mises con moda en 0 y parámetro de concentración v (Jammalamadaka y Sengupta 2001). Ridout y Linkie (2009) analizaron el comportamiento de cinco índices de solapamiento y recomendaron dos de ellos en función del tamaño de la menor de las dos muestras a comparar (en este caso, el número de eventos fotográficos).

Cuando la muestra más chica es menor a 50, se recomienda el uso de $\hat{\Delta}_1$; mientras que para muestras mayores a 75 se recomienda el uso de $\hat{\Delta}_4$:

$$\hat{\Delta}_1 = \frac{1}{T} \sum_{i=1}^T \min\{\hat{f}(t_i), \hat{g}(t_i)\}$$

$$\hat{\Delta}_4 = \frac{1}{2} \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \min\left(1, \frac{\hat{g}(x_i)}{\hat{f}(x_i)}\right) + \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \min\left(1, \frac{\hat{f}(y_i)}{\hat{g}(y_i)}\right) \right\}$$

donde \hat{g} y \hat{f} representan las funciones de densidad de cada especie; x_i y y_i es el par de datos horarios.

Para cada índice de solapamiento obtenido se calculó un intervalo de confianza del 95% mediante el método de *bootstrapping* (1000 permutaciones aleatorias) (Efron y Tinshirani 1986).

Los análisis de solapamiento temporal fueron llevados a cabo utilizando el paquete "overlap" para R versión 3.01 (R Development Core Team 2013).

RESULTADOS

Solapamiento espacial

La mayor coocurrencia se registró entre *P. gymnocercus* y *L. geoffroyi* (73,47% de los 49 sitios muestreados) mientras que las menor fue para *P. concolor* – *C. chinga* (20,41% de los sitios). Sólo un 16,33% de los sitios tuvieron presencia conjunta de las cuatro especies de carnívoros (Figura 4.1). *C. chinga* y *P. concolor* siempre coocurrieron con otras especies, mientras que *L. geoffroyi* y *P. gymnocercus* estuvieron presentes sin coocurrir con ninguna especie en 1 y 2 sitios, respectivamente (Figura 4.1). En general, *P. concolor* tuvo un porcentaje de

coocurrencia menor con los carnívoros restantes (27,98% de los sitios) que para el resto de los carnívoros entre sí (55,10%). El zorro pampeano y el gato montés coocurrieron más en ausencia del puma (44,89%) que cuando este estuvo presente (28,57%) y, en general, en presencia del puma los cuatro carnívoros coocurrieron menos (16,33%) que cuando estuvo ausente (36,73%; Figura 4.1).

Para *C. chinga* el modelo con menor AIC fue el que tuvo como covariable a GC (LRT= 4,74; $p < 0,05$; anexo) y para *P. concolor* aquel que incluyó como covariables GC y GF (LRT= 7,33; $p < 0,05$; anexo). El modelo con menor AIC para *L. geoffroyi* fue el nulo, mientras que para *P. gymnocercus* fue aquel con la covariable GM, aun cuando este no difirió significativamente del modelo nulo (LRT= 2,78; $p > 0,05$; anexo). Para las comparaciones entre *P. concolor* y el resto de las especies, en los tres casos el modelo con menor AIC fue el modelo nulo que asumía la falta de efecto tanto en la probabilidad de ocurrencia como en la de detección ($\Psi^{BA}=\Psi^{Ba}$, $p^B=r^{BA}=r^{Ba}$) (Tabla 4.3).

En el caso de los pares *P. gymnocercus* - *L. geoffroyi* y *L. geoffroyi* - *C. chinga* el modelo con menor AIC también fue el modelo nulo (Tabla 4.3). Sin embargo, para el par *P. gymnocercus* - *C. chinga* el modelo con menor AIC fue aquel en el cual la probabilidad de ocupación del zorrino es condicional a la presencia del zorro pampeano ($\Psi^{BA} < \Psi^{Ba}$; LRT= 4,25; $p < 0,05$; Tabla 4.3).

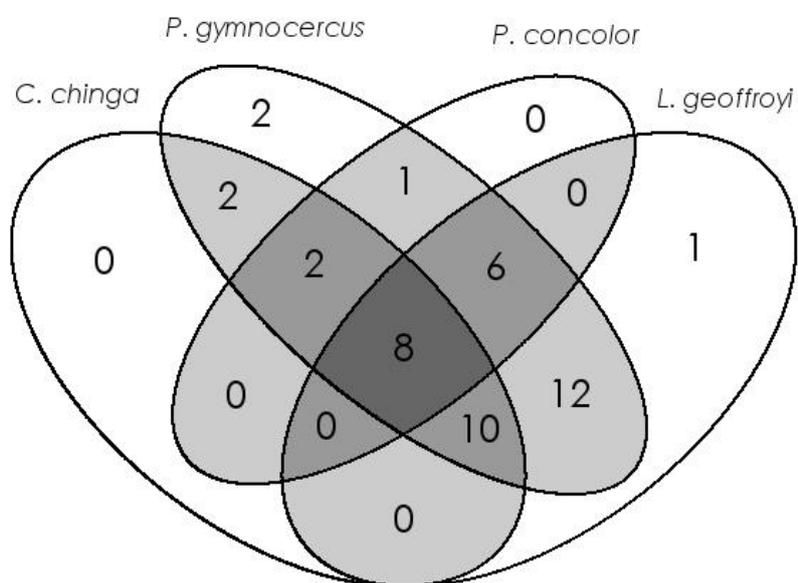
Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

Figura 4.1. Diagrama de Venn que muestra el número de sitios donde coocurren las cuatro especies de carnívoros estudiadas.

**Factores determinantes de la distribución de cuatro especies
de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires**

Tabla 4.3. Resultados de los modelos de ocupación para las interacciones entre pares de especies. AIC: criterio de información de Akaike, Δ AIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor, w: pesos de Akaike, K: número de parámetros, $2 \cdot \log L$: estimado de máxima verosimilitud.

	Modelo	AIC	ΔAIC	w	K	$-2 \cdot \log L$
<i>P. concolor</i> <i>C. chinga</i>	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	409,27	0,00	0,38	7	395,27
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	409,54	0,27	0,33	8	393,54
	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	411,15	1,88	0,15	8	395,15
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	411,36	2,09	0,13	9	393,36
<i>P. concolor</i> <i>L. geoffroyi</i>	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	494,02	0,00	0,45	7	480,02
	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	495,31	1,29	0,24	8	479,31
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	495,36	1,34	0,23	8	479,36
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	497,28	3,26	0,09	9	479,28
<i>P. concolor</i> <i>P. gymnocercus</i>	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	478,69	0,00	0,52	7	464,69
	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	480,59	1,90	0,20	8	464,59
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	480,64	1,95	0,20	8	464,64
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	482,60	3,91	0,07	9	464,60
<i>P. gymnocercus</i> <i>L. geoffroyi</i>	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	633,32	0,00	0,38	5	623,32
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	633,87	0,55	0,29	6	621,87
	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	634,78	1,46	0,18	6	622,78
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	635,29	1,97	0,14	7	621,29
<i>P. gymnocercus</i> <i>C. chinga</i>	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	543,62	0,00	0,48	7	529,62
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	544,59	0,97	0,29	8	528,59
	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	545,87	2,25	0,16	6	533,87
	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	547,43	3,81	0,07	7	533,43
<i>L. geoffroyi</i> <i>C. chinga</i>	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	553,65	0,00	0,43	6	541,65
	$\psi^{BA}=\psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	554,82	1,17	0,24	7	540,82
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B=r^{BA}=r^{Ba}$	555,36	1,71	0,18	7	541,36
	$\psi^{BA}, \psi^{Ba}, p^B, r^{BA}=r^{Ba}$	555,79	2,14	0,15	8	539,79

Solapamiento temporal

Se obtuvo un total de 68 fotos de *C. chinga*, 503 de *P. gymnocercus*, 167 de *L. geoffroyi* y 32 de *P. concolor*. Todas las especies mostraron actividad preferentemente nocturna, salvo *P. concolor* cuya tasa de captura por hora fue mayor durante el atardecer (Tabla 4.4). El zorro pampeano es la especie que mayor actividad diaria mostró de las cuatro estudiadas (13,52% de las fotos en dicha categoría) seguido de *P. concolor* (12,50%) (Tabla 4.4).

El solapamiento entre las especies de carnívoros fue, en general, alto (rango=0,596 – 0,895). El menor solapamiento se encontró entre *P. concolor* y *C. chinga* mientras que el mayor fue para el par *P. gymnocercus* – *L. geoffroyi* (Figura 4.2 y Figura 4.4). El gráfico de superposición de curvas de densidad muestra que el puma tiene un patrón de actividad más crepuscular en comparación con el zorrino, quien presenta picos de actividad nocturnos (Figura 4.2). Ese mismo desfase de la actividad hacía horas más nocturnas en relación a *P. concolor* se observa también, aunque en menor medida, para los pares *P. concolor* – *P. gymnocercus* (Figura 4.2) y *P. concolor* – *L. geoffroyi* (Figura 4.3). El solapamiento promedio de *P. concolor* con el resto de las especies ($\hat{\Delta}_1=0,685$) fue menor que el solapamiento promedio para el resto de las especies entre sí ($\hat{\Delta}_4=0,843$).

Tabla 4.4. Patrones de actividad por período del día de las 4 especies de carnívoros estudiadas.

	Tasa de captura por período del día (N° fotos*hora⁻¹)[% de fotos]			
	Amanecer	Atardecer	Día	Noche
<i>C. chinga</i>	2,00 [8,82]	2,00 [8,82]	0,42 [5,88]	6,12 [76,47]
<i>P. gymnocercus</i>	14,67 [8,75]	28,33 [16,90]	7,16 [13,52]	36,00 [60,83]
<i>L. geoffroyi</i>	6,33 [11,38]	11,33 [20,36]	1,26 [7,19]	12,00 [61,08]
<i>P. concolor</i>	2,00 [18,75]	3,00 [28,13]	0,42 [12,50]	1,53 [40,63]

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

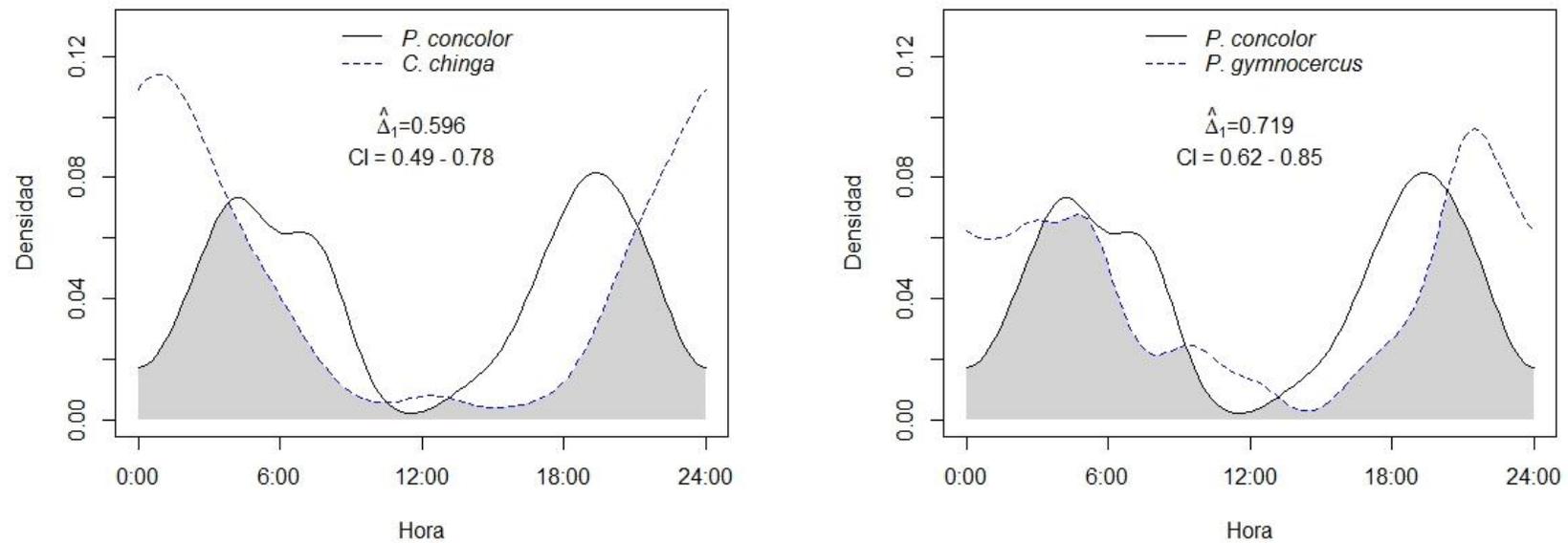


Figura 4.2. Solapamiento de las curvas de densidad descriptores del patrón de actividad para los pares *P. concolor* – *C. chinga* y *P. concolor* – *P. gymnocercus*, estimadas mediante Kernel no paramétrico.

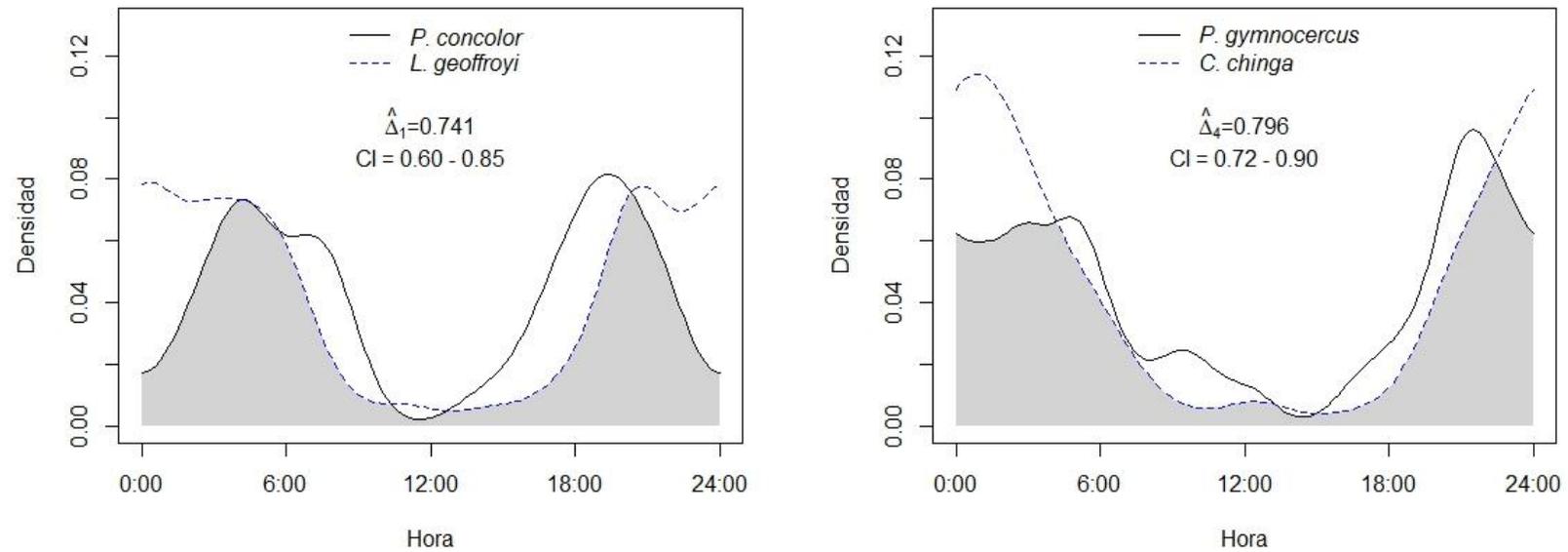
Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

Figura 4.3. Solapamiento de las curvas de densidad descriptoras del patrón de actividad para los pares *P. concolor* – *L. geoffroyi* y *P. gymnocercus* – *C. chinga*, estimadas mediante Kernel no paramétrico.

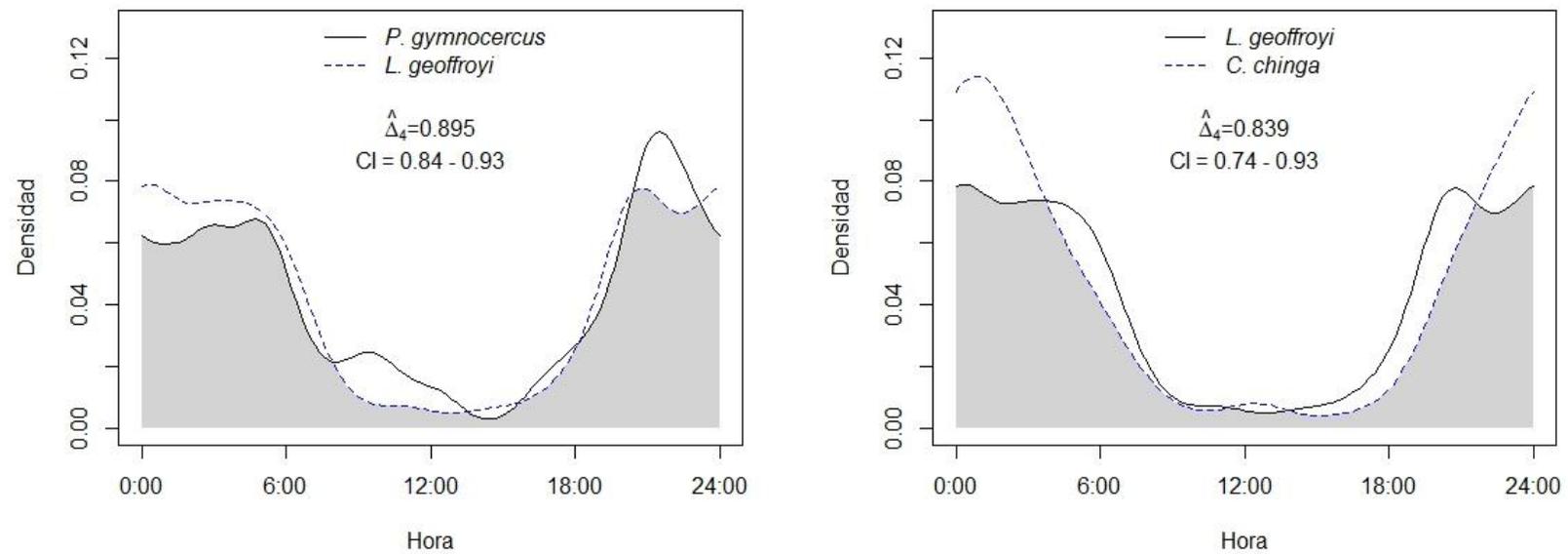
Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

Figura 4.4. Solapamiento de las curvas de densidad descriptoras del patrón de actividad para los pares *P. gymnocercus* – *L. geoffroyi* y *L. geoffroyi* – *C. chinga*, estimadas mediante Kernel no paramétrico

Factores determinantes de la distribución de cuatro especies de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires

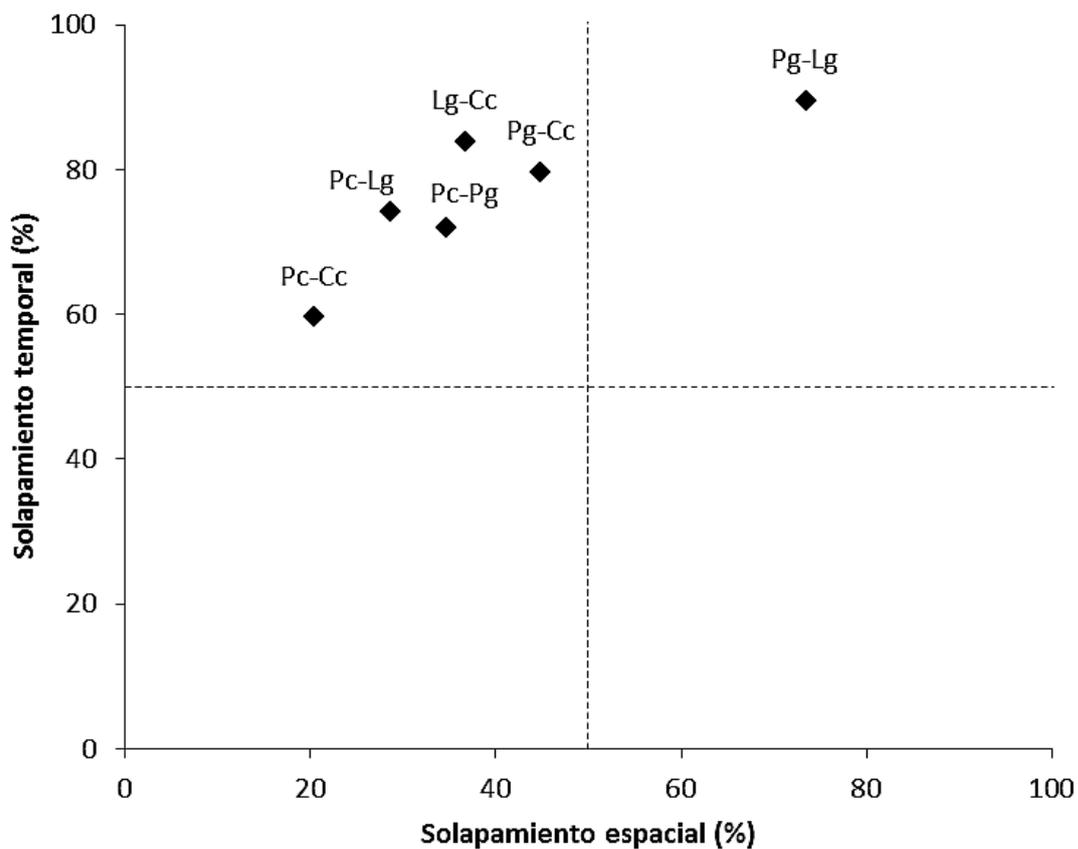


Figura 4.5. Gráfico mostrando la posición de cada par de especies en relación al porcentaje de solapamiento temporal y el espacial. Pc: *P. concolor*, Pg: *P. gymnocercus*, Lg: *L. geoffroyi*, Cc: *C. chinga*. Las líneas punteadas marcan el 50%.

DISCUSIÓN

Contrariamente a la hipótesis planteada, *P. gymnocercus* y *L. geoffroyi* fueron las especies que mostraron mayor solapamiento, tanto espacial como temporal (Figura 4.5). En concordancia con esto, los resultados de los modelos de ocupación para dos especies sugieren que la presencia de *P. gymnocercus* no tendría un efecto significativo sobre la probabilidad de ocupación o de detección de *L. geoffroyi*. Este alto nivel de solapamiento podría estar favorecido por las grandes diferencias en la utilización de los recursos tróficos que tienen estas dos especies. Mientras que *P. gymnocercus* se muestra como un carnívoro generalista en su dieta y con cierta flexibilidad para adaptarse a las variaciones estacionales en la abundancia de sus presas (Lucherini y Luengos Vidal 2008), *L. geoffroyi* es una especie mucho más especializada en la captura de pequeños vertebrados (Nowell y Jackson 1996). De hecho, los estudios de la dieta de estas dos especies en la provincia de Buenos Aires mostraron diferencias notables en sus hábitos alimenticios (Manfredi *et al.* 2004, Castillo *et al.* 2011a). Estudios sobre el solapamiento espacio-temporal entre *P. gymnocercus* y otra especie de zorro, *Cerdocyon thous*, demuestran que, si bien las dos especies utilizaban los mismos ambientes, diferían en sus patrones de actividad (Vieira y Port 2007, Di Bitetti *et al.* 2009). Los mismos autores sugieren que la plasticidad ecológica de *P. gymnocercus* le conferiría la capacidad para ajustar su patrón de actividad en presencia de potenciales competidores, permitiendo así la coexistencia de ambos carnívoros. En el caso particular del Espinal bonaerense, esta flexibilidad en conjunto con las presiones antrópicas que sufre la especie, podrían también explicar el alto solapamiento espacio-temporal con el gato montés.

En el extremo contrario y mostrando en menor nivel de solapamiento tanto espacial como en los patrones de actividad, se encuentra el par *P. concolor* – *C. chinga* (Figura 4.5). Estos resultados contradicen la hipótesis propuesta acerca del alto solapamiento en especies que difieran morfológicamente. Por un lado, la mayor diferencia en los patrones de actividad se da por el hecho de que *C. chinga* muestra un comportamiento casi exclusivamente nocturno, mientras que *P. concolor* parecería preferir los horarios más crepusculares. Esto concuerda con estudios realizados con *C. chinga* en los que se propone que la especie sería más activa durante la noche a causa de la mayor actividad nocturna que tendrían sus presas, principalmente insectos (Castillo *et al.* 2014a). De igual manera, otros autores han registrado una mayor actividad de *P. concolor* durante los horarios más crepusculares (Paviolo *et al.* 2009, Romero-Munoz *et al.* 2010, Foster *et al.* 2013). Espacialmente, la segregación de estas dos especies podría responder a las diferentes características morfológicas de cada una de las especies que le confieren distinta capacidad para utilizar los ambientes. Mientras que *P. concolor* no presentaría dificultades para el uso de un gran rango de ambientes, *C. chinga* parece evitar las áreas que le resultan difíciles de transitar por sus características anatómicas (Castillo *et al.* 2011b). Nuevamente, la presión de caza que sufre el puma por parte de los productores rurales podría dar lugar a una evitación de los ambientes antropizados y esto también derivar en un menor solapamiento con especies que no sufren esta presión, como es el caso del zorrino.

Si bien los resultados pueden estar sesgados por el posible efecto de una probabilidad de detección diferencial de cada especie, los modelos de ocupación para pares de especies no arrojaron diferencias significativas en relación a los

modelos nulos creados. Como excepción a esto, se vio que para el par *P. gymnocercus* – *C. chinga* el modelo que asumía una probabilidad de ocupación del zorrino condicional a la presencia del zorro pampeano tuvo mayor apoyo que el modelo nulo, sugiriendo un efecto negativo de esta especie sobre la probabilidad de ocupación del zorrino. Esta situación podría estar en relación a las similitudes entre la dieta de ambas especies y un consiguiente desplazamiento de una de ellas, ya que las dos muestran un uso de los recursos tróficos más generalista, incorporando ítems presas que son pocos comunes en el resto de las especies estudiadas (como son los insectos) (Castillo *et al.* 2011a, Castillo *et al.* 2014b). Finalmente y si bien no existen casos reportados para *P. gymnocercus*, se ha visto que otras especies de zorros del mismo género pueden depredar sobre los zorrinos (Zapata *et al.* 2007), situación que podría contribuir a explicar la diferencia condicional en la probabilidad de ocupación de *C. chinga*.

En concordancia con lo propuesto en las hipótesis, *P. concolor* mostró un solapamiento con las otras especies, tanto temporal como espacial, en promedio menor que el resto de los otros carnívoros entre sí. El puma es el depredador tope de la comunidad de carnívoros en el Espinal bonaerense, por lo que, a pesar de que su papel ecológico natural en el Sudoeste Bonaerense puede estar siendo afectado por la fuerte presión de caza que tiene que sufrir, es probable que ejerza competencia por interferencia directa entre *P. concolor* y el resto de las especies lo cual podría dar lugar a una evitación por parte de los carnívoros de menor tamaño. Si bien no se ha reportado ninguno para esta región, sí se conocen diferentes casos de depredación intragremial por parte del puma para otras áreas de estudio (Iriarte *et al.* 1991, Donadio y Buskirk 2006, Pereira *et al.* 2010).

La competencia intragremial parece ser una fuerza potencialmente conductora de las relaciones entre los carnívoros del Espinal como surge del análisis del solapamiento de sus nichos en los ejes espacial y temporal, hecho que se ha reportado para otras comunidades de carnívoros (Fedriani *et al.* 2000, Glen y Dickman 2005). Sin embargo, es probable que su efecto no sea tan marcado como si se tratara de especies más relacionadas filogenéticamente, como dos especies de cánidos o dos especies félidos medianos (Donadio y Buskirk 2006, Ramesh *et al.* 2012). Esto sugiere que otros factores, tales como la presión antrópica diferencial para las distintas especies, las características particulares de sus nichos tróficos y las diferencias ecológicas de su presas (variaciones en abundancia y disponibilidad) podrían estar jugando un rol fundamental en las interacciones interspecíficas de este gremio.

REFERENCIAS

- ARAUJO, M. B. Y A. GUIBAN. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* **33**:1677-1688.
- ARIAS-DEL RAZO, I., L. HERNÁNDEZ, J. LAUNDRÉ, Y O. MYERS. 2011. Do predator and prey foraging activity patterns match? A study of coyotes (*Canis latrans*), and lagomorphs (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audobonii*). *Journal of Arid Environments* **75**:112-118.
- BALESTRIERI, A., L. REMONTI, A. RUIZ-GONZÁLEZ, B. J. GÓMEZ-MOLINER, M. VERGARA, Y C. PRIGIONI. 2010. Range expansion of the pine marten (*Martes martes*) in an agricultural landscape matrix (NW Italy). *Mammalian Biology* **75**:412-419.
- BROEKHUIS, F., G. COZZI, M. VALEIX, J. W. MCNUTT, Y D. W. MACDONALD. 2013. Risk avoidance in sympatric large carnivores: reactive or predictive? *Journal of Animal Ecology* **82**:1098-1105.
- BURNHAM, K. P. Y D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- CANEVARI, M. Y O. VACCARO. 2007. Guía de mamíferos del sur de América del Sur. LOLA Buenos Aires.
- CASTILLO, D. F., D. E. BIROCHIO, M. LUCHERINI, Y E. B. CASANAVE. 2011a. Diet of adults and cubs of *Lycalopex gymnocercus* in Pampas grassland: a validation of the Optimal Foraging Theory? *Annales Zoologici Fennici* **80**:251-256.
- CASTILLO, D. F., M. LUCHERINI, Y E. B. CASANAVE. 2011b. 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., E. M. LUENGOS VIDAL, N. C. CARUSO, E. B. CASANAVE, Y M. LUCHERINI. 2014a. 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.
- CASTILLO, D. F., E. M. L. VIDAL, E. B. CASANAVE, Y M. LUCHERINI. 2014b. Feeding habits of Molina's hog-nosed skunk in the Pampas grassland of Argentina. *Mammalia* **78**:473-479.
- DAVIS, M., M. KELLY, Y D. STAUFFER. 2011. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation* **14**:56-65.
- DI BITETTI, M. S., C. D. DE ANGELO, Y. E. DI BLANCO, Y A. PAVIOLO. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* **36**:403-412.
- DI BITETTI, M. S., Y. E. DI BLANCO, J. A. PEREIRA, A. PAVIOLO, Y I. JIMÉNEZ 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.
- DONADIO, E. Y S. BUSKIRK. 2006. Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. *The American Naturalist* **167**:524-536.
- EFRON, B. Y R. TINSHIRANI. 1986. Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy. *Statistical Science* **1**:54-77.
- 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.

- FISHER, J. T., B. ANHOLT, S. BRADBURY, M. WHEATLEY, Y J. P. VOLPE. 2013. Spatial segregation of sympatric marten and fishers: the influence of landscapes and species-scapes. *Ecography* **36**:240-248.
- FOSTER, V. C., P. SARMENTO, R. SOLLMANN, N. TÔRRES, A. T. JÁCOMO, N. NEGRÕES, C. FONSECA, Y L. SILVEIRA. 2013. Jaguar and Puma Activity Patterns and Predator-Prey Interactions in Four Brazilian Biomes. *Biotropica* **45**:373-379.
- GLEN, A. S. Y C. R. DICKMAN. 2005. Complex interactions among mammalian carnivores in Australia, and their implications for wildlife management. *Biological Reviews* **80**:387-401.
- HINES, J. 2006. PRESENCE. Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS, Patuxent Wildlife Research Center, Maryland.
- IRIARTE, J. A., W. E. JOHNSON, Y W. L. FRANKLIN. 1991. Feeding ecology of the Patagonia puma in southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **64**:145-156.
- JAMMALAMADAKA, S. R. Y A. SENGUPTA. 2001. Topics in circular statistics. World Scientific, Singapore.
- KITCHEN, A. M., E. M. GESE, Y E. R. SCHAUSTER. 2000. Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal Of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **78**:853-857.
- KRONFELD-SCHOR, N. Y T. DAYAN. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **34**:153-181.
- 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. M. LUENGOS VIDAL. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species* **829**:1-9.

- LUCHERINI, M., J. I. REPUCCI, S. R. WALKER, L. M. 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.
- MACARTHUR, R. Y R. LEVINS. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* **101**:377-385.
- MACDONALD, D. W., C. BUESCHING, D., P. STOPKA, J. HENDERSON, S. A. ELLWOOD, Y S. E. BAKER. 2004. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology* **263**:385-392.
- MACKENZIE, D. I. 2006. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier, San Diego.
- 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**:1111-1115.
- NOWELL, K. Y P. JACKSON. 1996. Wild cats: Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland.
- ODUM, E. P., H. T. ODUM, Y J. ANDREWS. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders Philadelphia.
- PALACIOS, R., R. S. WALKER, Y A. J. NOVARO. 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.
- PALOMARES, F. Y T. M. CARO. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist* **153**:492-508.

- 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., N. G. FRACASSI, V. RAGO, H. FERREYRA, C. A. MARULL, D. MCALOOSE, Y M. M. UHART. 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.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. www.R-project.org.
- RAMESH, T., R. KALLE, K. SANKAR, Y Q. QURESHI. 2012. Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal of Zoology* **287**:269-275.
- RICHMOND, O. M., J. E. HINES, Y S. R. BEISSINGER. 2010. Two-species occupancy models: a new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications* **20**:2036-2046.
- RIDOUT, M. S. Y M. LINKIE. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* **14**:322-337.
- RITCHIE, E. G. Y C. N. JOHNSON. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* **12**:982-998.
- ROMERO-MUNOZ, A., L. MAFFEI, E. CUÉLLAR, Y A. J. NOSS. 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **26**:303-311.

- ROSELLINI, S., E. OSORIO, A. RUIZ-GONZÁLEZ, A. PIÑEIRO, Y I. BARJA. 2008. Monitoring the small-scale distribution of sympatric European pine martens (*Martes martes*) and stone martens (*Martes foina*): a multievidence approach using faecal DNA analysis and camera-traps. *Wildlife Research* **35**:434-440.
- SCOGNAMILLO, D., I. E. MAXIT, M. SUNQUIST, Y J. POLISAR. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology* **259**:269-279.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**:27-39.
- SOBERÓN, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* **10**:1115-1123.
- THEUERKAUF, J. 2009. What drives wolves: fear or hunger? Humans, diet, climate and wolf activity patterns. *Ethology* **115**:649-657.
- VIEIRA, E. Y D. PORT. 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *Journal of Zoology* **272**:57-63.
- ZAPATA, S., A. TRAVAINI, P. FERRERAS, Y M. DELIBES. 2007. Analysis of trophic structure of two carnivore assemblages by means of guild identification. *European Journal of Wildlife Research* **53**:276-286.

ANEXO

Resultados de los modelos de ocupación tradicionales ("single species single season") para cuatro especies de carnívoros en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires. AIC: criterio de información de Akaike, Δ AIC: diferencia en los AIC entre un modelo dado y el modelo con el AIC inmediatamente más bajo, w: peso de Akaike, K: número de parámetros del modelo, $-2*\log L$: estimador de máxima verosimilitud.

	Modelo	AIC	Δ AIC	w	K	$-2*\log L$
<i>C. chinga</i>	$\Psi(GC),p(.)$	234,67	0,00	0,19	3	228,67
	$\Psi(GC+GF),p(.)$	235,28	0,61	0,14	4	227,28
	$\Psi(GC+GM),p(.)$	235,88	1,21	0,10	4	227,88
	$\Psi(GC+GA),p(.)$	235,97	1,30	0,10	4	227,97
	$\Psi(GC+GA+GF),p(.)$	236,39	1,72	0,08	5	226,39
	$\Psi(GC+GF+GM),p(.)$	236,46	1,79	0,08	5	226,46
	$\Psi(GC+GA+GM),p(.)$	236,97	2,30	0,06	5	226,97
	$\Psi(GC+GA+GF+GM),p(.)$	237,34	2,67	0,05	6	225,34
	$\Psi(.),p(.)$	237,41	2,74	0,05	2	233,41
	$\Psi(GF),p(.)$	238,01	3,34	0,04	3	232,01
	$\Psi(GA),p(.)$	238,36	3,69	0,03	3	232,36
	$\Psi(GM),p(.)$	238,55	3,88	0,03	3	232,55
	$\Psi(GA+GF),p(.)$	238,94	4,27	0,02	4	230,94
	$\Psi(GF+GM),p(.)$	239,09	4,42	0,02	4	231,09
	$\Psi(GA+GM),p(.)$	239,57	4,90	0,02	4	231,57
	$\Psi(GA+GF+GM),p(.)$	239,97	5,30	0,01	5	229,97
<i>P. gymnocercus</i>	$\Psi(GM),p(.)$	306,96	0,00	0,21	3	300,96
	$\Psi(.),p(.)$	307,74	0,78	0,14	2	303,74
	$\Psi(GF+GM),p(.)$	308,59	1,63	0,09	4	300,59
	$\Psi(GC+GM),p(.)$	308,66	1,70	0,09	4	300,66
	$\Psi(GA+GM),p(.)$	308,95	1,99	0,08	4	300,95
	$\Psi(GF),p(.)$	309,36	2,40	0,06	3	303,36
	$\Psi(GC),p(.)$	309,45	2,49	0,06	3	303,45
	$\Psi(GA),p(.)$	309,74	2,78	0,05	3	303,74
	$\Psi(GC+GF+GM),p(.)$	310,30	3,34	0,04	5	300,30

**Factores determinantes de la distribución de cuatro especies
de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires**

	$\Psi(GA+GF+GM),p(.)$	310,58	3,62	0,03	5	300,58
	$\Psi(GC+GA+GM),p(.)$	310,64	3,68	0,03	5	300,64
	$\Psi(GC+GF),p(.)$	311,02	4,06	0,03	4	303,02
	$\Psi(GA+GF),p(.)$	311,36	4,40	0,02	4	303,36
	$\Psi(GC+GA),p(.)$	311,45	4,49	0,02	4	303,45
	$\Psi(GC+GA+GF+GM),p(.)$	312,27	5,31	0,01	6	300,27
	$\Psi(GC+GA+GF),p(.)$	313,01	6,05	0,01	5	303,01
<i>L. geoffroyi</i>	$\Psi(.),p(.)$	320,26	0,00	0,24	2	316,26
	$\Psi(GA),p(.)$	321,35	1,09	0,14	3	315,35
	$\Psi(GC),p(.)$	322,06	1,80	0,10	3	316,06
	$\Psi(GM),p(.)$	322,25	1,99	0,09	3	316,25
	$\Psi(GF),p(.)$	322,26	2,00	0,09	3	316,26
	$\Psi(GC+GA),p(.)$	323,03	2,77	0,06	4	315,03
	$\Psi(GA+GM),p(.)$	323,31	3,05	0,05	4	315,31
	$\Psi(GA+GF),p(.)$	323,35	3,09	0,05	4	315,35
	$\Psi(GC+GM),p(.)$	324,04	3,78	0,04	4	316,04
	$\Psi(GC+GF),p(.)$	324,06	3,80	0,04	4	316,06
	$\Psi(GF+GM),p(.)$	324,25	3,99	0,03	4	316,25
	$\Psi(GC+GA+GM),p(.)$	324,99	4,73	0,02	5	314,99
	$\Psi(GC+GA+GM+GF),p(.)$	324,99	4,73	0,02	5	314,99
	$\Psi(GA+GF+GM),p(.)$	325,31	5,05	0,02	5	315,31
	$\Psi(GC+GF+GM),p(.)$	326,04	5,78	0,01	5	316,04
	$\Psi(GC+GA+GF+GM),p(.)$	326,95	6,69	0,01	6	314,95
<i>P. concolor</i>	$\Psi(GC+GF),p(.)$	173,51	0,00	0,22	4	165,51
	$\Psi(GC),p(.)$	173,89	0,38	0,18	3	167,89
	$\Psi(GC+GA+GF),p(.)$	175,01	1,50	0,11	5	165,01
	$\Psi(GC+GA),p(.)$	175,40	1,89	0,09	4	167,40
	$\Psi(GC+GF+GM),p(.)$	175,42	1,91	0,09	5	165,42
	$\Psi(GC+GM),p(.)$	175,82	2,31	0,07	4	167,82
	$\Psi(GF),p(.)$	176,76	3,25	0,04	3	170,76
	$\Psi(.),p(.)$	176,84	3,33	0,04	2	172,84
	$\Psi(GC+GA+GF+GM),p(.)$	176,96	3,45	0,04	6	164,96
	$\Psi(GC+GA+GM),p(.)$	177,35	3,84	0,03	5	167,35
	$\Psi(GA+GF),p(.)$	178,43	4,92	0,02	4	170,43
	$\Psi(GA),p(.)$	178,57	5,06	0,02	3	172,57
	$\Psi(GF+GM),p(.)$	178,61	5,10	0,02	4	170,61
	$\Psi(GM),p(.)$	178,66	5,15	0,02	3	172,66

**Factores determinantes de la distribución de cuatro especies
de carnívoros en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires**

$\Psi(GA+GF+GM),p(.)$	180,29	6,78	0,01	5	170,29
$\Psi(GA+GM),p(.)$	180,39	6,88	0,01	4	172,39

CAPITULO V: Discusión y conclusiones generales

Esta tesis aporta información novedosa acerca de los determinantes de la distribución a nivel paisaje de las cuatro especies de carnívoros más comunes presentes en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires. A lo largo de la misma se han estudiado los factores que influyen en su uso de hábitat, se ha obtenido un mapa de hábitat idóneo para el puma (una de las especies más perseguidas por los productores rurales y de mayor impacto ecológico) y se ha indagado sobre el grado de solapamiento, tanto espacial como temporal entre ellas. Como se mencionó en el Capítulo I de esta tesis, comprender las complejas interacciones existentes entre estas especies y con el hombre, enfocándose en una escala a nivel paisaje, resulta sumamente útil para su conservación y la de los ambientes que utilizan así como para la comprensión de los mecanismos que regulan la ocurrencia de los carnívoros en ambientes alterados y fragmentados por parte del hombre. Por otra parte y como lo han propuesto otros autores (Cushman y Lewis 2010), en este marco de complejidad ecológica resulta fundamental la utilización de técnicas de análisis variadas a fin de realizar inferencias robustas. Es importante tener en cuenta, en el momento de interpretar los resultados principales obtenidos, que este trabajo refleja la escala espacial a la cual ha sido realizado el muestreo y que es probable que algunas de las conclusiones generales (en particular aquellas referentes a la amplitud y superposición de nicho) sean válidas a esta escala pero diferirían de las que se podrían obtener trabajando a una más local. De la misma manera que fue observado por otros autores, la escala a la cual se analiza el uso y la selección de los recursos es extremadamente importante (Oehler y Litvaitis 1996) y los carnívoros tienen una percepción del territorio relacionada con sus diferentes tamaños corporales (De Angelo *et al.* 2011).

Si bien las especies estudiadas mostraron una gran heterogeneidad en sus respuestas, propio de sus características biológicas diferentes, los resultados de esta tesis muestran que, en general, los ambientes más conservados y aquellos con menor presencia humana son los más utilizados por los carnívoros. Incluso las especies caracterizadas como más generalistas (como *P. gymnocercus* y *C. chinga*) mostraron algún tipo de asociación negativa a áreas con mayor actividad antrópica. Se hace evidente, que en una zona altamente antropizada como es el Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires la persistencia de los carnívoros esté sujeta a la disponibilidad de ciertas condiciones de hábitat. Por otra parte, es llamativo el caso de *L. geoffroyi* que mostró cierta asociación a ambientes más fragmentados y con mayor presencia humana (como son aquellos con mayor proporción de tierras dedicadas a la agroganadería). Aquí se pone de manifiesto la importancia de tener en cuenta en estos análisis todos los factores relevantes, en este caso la presión de caza y el posible efecto transversal que puede tener sobre las interacciones entre cada una de las especies. El hecho de que *P. concolor* y *P. gymnocercus* sean las especies más perseguidas (Remillard *et al.* 2010), podría dar lugar a una evitación de las áreas más antropizadas por parte de ellas, situación que podría ser beneficiosa para *L. geoffroyi* quien aprovecharía de la utilización de esos ambientes en pos de reducir las interacciones competitivas, también gracias a su mayor carácter elusivo, sugerido por su baja probabilidad de detección (N. Caruso *et al.*, datos no publicados) . En este sentido es importante tener en cuenta las predicciones sobre la competencia intragremial que pueden desprenderse del análisis de los patrones generales observados por Donadio y Buskirk (2006). Según los resultados de este trabajo, la intensidad de las interacciones agresivas negativas entre otros carnívoros y el puma, esperada únicamente por la relación entre sus

masas corporales, sería similar para el zorro pampeano y el gato montés. Sin embargo, si además se tiene en cuenta que este último pertenece a la misma familia y la misma categoría trófica que *P. concolor*, se puede esperar una mayor presión de parte del depredador tope. A esto se puede sumar el hecho que probablemente, por su menor tamaño corporal, *L. geoffroyi* tenga una posición subordinada también con respecto a *P. gymnocercus*. El alto solapamiento espacio-temporal evidenciado para *L. geoffroyi* y *P. gymnocercus* (encontrado en el Capítulo IV) está además en concordancia con el tipo de respuesta que ambas especies mostraron para el gradiente de "conservación" mostrado en el capítulo II. Esta amplia superposición entre *L. geoffroyi* y *P. gymnocercus* sugiere que la segregación de nicho entre estas dos especies debería darse en otro componente y/o en forma más compleja, que podría involucrar el uso de hábitat. De hecho el gato montés fue la única especie que mostró una respuesta hacia todos los gradientes del paisaje analizados, lo cual sugeriría que la especie es selectiva con respecto a un gran número de factores ambientales. La Figura 2.3 del Capítulo II evidencia una aparente selección diferencial de *P. concolor* y *L. geoffroyi* hacia los gradientes estudiados, sobre todo sobre aquellos relacionados con la modificación del ambiente y la presencia humana, apoyando lo expuesto en el párrafo anterior. Esta situación podría estar relacionada tanto con la baja persecución que sufre el gato montés (Remillard *et al.* 2010), como con el alto nivel de especialización trófica que la caracteriza (Manfredi *et al.* 2004, Bisceglia *et al.* 2008). Se hace necesario investigar acerca del uso de los recursos tróficos de estas dos especies en esta región con el fin de comprobar una posible segregación sobre dicho componente del nicho, lo cual permitiría este alto nivel de solapamiento. El hecho que la frecuencia de sitios en los cuales estos dos mesodepredadores coocurren

sea mucho mayor en ausencia del puma indicaría que se estaría dando un fenómeno reportado en otros trabajos, donde se observa que la eliminación de los depredadores topes favorece la abundancia de los predadores de menor tamaño (Elmhagen y Rushton 2007, Crooks *et al.* 2010) y que se conoce como “liberación de mesodepredadores” (Crooks y Soulé 1999). Estrictamente hablando, este proceso implica un cambio en la abundancia de las poblaciones de los mesocarnívoros en ausencia de los depredadores topes. Sin embargo, algunos autores (Brashares *et al.* 2010) han utilizado este concepto de manera más amplia para definir la expansión en densidad o distribución, o el cambio en el comportamiento de un mesodepredador como resultado de la disminución de la densidad o distribución de un depredador competitivamente superior. Un proceso similar podría estar teniendo lugar en esta área de estudio como consecuencia de la desaparición local de *P. concolor* causada por la persecución por parte del hombre. Debido a que existen registros de depredación de zorros del género *Pseudalopex* sobre *Conepatus* (Zapata *et al.* 2007), la depredación intragremial (*interspecific killing*) podría también explicar la relación negativa entre la ocurrencia del zorro pampeano y del zorrino. Sin embargo, para afirmarlo son necesarios estudios más completos que incorporen datos acerca de las abundancias poblacionales en la región y la interacción entre factores relacionados con la vegetación y el uso de suelo, la disponibilidad de presas y la presencia de otros carnívoros mediante técnicas que, idealmente, tengan en cuenta las variaciones en la probabilidad de detección, algo que no ha sido posible hacer en este trabajo (ver Capítulo IV).

En relación a lo anterior, la inspección del mapa de hábitat idóneo para *P. concolor* muestra una baja proporción de ambientes propicios para la especie, siendo la presencia de pastizales con arbustos y lejanía a las zonas más

antropizadas los factores más condicionantes del uso del espacio por parte de esta especie, un resultado que está en congruencia con los tipos de respuestas del puma frente a los distintos gradientes del paisaje, como se mostró en el Capítulo II. Dado que en esta región la ganadería ovina está bien desarrollada (De Lucca 2010), la presencia de *P. concolor* en ambientes más abiertos podría responder a la búsqueda de sitios en los cuales pueda alimentarse de este ganado. Cabe mencionar que, además, una de las especies potencialmente presa del puma, el ñandú (*Rhea americana*), se encuentra fuertemente asociado a ambientes de esas características (Bellis *et al.* 2004). Nuevamente, información acerca de la ecología trófica del puma (en particular de la composición de la dieta y disponibilidad de las presas principales) en el sur del Espinal, sería de gran utilidad para completar el cuadro que se ha ido delineando con los resultados de esta tesis (Figura 5.1).

RESUMEN DE LAS PRINCIPALES CONCLUSIONES

- El grado de modificación de los ambientes naturales fue el factor que más influyó, si bien de manera diferencial, en el uso del espacio por parte de los carnívoros.

- La proporción de pastizales y la lejanía a los sitios con mayor presencia humana fueron los factores que determinaron las áreas propicias para *P. concolor*, cuya proporción en la región resultó escasa

- Las cuatro especies de carnívoros mostraron altos valores de solapamiento temporal. *L. geoffroyi*, *P. gymnocercus* y *C. chinga* mostraron un patrón de actividad principalmente nocturno, mientras que *P. concolor* utilizó más los horarios crepusculares.

- *L. geoffroyi* y *P. gymnocercus* fueron los carnívoros que mostraron mayor solapamiento espacio-temporal. En el extremo opuesto de este rango se encontró el par *P. concolor* – *C. chinga*.

- Si bien no hay evidencia de que la ocurrencia del puma afecte negativamente la de los otros carnívoros, el solapamiento espacial fue en promedio menor entre *P. concolor* y las otras especies que para el resto de los carnívoros entre sí.

- La presencia del *P. gymnocercus* tuvo un efecto negativo sobre la probabilidad de ocupación del *C. chinga*.

- El análisis de los principales resultados sugiere la existencia de cierta segregación en la dimensión de uso de hábitat del nicho espacial de los cuatro carnívoros más comunes del Espinal bonaerense y que la competencia intragremial podría estar influenciando este patrón, aun cuando existen otros factores (en particular, los hábitos alimenticios y su relación con las disponibilidades de presas y

la persecución por parte del hombre) sobre los que se necesitaría mayor información.

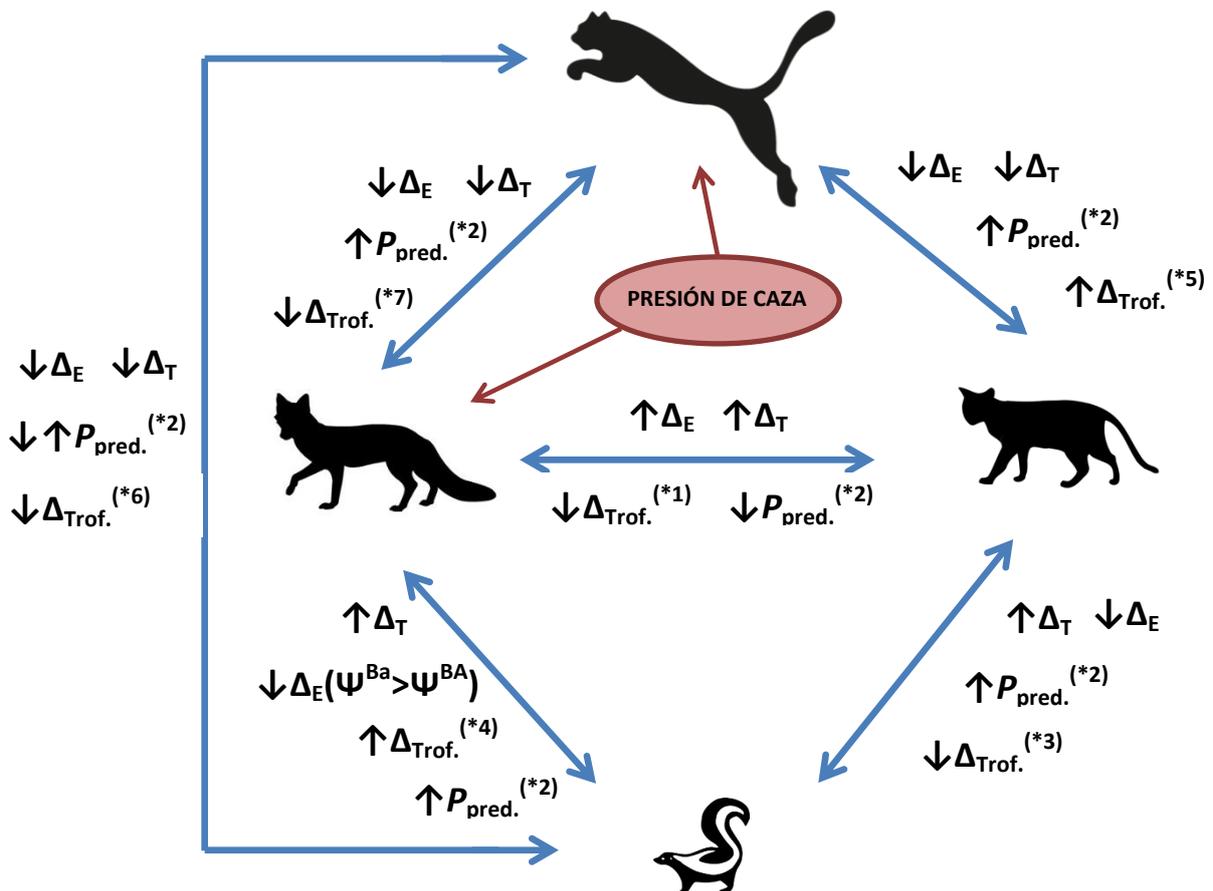


Figura 5.1. Esquema que representa los principales resultados encontrados para las interacciones entre las cuatro especies de carnívoros estudiadas en el Sudoeste de la provincia de Buenos Aires, incorporando también el posible efecto de la caza por parte del hombre. Δ_E , solapamiento espacial; Δ_T , solapamiento temporal; $\Delta_{Trof.}$, solapamiento trófico, $P_{pred.}$, probabilidad de depredación intragremial. Las flechas indican alto (\uparrow) y bajo (\downarrow) nivel. $(^*1)$: Manfredi *et al.* (2004) y Lucherini y Luengos Vidal (2008); $(^*2)$: Donadio y Buskirk (2006); $(^*3)$: Manfredi *et al.* (2004) y Castillo *et al.* (2013); $(^*4)$: Manfredi *et al.* (2004) y Lucherini y Luengos Vidal (2008); $(^*5)$: Manfredi *et al.* (2004) y Palacios *et al.* (2012); $(^*6)$: Palacios *et al.* (2012) y Castillo *et al.* (2013); $(^*7)$: Lucherini y Luengos Vidal (2008) y Palacios *et al.* (2012).

REFERENCIAS

- BELLIS, L. M., M. B. MARTELLA, Y J. L. NAVARRO. 2004. Habitat use by wild and captive-reared greater rheas, *Rhea americana*, in agricultural landscapes in Argentina. *Oryx* **38**:304-310.
- BISCEGLIA, S. B., J. A. PEREIRA, P. TETA, Y R. D. QUINTANA. 2008. Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* **72**:1120-1126.
- BRASHARES, J., L. PRUH, C. J. STONER, Y C. W. EPPS. 2010. Ecological and conservation implications of mesopredator release En: *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature* (J. Terborgh y J.A. Estes eds.), Island Press, Washington.
- CASTILLO, D. F., E. M. L. VIDAL, N. C. CARUSO, M. LUCHERINI, Y E. B. CASANAVE. 2013. Denning ecology of *Conepatus chinga* (Carnivora: Mephitidae) in a grassland relict of central Argentina. *Mastozoología Neotropical* **20**:373-379.
- CROOKS, K., S. RILEY, S. GEHRT, T. GOSSELINK, Y T. VAN DEELEN. 2010. Community ecology of urban carnivores En: *Urban carnivores: Ecology, conflict, and conservation* (S. Gehrt, P. Riley, y B. Cypher eds.), Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- CROOKS, K. R. Y M. E. SOULÉ. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* **400**:563-566.
- CUSHMAN, S. A. Y J. S. LEWIS. 2010. Movement behavior explains genetic differentiation in American black bears. *Landscape Ecology* **25**:1613-1625.
- DE ANGELO, C., A. PAVIOLO, Y M. DI BITETTI. 2011. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* **17**:422-436.

- DE LUCCA, E. 2010. Presencia del puma (*Puma concolor*) y conflicto con el hombre en las pampas argentinas. Nótulas Faunísticas (segunda serie) **48**:1-17.
- DONADIO, E. Y S. BUSKIRK. 2006. Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. *The American Naturalist* **167**:524-536.
- ELMHAGEN, B. Y S. P. RUSHTON. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters* **10**:197-206.
- LUCHERINI, M. Y E. M. LUENGOS VIDAL. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species* **829**:1-9.
- 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**:1111-1115.
- OEHLER, J. D. Y J. A. LITVAITIS. 1996. The role of spatial scale in understanding responses of medium-sized carnivores to forest fragmentation. *Canadian Journal of Zoology* **74**:2070-2079.
- PALACIOS, R., R. S. WALKER, Y A. J. NOVARO. 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.
- REMILLARD, S., E. M. LUENGOS VIDAL, M. LUCHERINI, C. MANFREDI, S. CALMÉ, Y E. CASANAVE. 2010. Conviviendo con los carnívoros: análisis de la situación en el Espinal. XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Bahía Blanca.
- ZAPATA, S., A. TRAVAINI, P. FERRERAS, Y M. DELIBES. 2007. Analysis of trophic structure of two carnivore assemblages by means of guild identification. *European Journal of Wildlife Research* **53**:276-286.