



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA**

**ECOLOGÍA TRÓFICA, USO DEL HÁBITAT Y DENSIDAD DE  
TRES ESPECIES DE CÁNIDOS (CARNIVORA, CANIDAE)  
SIMPÁTRICOS EN EL PARQUE NACIONAL MBURUCUYÁ,  
CORRIENTES, ARGENTINA**

**Por**

**VERÓNICA LORENA ROMERO**

**Tesis para obtener el título de Doctora de la Universidad  
Nacional del Nordeste en Biología**

**CORRIENTES, 2017**



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA**

**ECOLOGÍA TRÓFICA, USO DEL HÁBITAT Y DENSIDAD DE TRES ESPECIES  
DE CÁNIDOS (CARNIVORA, CANIDAE) SIMPÁTRICOS EN EL PARQUE  
NACIONAL MBURUCUYÁ, CORRIENTES, ARGENTINA**

Tesis para obtener el título de Doctora de la Universidad Nacional del  
Nordeste en Biología

**VERÓNICA LORENA ROMERO**

**Director: Dr. Martín M. Kowalewski**

**Co-director: Dr. Javier A. Pereira**

**Lugar de Trabajo: Estación Biológica de Corrientes, Museo  
Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia**

**CORRIENTES, 2017**

## **DEDICATORIA**

*A Guille que me enseña que cada pasito nuevo es crecer, transformando algo cotidiano en un momento único.*

*Y a todas las personas que en algún momento de este trabajo han estado a mi lado codo a codo en el Parque Nacional Mburucuyá, la Estación Biológica de Corrientes y en cada lugarcito de mi corazón.*

**¡A todos GRACIAS!**

## INDICE

---

Lista de Figuras	8
Lista de Tablas	10
Agradecimientos	11
Resumen	13
Abstract	14
<b>CAPÍTULO I: Introducción</b>	
<hr/>	
1.1 Generalidades de la familia Canidae (Carnivora, Mammalia)	15
1.2 Importancia de los estudios en cánidos simpátricos de Sudamérica	15
1.3 Mecanismos que favorecen la coexistencia de especies simpátricas	20
1.4 Particularidades de las especies en estudio	22
1.4.1 <i>Cerdocyon thous</i>	22
1.4.2 <i>Lycalopex gymnocercus</i>	23
1.5 Pregunta de investigación	23
1.6 Objetivo general y objetivos particulares	24
1.7 Hipótesis general de trabajo	24
1.8 Estructura general de la tesis	25
<b>CAPÍTULO II: Dieta y uso de hábitats por cánidos simpátricos en el PNM (Corrientes, Argentina)</b>	
<hr/>	
1. INTRODUCCION	27
2. MATERIALES Y METODOS	29
2.1 Descripción general del área de estudio	29
2.1.1 Características geomorfológicas, climáticas y fitogeográficas del PNM	31
2.1.2 Descripción de los hábitats y disponibilidad de plantas de frutos carnosos	33
2.2 Detección de cánidos: Descripción general del método	34
2.3 Dieta: Colecta y análisis de heces	35
2.3.1 Método de muestreo a campo	35
2.3.2 Patrones de ácidos biliares en TLC de cánidos del nordeste argentino	37
2.3.2.1 Obtención de patrones de ácidos biliares de carnívoros silvestres	37
2.3.3 Clasificación de ítems alimentarios	38
2.4 Análisis de datos	39
2.4.1 Uso de hábitats por cánidos	39

2.4.2 Análisis de dieta	40
2.4.2.1 Composición de la dieta	40
2.4.2.2 Similitud y solapamiento del nicho trófico	41
2.4.2.3 Análisis de la respuesta funcional y selección de ítems alimentarios por cánidos	41
3. RESULTADOS	44
3.1 Las comunidades vegetales del PNM	44
3.1.1 Bosques mesófilos	45
3.1.2 Pajonales y palmares de <i>Butia yatay</i>	46
3.2 Disponibilidad de plantas de frutos carnosos del PNM	46
3.3 Resultados generales de detecciones y colecta de heces	47
3.4 Composición, porcentaje de ocurrencia y biomasa consumida	48
3.5 Índice de Pianka e índice de Levins	52
3.6 Respuesta funcional y selección de frutos carnosos	56
3.7 Uso de ambientes por <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i>	62
4. DISCUSION	63
4.1 Composición de la dieta	64
4.1.1 Ítems vegetales vs. animales	64
4.1.2 Clina del tamaño corporal: ¿Una posible explicación a la variación de la dieta?	66
4.1.3 Consumo de frutos carnosos	67
4.1.3.1 Comportamiento oportunista en el consumo de frutos	68
4.1.4 Consumo de ítems animales	70
4.1.4.1 Consumo de micromamíferos y otros vertebrados por cánidos silvestres	70
4.2 Solapamiento del nicho trófico y partición de recursos entre <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i>	71
4.3 Uso de hábitats por cánidos en el PNM y otros sitios de estudio	72
5. CONCLUSIONES	74

**CAPÍTULO III: Densidad poblacional, organización social y reproducción de *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus* en el PNM (Corrientes, Argentina)**

---

1. INTRODUCCION	76
2. MATERIALES Y METODOS	78
2.1 Método de muestreo	78
2.1.1 Densidad y Abundancia de cánidos	78
2.1.2 Organización social y sucesos reproductivos	81
2.2 Análisis de Datos	82

2.2.1 Cálculos de densidad y abundancia	82
2.2.1.1 Hierarchical Distance Sampling (HDS) en R	83
2.2.2 Organización social y sucesos reproductivos de cánidos	86
3. RESULTADOS	86
3.1 Resultados Generales	86
3.2 Abundancia y densidad de cánidos del PNM	87
3.2.1 <i>Cerdocyon thous</i>	87
3.2.1.1 Selección de Modelos a partir del AIC y AICc	88
3.2.1.2 Curvas de detección, densidad y abundancia	88
3.2.2 <i>Lycalopex gymnocercus</i>	90
3.2.2.1 Selección de Modelos a partir del AIC y AICc	90
3.2.2.2 Curvas de detección, densidad y abundancia	90
3.3 Comparación de densidades y abundancias estimadas en R de <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i>	92
3.4 Organización social y reproducción de cánidos en el PNM	93
3.4.1 Período 1 (Enero de 2009 a diciembre de 2010)	93
3.4.2 Período 2 (Diciembre de 2014 a Noviembre de 2015)	94
3.4.3 Reproducción de cánidos del PNM	95
3.4.3.1 <i>Cerdocyon thous</i>	95
3.4.3.2 <i>Lycalopex gymnocercus</i>	95
4. DISCUSION	98
4.1 Abundancia y densidad de cánidos del PNM y otros sitios de estudio	98
4.2 Caracterización de la organización social de las especies en el PNM y otras áreas de distribución	100
4.3 Reproducción de <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i> en el PNM: comparación con datos reproductivos en otras áreas de estudio	102
5. CONCLUSIONES	107
<b>CAPÍTULO IV: Factores que favorecen la coexistencia de cánidos simpátricos en el PNM (Corrientes, Argentina)</b>	<b>109</b>
<hr/>	
1. ¿Qué importancia tienen las proteínas en la dieta de <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i> ?	110
1.1 Importancia del consumo de invertebrados	110
1.2 Consumo de carroña: una fuente importante de proteínas	111
1.3 Los cambios en la dieta y la plasticidad fenotípica en Cánidos	112
2. El dimorfismo sexual, ¿influye en la dieta de <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i> ?	113
3. Las etapas del desarrollo y los cambios en la dieta de <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i>	115

3.1 <i>Cerdocyon thous</i>	116
3.2 <i>Lycalopex gymnocercus</i>	118
4. El estado sanitario según la reproducción propuesta para <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i>	119
5. Relaciones entre los ambientes y la composición de la dieta de <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i>	120
6. Interacciones entre <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i> en el PNM	121
7. Consideraciones finales	122
8. Problemas de Conservación de cánidos: Una aproximación a la situación actual del PNM	123

---

**CAPÍTULO V: Conclusiones generales** 126

5.1 Propuesta de investigación a futuro	128
---	-----

**ANEXO**

---

1. Identificación específica de las muestras de heces	129
2. Listado de especies vegetales de los ambientes del PNM	131
3. Disponibilidad de micromamíferos en el PNM	133
4. Covariables estandarizadas para los cálculos de densidad de cánidos, PNM	141
5. Histogramas _ Densidad de <i>Cerdocyon thous</i> _ invierno 2015, PNM	142
6. Selección de Modelos, Densidad de <i>Cerdocyon thous</i> _ invierno 2015, PNM	143
7. Histogramas _ Densidad de <i>Lycalopex gymnocercus</i> _ invierno 2015, PNM	144

**REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS** 145

<b>Figura 1:</b> Adulto y juvenil machos de <i>Cerdocyon thous</i> en borde de bosque mesófilo, enero de 2015, PNM (Corrientes, Argentina)	23
<b>Figura 2:</b> Adulto de <i>Lycalopex gymnocercus</i> en pajonal mesófilo, diciembre de 2014, PNM (Corrientes, Argentina)	23
<b>Figura 3:</b> Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes, Argentina). Mapa de sitios de muestreo.	30
<b>Figura 4:</b> Temperatura máxima y precipitaciones durante el período de estudio (2008-2015), PNM (Corrientes, Argentina)	32
<b>Figura 5:</b> Principales ambientes del PNM (Corrientes, Argentina)	33
<b>Figura 6:</b> Evaluación de la disponibilidad de plantas de frutos carnosos, PNM (Corrientes, Argentina)	42
<b>Figura 7:</b> Colecta de heces de cánidos, PNM (Corrientes, Argentina)	43
<b>Figura 8:</b> Colecta de heces de carnívoros en cautiverio del Zoológico Municipal de Corrientes para obtener patrones por TLC, noviembre 2012.	43
<b>Figura 9:</b> Extracción de ácidos biliares de heces de cánidos.	43
<b>Figura 10:</b> Patrones de ácidos biliares en heces de canidos silvestres	44
<b>Figura 11:</b> Familias y especies de plantas presentes en bosques y pajonales, PNM (Corrientes, Argentina)	45
<b>Figura 12:</b> Masa corporal de ítems animales encontrados en heces de <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i> en función de sus tamaños corporales (2014-2015), PNM (Corrientes, Argentina).	52
<b>Figura 13:</b> Índice de Levins y porcentajes de ocurrencia de las principales categorías de alimento, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina).	55
<b>Figura 14:</b> Comparación estacional entre los porcentajes de ocurrencia de plantas de frutos carnosos consumidos y su disponibilidad (2014-2015), PNM (Corrientes, Argentina).	58
<b>Figura 15:</b> Comparación anual entre porcentaje de ocurrencia de frutos carnosos consumidos y la proporción de especies en fructificación, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina).	60
<b>Figura 16:</b> <i>Lycalopex gymnocercus</i> alimentándose de huevos de <i>Phrynops hilarii</i> , mayo de 2015, PNM (Corrientes, Argentina).	71
<b>Figura 17:</b> Medidas tomadas durante un muestreo con transectas lineales, PNM	81

(Corrientes, Argentina).

<b>Figura 18:</b> Especies de cánidos registradas, PNM (Corrientes, Argentina).	86
<b>Figura 19:</b> Densidad estimada por distancias perpendiculares en detecciones de <i>C. thous</i> , estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina).	87
<b>Figura 20:</b> Función de detección de <i>Cerdocyon thous</i> , en base al modelo DShz_29, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina).	89
<b>Figura 21:</b> Densidad estimada por distancias perpendiculares de <i>L. gymnocercus</i> , estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina).	91
<b>Figura 22:</b> Curvas de detección <i>L. gymnocercus</i> en base al modelo DSexp, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina).	91
<b>Figura 23:</b> Grupos de <i>Cerdocyon thous</i> y <i>Lycalopex gymnocercus</i> , período 1 y período 2, PNM (Corrientes, Argentina).	96
<b>Figura 24:</b> Distintos eventos reproductivos de <i>Cerdocyon thous</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	97
<b>Figura 25:</b> Hembras adultas de <i>Cerdocyon thous</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	97
<b>Figura 26:</b> Distintos eventos reproductivos de <i>Lycalopex gymnocercus</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	97
<b>Figura 27:</b> Pareja de <i>Cerdocyon thous</i> en actividades de forrajeo, febrero 2015, PNM (Corrientes, Argentina).	102
<b>Figura 28:</b> Esquema reproductivo de <i>Cerdocyon thous</i> y <i>Lycalopex gymnocercus</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	106
<b>Figura 29:</b> Carcasas de especies de mamíferos de mediano porte, PNM (Corrientes, Argentina).	108
<b>Figura 30:</b> Esquema de la dieta en relación al esquema reproductivo propuesto para <i>Cerdocyon thous</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	117
<b>Figura 31:</b> Esquema de la dieta en relación al esquema reproductivo propuesto para <i>L. gymnocercus</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	118
<b>Figura 32:</b> Estado sanitario de adultos de <i>Cerdocyon thous</i> y <i>Lycalopex gymnocercus</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	119
<b>Figura 33:</b> Comportamiento agonísticos y forrajeo en sectores antropizados, PNM (Corrientes, Argentina).	122
<b>Figura 34:</b> Necropsia efectuada a macho adulto de <i>Chrysocyon brachyurus</i> , agosto de 2010, Facultad de Ciencias Veterinarias (UNNE, Corrientes).	125

---

<b>Tabla 1: Estudios realizados en las especies de interés.</b>	18
<b>Tabla 2:</b> Transectas recorridas, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina)	42
<b>Tabla 3:</b> Registros de la masa (g) de frutos carnosos, PNM (Corrientes, Argentina)	47
<b>Tabla 4:</b> Composición de la dieta de <i>Cerdocyon thous</i> y <i>Lycalopex gymnocercus</i> , 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina)	49
<b>Tabla 5:</b> Biomasa estimada consumida por <i>Cerdocyon thous</i> y <i>Lycalopex gymnocercus</i>	51
<b>Tabla 6:</b> Porcentaje de ocurrencia estacional de ítems alimentarios e índice de Pianka estacional en la dieta de cánidos, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina)	53
<b>Tabla 7:</b> Porcentaje de ocurrencia mensuales de ítems alimentarios en la dieta de <i>C. thous</i> , PNM (Corrientes, Argentina).	60
<b>Tabla 8:</b> Porcentaje de ocurrencia mensuales de ítems alimentarios en la dieta de <i>L. gymnocercus</i> , PNM (Corrientes, Argentina)	61
<b>Tabla 9:</b> Índice de preferencia de hábitat mediante intervalos de confianza de Bailey (1980), 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina)	62
<b>Tabla 10:</b> Principales hipótesis a priori y predicciones de los efectos de las covariables sobre la detección y densidad/abundancia de cánidos en el PNM, Corrientes, Argentina.	83
<b>Tabla 11:</b> Abundancia y densidad de <i>Cerdocyon thous</i> , estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina)	89
<b>Tabla 12:</b> Abundancia y densidad de <i>L. gymnocercus</i> , estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina)	92
<b>Tabla 13:</b> Transectas recorridas en el período 1, PNM (Corrientes, Argentina).	94

## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis tiene muchas etapas en su realización y en cada una de ellas vivencias que involucraron a muchas personas. A ellas todo mi agradecimiento, mi amor y amistad.

A mis directores, Martín Kowalewski por enriquecer el proyecto con su experiencia de cómo se debe trabajar, sus perspectivas, sus preguntas reflexivas y sus tirones de oreja cuando era necesario. Y a Javier Pereira... que te puedo decir Javi... gracias por no soltarme de la mano, por el optimismo y esa energía al iniciar juntos este camino con cánidos en Corrientes; por acompañarme en estos largos años, con tus conocimientos en este grupo de carnívoros, siempre con palabras de aliento y las indispensables contribuciones a la tesis. A ambos, excelentes profesionales, luchadores del día a día, apasionados investigadores argentinos de un grupo tan complejo de estudiar como son nuestros mamíferos argentinos. Gracias, gracias y mil gracias por sus vivencias e ideas que surge del ¡vamos que se puede!

A Mario Chatellenaz y José Luis Fontana que me han dirigido en la primera etapa de mis pasos por la investigación. Mario, con vos inicié en mastozoología, tus conocimientos sobre las especies autóctonas fueron muy valiosas. José Luis, te agradezco tus conocimientos sobre los tipos de ambientes y la composición florística del parque, sos un excelente ecólogo vegetal. Gracias a ambos por dirigirme los primeros años de mi carrera, y por permitirme tomar otro camino en mi formación cuando fue necesario.

A todos los integrantes de la Delegación Técnica Regional del Nordeste Argentino de Parques Nacionales y al equipo de guardaparques y grupo de apoyo del Parque Nacional Mburucuyá. Este el sitio es increíble para la observación de mamíferos de Corrientes. Gracias a los gpques José Hervás, Sebastián Ravicule, Leonardo Juber, Alcides Vallejos, Gisela Müller, Abel Fleitas y Yamila Gutani, por la ayuda, compañía y entusiasmo. Y especialmente al personal de apoyo Rodolfo Chávez, Anatalia Vallejos, Orlando Miño, Carlos Gómez. Un parque no es nada sin cada uno de ustedes.

A Ada Cazón y su equipo de trabajo del laboratorio de Química Orgánica de la Facultad de Ciencias Naturales (Universidad Nacional de Salta, Salta, Argentina). Victor Juarez, Melina y Anahí. Gracias a todos, por la calidez humana, por la profesionalidad, por su entusiasmo con el proyecto, y por querer seguir estrechando lazos con nuestro grupo de trabajo.

A mis compañeras de la Estación Biológica de Corrientes. Amparo Pérez Rueda, la que me dio el empujoncito para iniciar mis primeros pasos en esta institución. A Mariana Raño, gracias por tu amistad, por tus visiones de mujer investigadora, tan importante en estos tiempos y por compartir tu experiencia en la elaboración de tu tesis que influyó positivamente en la mía. Sol Gennuso, sos la buena onda hecha carne, gracias por tus correcciones de formato, por aportar tus puntos de vista y por tu amistad. Belén Natalini en vos recae una gran responsabilidad, continuar con estas especies increíbles que te apasionan tanto como a mí y por tus energías de vivir intensamente. Gracias compañeras de oficina, seminarios, jornadas, mates y galletitas, por sus charlas llenas de optimismo, consejos y un ¿cómo te fue Vero?... cuando una más lo necesita, tanto en este camino a la obtención del título tan preciado como en la vida diaria. A las chicas más jovencitas del grupete, Eliana Alegre y Julieta Fernández, que ya están perfilando para seguir el increíble estudio de primates y cánidos. A las chicas de Educación Ambiental, Viridiana González, Patricia Fernández y Bárbara Romero. Especialmente a Patri y Barbie por la experiencia adquirida y diseñar esos juegos increíbles que compartimos junto a los chicos de las escuelitas rurales y colegios de Corrientes, a

los cuales se han sumado con gran cariño y trabajo la Belu y Sol para concretar estos talleres “Salvemos a los Aguarás” (actividades que han motivado aún más la concreción de esta tesis). Y a Chupi, Ezequiel, Tato y Guichi que me han ayudado en todo momento en el laboratorio, y me han hecho sentir parte de su vida laboral. Cariños a todos.

A Noelia Gómez, un agradecimiento muy especial. Noelia, como esas cosas de la vida, iniciamos las campañas 2014 siendo compañeras de trabajo, compartiendo momentos únicos en cada salida al parque, en contacto con lo que más nos apasiona a cada una. Fuiste mi “Co-dirigida” con tu tesina, la cual tímidamente me presentaste como una propuesta y que concretaste con tanta pasión. De a poco, y debido a las circunstancias, te has transformado en “mi amiga de la vida”. Gracias por tu fortaleza, tu armonía, tu cariño y amistad, por organizar a mi lado cada campaña, cada trabajo en el laboratorio, por tu forma de trabajar metódica y tranquila, tratando de hacerme recordar los pequeños detalles. Y a los ayudantes de campo, especialmente a Juan Pombo y Agustín Vanzetti, Sol Yavorsky, Ezequiel González, Carolina Ramírez, Guillermo Bittor y Sebastián Bustamante Manrique. Simplemente gracias.

A Alicia Delgado y Jorge Peña (Conservation Land Trust). Alicia por colaborar con las muestras de heces de aguará guazú para los patrones de ácidos biliares con la técnica de TLC, y por tu simpatía, compañerismo y amistad. Jorge por enseñarme la técnica de anestesia... y hacerme ver el por qué no soy veterinaria (¡ja!). A los dos, gracias por la buena onda y mostrarme esa pasión por las especies que deben volver a nuestros paisajes correntinos.

A Martín Sánchez y Conrado, Guardaparques del Parque Provincial San Cayetano, ustedes son unos extraordinarios compañeros, gracias por los almuerzos, los mates y sus charlas amenas.

A mis colegas de la Facultad por las charlas de aliento y escuchar cuando me ahogaba en un vaso con agua: José Ruiz García, Juan Manuel Coronel, Osvaldo Arbino, Natalia Silva, Jorge Céspedes, Beatriz Oscherov, Francisca Milano, Guillermo Seijo, Lilian Mautino, Paula Soneira, Jonathan Scarpin y Federico Ruiz Díaz, Y las más importantes al momento de resolver esos líos míos de papeles, Liz Barbarán y Lucrecia Báez: genias, amorosas, eficientes, mujeres increíbles.

Y a un grupo lleno de sueños que conocí en una campaña a Iberá, y de la cual no voy a olvidar jamás. Ustedes quienes me alentaron inicialmente con este tema de tesis, Vanina Raimondi, Matías Piedrabuena y Diego Caraballo... personas únicas, humildes, profesionales y amantes de la investigación desde una perspectiva genética.

A mi familia, mi hijo Guille, mamá Dora, papá Carlos, mis hermanas Sol y Pato, mi cuñado Jorge, mis tíos Rosa y Miguel y mis primos/as, que me han acompañado, bancado en todas, los momentos buenos y aquellos no tan buenos. A Carlos y su familia, con quienes he pasado gran parte de este proceso, gracias. Y a mis amigas y amigos, Tety y Tony y los peques hermosos que tienen Dante y Mateo junto a mamá Taty y abuela Ana, Marian y flia, Dario y flia, Víctor, Marcos, Mateo y Romy.

¡!!! Gracias a todos, por todo y mucho más!!!!

## RESUMEN

En Argentina la información sobre los cánidos silvestres es escasa, y la colecta de nuevos datos ecológicos y biológicos es fundamental para contribuir al entendimiento de la historia de vida de estas especies en simpatría con características morfológicas y comportamentales similares. *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus* presentan poblaciones distribuidas en el nordeste de Argentina, y en la provincia de Corrientes existen poblaciones que están protegidas en el Parque Nacional Mburucuyá (27°58'S-26°05'S y 57°59'W-58°08'W). Esta tesis propone generar información relacionada a la dieta, uso de hábitats, abundancia y densidad, organización social y reproducción de estos cánidos, para determinar variaciones temporales o espaciales de estos aspectos, y explorar posibles mecanismos que faciliten su coexistencia en áreas protegidas. Entre enero de 2009 y diciembre de 2010 (P<sub>1</sub>), y desde diciembre de 2014 a noviembre de 2015 (P<sub>2</sub>), efectué muestreos ecológicos y biológicos en tres tipos de ambientes: bosques mesófilos, pajonales y palmares de *Butia yatay*. Analicé la dieta y uso del hábitat a partir de heces, la fenología de plantas y la detección de zorros en 12 transectas de línea en P<sub>2</sub>. Estimé la densidad a partir de detecciones durante los meses invernales de 2015: mayo, junio, julio y agosto. También estudié la organización social y la reproducción a partir de detecciones en P<sub>1</sub> y P<sub>2</sub>. Los resultados sugieren que ambos zorros son omnívoros y generalistas, con ítems alimentarios comunes (frutos carnosos, micromamíferos, insectos, otros invertebrados, aves y reptiles), un amplio solapamiento del nicho trófico y uso del hábitat durante P<sub>2</sub>, y una tendencia al comportamiento oportunista por frutos carnosos en la estación estival 2015. Además, las estimaciones de densidad promedio para estos cánidos no fueron estadísticamente diferentes entre ambientes y especies (2015<sub>invernal</sub>: *C. thous*=0.15 ind/km<sup>2</sup>; *L. gymnocercus*=0.21 ind/km<sup>2</sup>). Encontré que la organización social estuvo caracterizada por grupos familiares, con una pareja reproductora y sus crías y/o juveniles para ambas especies. Además, individuos adultos y juveniles solitarios fueron detectados en distintos meses de los períodos P<sub>1</sub> y P<sub>2</sub> para ambas especies. En relación a la reproducción, propuse dos esquemas distintos, *C. thous* tendría dos etapas reproductivas por año con el auxilio de juveniles (ayudantes), y *L. gymnocercus* tendría solo una reproducción al año, coincidente en el mes de agosto con *C. thous*, pero sin el auxilio de juveniles para la crianza. Estas particularidades reproductivas involucrarían cambios en la dieta y el uso del hábitat, que influenciaría en el grupo familiar, y en el estado sanitario de las hembras. Posiblemente, este sea un mecanismo que permita un uso ligeramente diferente de los recursos, permitiendo la coexistencia de cánidos simpátricos.

## ABSTRACT

In Argentina the information on wild canids is scarce, and collection new data on their ecology and biology is fundamental to contribute to the understanding of life history of species in sympatry with similar morphological and behavioral characteristics. *Cerdocyon thous* and *Lycalopex gymnocercus* have populations distributed in the northeast of Argentina, and in the province of Corrientes there are protected populations in the National Park Mburucuyá (27°58'S-26°05'S y 57°59'W-58°08'W). This thesis proposes to generate information related to diet, habitat use, abundance and density, social organization and reproduction of these canids, to determine possible temporal or spatial variations of these aspects, and to explore possible mechanisms that facilitate their coexistence in protected areas. Between January 2009 and December 2010 (P<sub>1</sub>), and from December 2014 to November 2015 (P<sub>2</sub>), I carried out ecological and biological sampling in three types of environments: mesophileous forest, grassland and palm groves of *Butia yatay*. I analyzed diet and habitat use from feces, plant phenology and fox detection in 12 line transects in P<sub>2</sub>. I estimated density from detections during the winter months 2015: may, June, July and august. I also studied social organization and reproduction from detections at P<sub>1</sub> and P<sub>2</sub>. The results suggested that both foxes are omnivorous and generalists, with common food items (fleshy fruits, micromammals, insects, other invertebrates, birds and reptiles), a broad overlap of the trophic niche and habitat use during P<sub>2</sub>, and a tendency to opportunistic behavior for fleshy fruits in the summer season 2015. In addition, estimations of mean density for these canids were not statistically different across habitats and species (2015<sub>invernal</sub>: *C. thous*=0.915 ind/km<sup>2</sup>; *L. gymnocercus*=0.21 ind/km<sup>2</sup>). I found that social organization was characterized by family groups, with breeding pair and their offspring and/or juveniles individuals for species. Furthermore, adult and juvenile solitary individuals were detected in different months of the periods P<sub>1</sub> and P<sub>2</sub> for both species. In relation to the reproduction, two different schemes were proposed, *C. thous* would have two reproductive stages per year with the help of juveniles (assistants), and *L. gymnocercus* would have only one reproduction per year, coinciding in august with *C. thous*, but without the help of juveniles for the breeding. These reproductive peculiarities would involve changes in the diet and habitat use, which would influence the family group, and the health status of females. Possibly this is a mechanism that allows a slightly different use of resources, allowing the coexistence of sympatric canids.

# CAPÍTULO I

## INTRODUCCION

### 1.1 Generalidades de la familia Canidae (Carnivora, Mammalia)

En nuestro país están presentes seis especies de cánidos (Canidae, Carnivora), que representan el 28% de la diversidad de carnívoros terrestres (Barquez *et al* 2006). En esta tesis se exploraron aspectos biológicos, ecológicos y de comportamiento de cánidos silvestres que viven en simpatria en el Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes, Argentina) - en adelante "PNM". En este parque se evaluó la dieta, el uso de hábitats, la abundancia y la densidad poblacional, como así también se exploró la organización social y la reproducción en condiciones de mínima intervención antrópica de dos especies: *Cerdocyon thous* (zorro de monte) y *Lycalopex gymnocercus* (zorro pampeano).

En la familia Canidae (Carnivora, Mammalia), los tamaños corporales son variables entre 1 a más de 60 kg, las especies utilizan gran variedad de ambientes, poseen distintos patrones de actividad (diurnos, nocturnos o crepusculares), tienen técnicas de detección, persecución y cacería elaboradas, las cuales pueden realizar en solitario, en parejas o en jaurías (Sillero-Zubiri *et al.* 2004, Canevari y Vaccaro 2007). A lo largo de la distribución de este grupo, existen casos de simpatria entre dos a cinco especies, y en algunos casos una especie con 11 a 13 especies de otros cánidos como el caso de los lobos grises y los coyotes, respectivamente (Sillero-Zubiri *et al.* 2004).

### 1.2 Importancia de los estudios en cánidos simpátricos de Sudamérica

En Sudamérica, Medel y Jaksic (1988) han evaluado patrones de simpatria entre 55 pares de especies de las cuales el 18 % mostraron algún grado de solapamiento en su distribución. Para estos autores, el grado de simpatria fue bajo y lo atribuyeron a comportamientos de territorialidad interespecífica que reduciría el co-uso de recursos alimenticios. Sin embargo, resaltaron la importancia de realizar estudios comparativos entre especies para comprender estos procesos,

siendo necesaria la integración de información como dieta, preferencias de hábitat, datos poblacionales y organización social, entre otros aspectos.

Existen diversos estudios de *C. thous* y *L. gymnocercus* en Brasil, Bolivia e incluso Argentina (Gatti *et al.* 2006, Maffei y Taber 2003, Luengos 2003, Farias y Kittlein 2008, Varela *et al.* 2008, Castillo *et al.* 2011, Periago *et al.* 2012), donde se describen la composición de la dieta, uso de hábitat, patrones de actividad y otros aspectos ecológicos de las especies (Tabla 1). Más específicamente existe un número de estudios que exploran el solapamiento en el uso de recursos entre una de estas especies con otros carnívoros, principalmente en Brasil (Juarez y Marinho-Filho 2002, Jácomo *et al.* 2004, Bueno y Motta-Junior 2004, Michalski *et al.* 2006, Rocha 2006, Vieira y Port 2007, Faria-Corrêa *et al.* 2008) (Tabla 1).

Entre *C. thous* y *L. gymnocercus*, se mencionan diferencias en los patrones de actividad, como es el caso de Vieira y Port (2007). Estos autores, en un estudio de 16 meses en el Parque Nacional Aparados da Serra (Brasil), sugieren que *C. thous* tiene hábitos marcadamente nocturno y limitaría las actividades de *L. gymnocercus* por competencia por interferencia debido al tamaño corporal relativamente más grande. Sin embargo, el tamaño corporal de ambas especies se encuentra en rangos semejantes (*C. thous*, 4.5 a 8.5 kg, cabeza-cuerpo: 54 a 77.5 cm; *L. gymnocercus*, 3 a 8.2 kg, cabeza-cuerpo: 44 a 72 cm, Canevari y Vaccaro 2007). En Argentina, Di Bitetti *et al.* (2009) han comparado los patrones de actividad y uso de hábitat de estos zorros en la Reserva Natural Iberá (Corrientes), distante a 75 km del PNM. Ambos sitios a pesar de su cercanía geográfica poseen diferencias en cuanto a la estructura y composición florística, al tamaño, y tipo de manejo y protección que reciben por parte del Estado. La Reserva Natural Iberá consiste en un macroecosistema de humedales con aproximadamente 1.300.000 ha protegidas de multiuso bajo la legislación provincial, (Di Bitetti *et al.* 2009). En cambio, el PNM tiene 17.760 ha y se encuentra bajo protección de la Administración de Parques Nacionales. En el trabajo realizado por Di Bitetti *et al.* (2009), se evaluó si *C. thous* y *L. gymnocercus* segregaban el uso de los distintos ambientes o sus patrones de actividad, para minimizar la probabilidad de los encuentros durante el forrajeo, lo

que permitiría una posible reducción de la competencia por alimentos u otros recursos. Los autores para poder discutir alguna relación competitiva potencial, compararon estos resultados con datos provenientes de muestreos con cámaras trampa en áreas de distribución sin solapamiento entre estos cánidos (Bosque Atlántico de la provincia de Misiones para *C. thous* y el Parque Nacional Lihué Calel de la provincia de La Pampa para *L. gymnocercus*, ambos en Argentina). La comparación sugiere que, a pesar de las diferencias encontradas en el uso relativo de los ambientes dentro de la Reserva Natural Iberá, el mecanismo que facilitaría la coexistencia entre ambos zorros sería principalmente la partición de las actividades en el tiempo, es decir, niveles altos de actividad de *L. gymnocercus* en los intervalos de tiempo en los que *C. thous* presentó un menor nivel de actividad (Di Bitetti *et al.* 2009). Según estos autores, *L. gymnocercus* presentaría una plasticidad comportamental para eludir encuentros con otros cánidos simpátricos, al ajustar su patrón de actividad. En el caso de la vida en simpatría de estas especies en la Reserva Natural Iberá, *L. gymnocercus* podría estar subordinada a *C. thous* por competencia debido a su menor tamaño corporal y al forrajeo en solitario que realiza (Di Bitetti *et al.* 2009). Para demostrar esta hipótesis, estos investigadores han recomendado estudios que detallen a futuro la dieta, patrones de actividad, interacciones sociales y el dominio vital de estas especies tanto en simpatría como en alopatría en distintos sitios de estudio.

El presente trabajo de tesis apunta a generar información de base sobre estas especies de cánidos silvestres más comunes del nordeste argentino, teniendo en cuenta el vacío de información existente, siguiendo las recomendaciones efectuadas por estudios previos respecto de ampliar el conocimiento sobre varios aspectos de este grupo de carnívoros. El PNM representó un área de estudio ideal, ya que tiene ambientes típicos del nordeste del país en buen estado de conservación en comparación con sus áreas de amortiguación, y tiene bajo protección a *L. gymnocercus* y *C. thous* junto a una especie de cánido presente en el área pero con bajas detecciones, *Chrysocyon brachyurus*.

Tabla 1: Estudios realizados en las especies de interés.

Especie	Sitio	Coord	Nmuestras - Tipo	Análisis	Resultados Principales	Período	Fuente
<i>C. brachyurus</i>	Estación Experimental de Itapetinga, San Pablo, Brasil	6.706 ha 23°42'S 47°57'W	483 heces de <i>C. brachyurus</i> <sup>1</sup> 78 heces de <i>C. thous</i> <sup>2</sup>	Dieta: ocurrencia y biomasa Espectro de presas consumidas (g) Índice estandarizado de Leivins	<sup>1</sup> Igual proporción de ítems animales y vegetales ( <i>S. lycocarpum</i> y armadillos y roedores). Más generalista <sup>2</sup> Mayor consumo de animales (insectos). Más especialista. - Variación estacional de la dieta de ambas especies	Marzo 1998- Diciembre 1999	Bueno y Motta-Junior (2006)
<sup>1</sup> <i>C. brachyurus</i> <sup>2</sup> <i>C. thous</i> <sup>3</sup> <i>L. ventus</i>	Parque Nacional Emas, Estado de Goiás, Brasil	132.000 ha 18°19'S 52°45'W	<sup>1</sup> 1673 heces <sup>2</sup> 177 heces <sup>3</sup> 273 heces Cámaras trampa	Dieta Patrones de actividad Uso de hábitat Solapamiento y partición de nicho	Dieta: 42% origen animal, 58% origen vegetal: 241% origen animal, 59% origen vegetal Alto solapamiento entre la sp <sup>1</sup> y sp <sup>2</sup> . Ambas usan los pastizales. Sp <sup>3</sup> usa todos los hábitats. Las especies son predominantemente nocturnas - Los roedores mirtidos contribuyen mayormente a la dieta en otoño e invierno. - Las especies introducidas (ungulados y liebres) formaron más del 40% de la dieta. - Las diferencias en la frecuencia de artropodos y roedores explicarían la diferenciación espacial de la dieta. - Comportamiento oportunista con la abundancia de larvas de insectos.	Marzo 1999- Febrero 2000	Jácomo <i>et al.</i> (2004) Farias y Kittlein (2008)
<i>L. gymnoercus</i>	Biosfera Mar Chiquita, Buenos Aires	37°40'S 57°10'W	270 heces	Dieta: Frecuencia numérica, biomasa relativa Diferenciación espacial de la dieta Índice de Planka	Ítems de origen vegetal 69% (5 especies de plantas), ítems animales (31%): artropodos (coleópteros y escorpiones) y micromamíferos (roedores y marmosas) <i>Ziziphus mistol</i> fuente principal de alimento. La dieta en el Chaco dominada por frutos, mientras que en la pta. domina los ítems animales.	Febrero 2005- enero 2006	Varela <i>et al.</i> (2008)
<i>C. thous</i>	Fazenda Monte-Alegre, Estado de Paraná, Brasil	127.000 ha 24°12'42"S 50°33'26"W	30 contenidos estomacales	Dieta: frecuencia y porcentaje de ocurrencia	19 especies de plantas, 92,9% frutos 12 especies de animales, 73,3% vertebrados, 63,3% vertebrados	Enero 2001- Mayo 2006	Rocha <i>et al.</i> 2008
	Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, Brasil	1.500 ha 20°33'-20°38'S 40°23'-40°26'W	131 heces	Dieta: porcentaje de ocurrencia	<i>Allagoptera arenaria</i> 24%, semillas no identificadas 19%, artropodos 12,6%, vertebrados 2,7% (ver tablas en publicación)	Junio 2000- Septiembre 2002	Gatti <i>et al.</i> (2006)
	Reserva Biológica Lamí, Estado Rio Sul do Grande, Brasil	180 ha 30°15'S, 51°05'W	300 heces	Dieta: frecuencia de ocurrencia, porcentaje relativa de frecuencia. Análisis de varianza con randomización	87,6% origen animal (vertebrados: roedores). Ausencia de frutos.	2000 (un año)	Pedó <i>et al.</i> 2006

	La Pascana, Santa Cruz, Bolivia	60,000 ha 17°00'37"-S 62°00'00"-W	Radio telemetría 2 machos 1 hembra	Mínimo Polígono convexo	Hembra: área de acción 280 ha Machos: 110 y 258 ha Densidad: 0.7 a 1 ind/km <sup>2</sup> Individuos predominantemente nocturnos desde las 17 a 9 hs Uso de hábitat: bosque ribereño	1995-1996 Maffei y Taber (2003)	Trovati <i>et al.</i> (2007)
	Miracema de Tocantins y Porto Nacional, Brasil	20,000 ha	Radio telemetría 2 hembras 1 macho				
<sup>1</sup> <i>C. thous</i> <i>Nasua nasua</i> <i>Leopardus pardalis</i>	Rancho Nhumirim, Panatamal de Brasil	43 km <sup>2</sup> 18°59' S 56°39' W	<sup>1</sup> 64 heces de 64 individuos capturados	Dieta: frecuencia de ocurrencia Diferenciación de la dieta entre sexos	No hubo diferencias en la dieta entre machos y hembras, si entre estaciones seca y húmeda. Estación seca: anuros, coleópteros, y frutos de <i>Guazuma ulmifolia</i> y <i>Hancornia speciosa</i> Estación húmeda: ortópteros y frutos de <i>Byrsonima orbignyana</i>	Diciembre 2005- febrero 2008	Bianchi <i>et al.</i> (2014)
	Parque Nacional Aparados da Serra, sudeste de Brasil	10,250 ha 29°10' S 50°05' W	<sup>1</sup> 44 heces, 13 detecciones <sup>2</sup> 90 heces, 28 detecciones	Dieta: composición, solapamiento. Heces. Uso de hábitats: heces. Tabla de contingencia Patrón de actividad: avistaje directo en transectas	Items en común fueron los roedores, coleópteros, aves y semillas y frutos Solapamiento en la dieta fue de 0.92 <sup>1</sup> en bordes de bosques, pastizales y caminos, es más nocturno <sup>2</sup> Solo en áreas abiertas	Junio 2000- octubre 2001	Vieira y Port (2009)
<sup>1</sup> <i>C. thous</i> <sup>2</sup> <i>L. gymnocercus</i>	Parque Estatal Iapua, Río Grande do Sul, Brasil	5556 ha 30°22' S 51°02' W	<sup>1</sup> 6 detecciones, 17 animales recapturados (13 adultos, 2 juveniles) <sup>2</sup> 12 detecciones, sin capturas	<sup>1</sup> Actividad diurna, lunar y estacional. Densidad: Biología Reproductiva <sup>1,2</sup> Distribución espacial y superposición de hábitat	<sup>1</sup> Alta actividad nocturna sin diferencias entre las fases lunares. Densidad 0.78 ind/km <sup>2</sup> . Presente en todos los ambientes. <sup>2</sup> Ausente o especie muy rara en el área	Enero 2002- Octubre 2003	Faria-Correa <i>et al.</i> (2009)
	A (1,2) Reserva Natural Iberá, Colonia Carlos Pellegrini, Corrientes, Argentina. B (2) Parque Nacional Lihuel Calef, La Pampa, Argentina C (1,2) Bosque Atlántico, Misiones, Argentina	A <sup>1</sup> . 300,000 ha 28°39' S 57°23' W B <sup>9</sup> . 900 ha 37°57' S 65°33' W C <sup>25</sup> . 30 - 27°00' S 53°50' - 54°30' W	Cámaras trampa en los tres sitios	Patrones de uso de Hábitat Patrones de actividad diaria	A: <sup>1</sup> Fue frecuentemente registrado en hábitats boscosos. Fue más nocturno. <sup>2</sup> Registrado preferentemente en áreas abiertas La presencia de ambas especies presentó una correlación negativa.	Agosto-septiembre 2007 B: Enero-Abril 2006 C: 2003-2007	Di Bitetti <i>et al.</i> (2009)

### 1.3 Mecanismos que favorecen la coexistencia de especies simpátricas

En los estudios ecológicos, existe un enfoque que sostiene que las interacciones entre los organismos producen la organización de las comunidades, y entre ellas, la competencia interespecífica (por explotación o interferencia) y la partición del nicho son consideradas fuerzas dominantes que modelan la estructura de la comunidad en ambientes naturales (Pianka 1986). Para estudiar las interacciones entre especies, es conveniente cuantificar el grado de solapamiento entre ellas al utilizar el alimento, el espacio u otros recursos, siendo necesarias las medidas de la superposición del nicho (Hurlbert 1978). Estas medidas consisten en el uso combinado de uno o más recursos, por dos o más especies (Colwell y Futuyma 1971), y son índices considerados como una medida de competencia, lo que permitiría el análisis teórico de la misma (Hurlbert 1978). No obstante, en determinadas situaciones, estos índices pueden ser evidencia a favor o en contra de la existencia de competencia (Colwell y Futuyma 1971). Si hubo competencia interespecífica, una de las consecuencias es la exclusión competitiva de una o más especies al no poder ocupar el mismo nicho ecológico debido al efecto negativo con la especie competidora (Di Bitetti *et al.* 2009). Por lo tanto, para que la coexistencia sea posible, las especies deben presentar cierto carácter que las diferencie en morfología o comportamiento, y esto influiría a su vez en el uso diferente de los recursos o un uso similar de los mismos pero en distintas áreas o momentos (Schoener 1974). De este modo, la coexistencia que actualmente se observa entre las especies simpátricas sería resultado de un proceso de exclusión competitiva que hubo en un tiempo pretérito (fantasma del pasado competitivo) durante el proceso de especiación (Bardier 2011).

Algunas investigaciones evidencian potenciales relaciones de competencia entre especies. Por ejemplo, Berger y Gese (2007) realizaron un estudio en el Parque Nacional Grand Teton (USA) para determinar si la mortalidad de *Canis latrans* causada por *Canis lupus* era suficiente para reducir la densidad del primero. Este estudio analizó el dominio vital, las tasas de supervivencia y dispersión, y las causas específicas de mortalidad (enfermedad, cacería, depredación, entre otras causas) de *Canis latrans* en sitios con variación en la abundancia temporal y espacial de *C. lupus*.

Estos investigadores encontraron que *C. latrans* fue el depredador numéricamente dominante, pero sus densidades variaron temporal y espacialmente en función de *C. lupus*. La densidad de *C. latrans* declinó entre un 33 - 39 % en zonas con presencia de *C. lupus*, siendo la competencia por interferencia un factor que reducía localmente la población de la primera especie en presencia de *C. lupus*.

Una hipótesis propone que a mayor solapamiento en la utilización de los recursos, mayor es el coeficiente competitivo, y por lo tanto, mayor la intensidad de competencia entre dos especies (MacArthur y Levins 1967). Por ejemplo, Scognamillo y colaboradores (2003), han evaluado los factores ecológicos y de comportamiento (áreas de acción, patrones de actividad, uso de hábitat, dieta y selección de presas) que permiten la coexistencia de *P. concolor* y *P. onca* en el Hato Piñero ubicado en los llanos del este-central de Venezuela. Mediante captura y monitoreo por radiotelemetría de cinco jaguares (tres hembras y dos machos) y seis pumas (cuatro hembras y dos machos), encontraron por un lado un porcentaje de solapamiento bajo (16 %) en el uso del espacio, una actividad preferentemente nocturna y la amplitud del nicho trófico (Puma:  $B_{STA} = 0.62$ , yagüareté:  $B_{STA} = 0.55$ ) similar, pero una diferencia por parte del yagüareté hacia la selección de carpinchos y pecaríes de collar. Para estos autores la coexistencia de estos felinos estaría dada por la disponibilidad apropiada de presas y la heterogeneidad ambiental, siendo importante la separación micro-espacial entre estos felinos, lo que evitaría costos de la competencia por interferencia sumada a una diferenciación temporal atribuida al tamaño y al tipo de presas capturadas (Scognamillo et al. 2003).

Otra hipótesis que intenta explicar las relaciones de competencia interespecífica y el reparto de los recursos propone que el solapamiento estaría vinculado con el grado de similitud corporal entre las especies. En relación a esto, esta tesis evaluará interacciones entre dos especies simpátricas, *C. thous* y *L. gymnocercus*, que constituyen un buen modelo a evaluar cómo y porqué a pesar de las semejanzas morfológicas (tamaños corporales similares en el rango de los 4 a 8 kg) y determinados comportamientos similares presentes en ambas especies (dieta omnívora y oportunista, hábitos

preferentemente nocturno), es posible la coexistencia de las mismas en ambientes de la provincia Fitogeográfica del Chaco Húmedo (Pautasso 2008, Ojeda *et al.* 2012) de Argentina, siendo una aproximación a evidencias que demuestren la existencia de competencia entre estas especies. Estos ambientes están representados en el PNM, y en él además confluyen paisajes de las provincia fitogeográfica Paranaense y del Espinal. Existen estudios que evalúan distintas dimensiones del nicho ecológico de forma comparativa entre estos cánidos (Tabla 1), como el trabajo efectuado por Vieira y Port (2007) en el sudeste de Brasil al evaluar posibles mecanismos que particionan los recursos a partir de identificar grados de solapamientos en el uso del hábitat, la dieta y los patrones de actividad en base a la hipótesis de complementariedad del nicho (Tabla 1). Esta hipótesis propone una partición en algunas dimensiones del nicho cuando el solapamiento es mayor en uno de ellos (Schoener 1974).

## **1.4 Particularidades de las especies en estudio**

### **1.4.1 *Cerdocyon thous***

Los adultos de *C. thous* tienen un aspecto robusto, cola frondosa, hocico y orejas cortas (Canevari y Vaccaro 2007, Fig. 1). El pelaje es abundante, corto y grueso, de coloración gris oscuro con una línea media oscura a lo largo del dorso y el vientre; la base y punta de la cola como los costados externos de las patas son gris oscuro o negro, los flancos del cuerpo son más claros y el vientre es gris o bayo anaranjado pálido (Courtenay y Maffei 2004, Canevari y Vaccaro 2007).

Este cánido se distribuye desde el norte de Colombia y Venezuela, Guayanas, gran parte de Brasil, este de Bolivia, Paraguay, Uruguay y norte de Argentina (Canevari y Vaccaro 2007), con nuevos registros para la localidad de Auyan Tepui de Venezuela (Hadik-Barkoczy 2013). Ocupa una gran variedad de ambientes entre ellos sabanas, pantanos, bosques, tierras bajas de la selva amazónica y ambientes antropizados como zonas deforestadas, áreas con desarrollo agrícola, hortícola y/o en regeneración (Eisenberg y Redford 1999, Courtenay y Maffei 2004).

### 1.4.2 *Lycalopex gymnocercus*

Los zorros pampeanos tienen un aspecto más estilizado que *C. thous*, su pelaje es de coloración negro y blanco amarillento, con predominio del negro en dorso, mentón y base de la cola, la cual es larga y de pelaje denso, los muslos de patas traseras y extremidades son bayo rojizo (Canevari y Vaccaro 2007, Fig. 2).

La monofilia de *Lycalopex* está relativamente bien soportada desde un punto de vista filogenético, pero las relaciones internas del género son confusas (Fuentes-González y Muñoz-Durán 2012). En Argentina, estudios moleculares preliminares y craneométricos indicaron que no habría una separación taxonómica entre *L. gymnocercus* y *L. griseus*, e incluso se recomendó uniformar la categoría de conservación de ambas especies (Lucherini y Zapata 2012, Prevosti *et al.* 2013). Las poblaciones de esta especie se distribuyen desde el sur de Bolivia y Brasil, Chile, Paraguay, Uruguay y Argentina hasta Tierra del Fuego (Canevari y Vaccaro 2007).

**Figura 1:** Adulto y juvenil machos de *Cerdocyon thous* en borde de bosque mesófilo, enero de 2015, PNM (Corrientes, Argentina).



**Figura 2:** Adulto de *Lycalopex gymnocercus* en pajonal mesófilo, diciembre de 2014, PNM (Corrientes, Argentina).



### 1.5 Pregunta de investigación

La pregunta general de la tesis está relacionada a determinar si existen variaciones en cuanto a la dieta, el uso de hábitats, la densidad poblacional y abundancia de *C. thous* y *L. gymnocercus* que evidencien algún grado de solapamiento o partición temporal o espacial de recursos como alimento o tipos de ambientes.

## **1.6 Objetivo general y objetivos particulares**

Para comenzar a explorar la pregunta general de investigación, se estableció como objetivo general evaluar de forma comparativa la dieta, uso de hábitats, las estimaciones de densidad y abundancia y la organización social y reproducción de estas especies en un área protegida del nordeste de Argentina, el PNM. Estas son características necesarias para comprender la biología de las especies, y los datos acerca de las mismas en esta área de estudio son sumamente escasos.

Los objetivos particulares fueron desarrollados en distintos capítulos. En el capítulo 2, se planteó objetivos concernientes a la dieta y el uso de los ambientes: 1) describir la composición de dieta y la superposición o partición de los recursos tróficos; 2) evaluar el comportamiento oportunista o selectivo de los cánidos según la disponibilidad de un determinado alimento; 3) y, analizar el uso de tres tipos de ambientes por estos cánidos dentro del área de estudio. Otros objetivos particulares tuvieron relación con parámetros poblacionales, la organización social y la reproducción de estos cánidos, estos fueron: 1) obtener estimaciones de abundancia y densidad de cánidos y, 2) describir la organización social y las posibles temporadas reproductivas de los cánidos dentro del área protegida.

## **1.7 Hipótesis general de trabajo**

En simpatría, el grado de similitud morfológica y de comportamiento que presentan *C. thous* y *L. gymnocercus* posiblemente determine dimensiones del nicho ecológico, como la dieta y uso del hábitat, con un amplio grado de solapamiento. Por lo tanto, las variaciones interespecíficas en otras dimensiones - como la densidad, abundancia, organización social y/o reproducción- representen una partición que permitiría el reparto de recursos, y a su vez, represente un mecanismo que evite la competencia entre estas especies dentro de los ambientes del PNM. Esta hipótesis es una pauta general del trabajo a realizara aunque no sea puesta a prueba en esta tesis doctoral.

## 1.8 Estructura general de la tesis

En este capítulo 1, se presenta una introducción al estado del arte sobre las características de las especies en estudio, las investigaciones generales efectuadas y el marco teórico de la investigación. En el capítulo 2 se desarrolla un estudio sobre la composición de la dieta, el grado de solapamiento trófico, la respuesta funcional ante la disponibilidad de frutos carnosos y una descripción del uso de los ambientes por cánidos en un área protegida del nordeste argentino, el PNM (Corrientes, Argentina). En base a las hipótesis y los objetivos particulares de este capítulo, se exponen los métodos de muestreo empleados a campo para la colecta de heces y el conteo directo de los cánidos, y los censos y descripciones de la fenología de plantas con frutos carnosos para estimar la disponibilidad de recursos tróficos. A partir del análisis de los datos y la evaluación de los resultados, se encontraron similitudes en la composición de la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus*, constituidas por frutos, invertebrados, micromamíferos, mesomamíferos, aves y reptiles, con variaciones mensuales en los porcentajes de ocurrencia de estos alimentos. El índice de solapamiento de la dieta y el uso de los ambientes entre especies fue alto en ambas estaciones. No obstante, el comportamiento oportunista de cada cánido en relación al consumo de frutos fue diferente, e incluso, se encontró en determinada franja horaria de la estación estival o invernal un uso diferencial de los ambientes analizados.

En el capítulo 3 se describe la metodología utilizada para estimar la densidad y abundancia de estas especies en el PNM en tres ambientes a partir de muestreos efectuados durante la estación invernal de 2015. Además, para ampliar la descripción de la organización social y datos reproductivos, se incluye observaciones efectuadas en un lapso de tiempo mayor, entre enero de 2009 a diciembre de 2010 denominado P<sub>1</sub>, y entre diciembre de 2014 y noviembre de 2015, denominado P<sub>2</sub>. En resumen, en este estudio se encontró que *C. thous*, *L. gymnocercus* y *C. brachyurus* viven en el área protegida y *Canis lupus familiaris* ingresaría de forma esporádica desde zonas periféricas del parque. Las estimaciones de densidad y abundancia promedio de *C. thous* fue de 0.9 ind/km<sup>2</sup> y 0.3 ind/km, y de *L. gymnocercus* fue de 1.4 ind/km<sup>2</sup> y 0.5 ind/km. A partir de los

registros, se presenta una descripción de la organización social en grupos familiares de ambos zorros y se propone esquemas reproductivos de estas especies en base a la observación de hembras preñadas, detección de crías, juveniles y parejas reproductoras. En el capítulo 4 se evalúa de forma comparativa los resultados encontrados en capítulos anteriores, para obtener información válida y original que aporte al conocimiento de estas especies en ambientes representativos bajo protección del nordeste de Argentina. Por último, se presenta las conclusiones finales en el capítulo 5. En general, se sugiere que a pesar de las semejanzas entre *C. thous* y *L. gymnocercus* en relación a la dieta, el uso de los ambientes, las estimaciones de abundancia y densidad como la organización social que presentaron en este estudio, las diferencias encontradas estarían influenciadas por las limitaciones de la vida en grupos familiares y los esquemas reproductivos propuestos para cada especie, sin evidencias que sustente la existencia de competencia entre estos cánidos dentro del PNM.

## CAPÍTULO II

### **Dieta y uso de hábitats por cánidos simpátricos en el PNM (Corrientes, Argentina)**

#### **1. INTRODUCCION**

*Cerdocyon thous* y *L. gymnocercus* son especies con dietas omnívoras, con diversas especies presas, entre ellas mamíferos de mediano porte como ungulados, armadillos, carpinchos, micromamíferos como marsupiales y roedores, aves, reptiles, anfibios, crustáceos, insectos, y además de frutos y carroña (Sillero-Zubiri *et al.* 2004, Bueno y Motta-Junior 2004, Vieira y Port 2007, Lucherini y Luengos 2008, entre otros). A lo largo de la distribución de estas especies, se han realizado varios estudios de dieta como Pedó *et al.*(2006), Rocha *et al.* (2008), Gatti *et al.* (2006), Trovati *et al.* (2007),entre otros; así también, existen trabajos comparativos de la dieta y otros aspectos biológicos con otras especies de cánidos (Uchoa y Moura-Britto 2004, Bueno y Motta-Junior 2004, Jácomo *et al.* 2004, Lemos *et al.* 2007, Rocha-Mendes *et al.* 2010) (Tabla 1). Un número menor de investigaciones ha evaluado la relación entre dieta y disponibilidad de recursos tróficos, entre ellos Farias y Kittlein (2008) y Varela *et al.* (2008) para *L. gymnocercus*.

Otros estudios, han contrastado la dieta y/o aspectos ecológicos entre las especies de interés para esta tesis, como Vieira y Port (2007) y Faria-Corrêa *et al.* (2009) en Brasil y Di Bitetti *et al.*(2009) en Argentina (Tabla 1). Algunos de estos estudios evalúan el uso de los hábitats por cánidos en simpatria, tanto durante el forrajeo, la búsqueda u obtención de sitios de refugio o crianza, lo que constituyen aspectos interesantes de conocer de las comunidades de mamíferos. En el Parque Estatal Itapuã (Río Grande do Sul, Brasil), se evaluó la distribución espacial y la superposición del hábitat entre *C. thous* y *L. gymnocercus* en un período de 21 meses, y se encontró que la primera especie estuvo presente en todos los ambientes, siendo la segunda rara en esta área de estudio (Faria-Correa *et al.* 2009). En otros estudios, *L. gymnocercus* fue registrada preferentemente en

áreas abiertas, en cambio *C. thous* se registro en varios ambientes con una tendencia hacia hábitats boscosos (Vieira y Port 2007, Di Bitetti *et al.*2009).

Como se mencionó en el capítulo 1, el PNM presenta distintos ambientes que incluyen bosques mesófilos, pajonales y palmares de *B. yatay*. Estos ambientes tienen una gran variedad de recursos tróficos, entre ellos numerosas especies de plantas de frutos carnosos, comestibles para la mayoría de los mamíferos herbívoros y omnívoros del área (Romero y Chatellenaz 2013a). En este trabajo se evaluó la dieta, la disponibilidad de recursos como frutos carnosos, la respuesta funcional de las especies a esta disponibilidad -comportamiento de los depredadores ante cambios en la abundancia de un determinado alimento en el ambiente Martínez *et al.* (1993)-y el uso de los ambientes a lo largo del año en situación de simpatría, para explorar la partición o superposición en estas dimensiones del nicho trófico.

En este marco se propone como hipótesis que en los distintos ambientes del PNM, existirían similitudes en las dietas de los cánidos a lo largo del año debido a las semejanzas morfológicas y de comportamiento que presentan (**Hipótesis 1**), y se espera encontrar entonces para ambas especies 1) ítems alimentarios comunes (**Predicción 1.1**), cuyo 2) índice de Pianka tendrá con un valor alto en ambas estaciones, es decir, habría una alta superposición de los nichos tróficos (**Predicción 1.2**). En relación al comportamiento de consumo, se sabe que estos cánidos son depredadores oportunistas (Sillero-Zubiri *et al.* 2004) que le permitiría ajustar sus dietas según la disponibilidad de ítems diversos en el ambiente (**Hipótesis 2**). En este sentido, se predice 1) que los animales en estudio aumentarán el porcentaje de frutos en su dieta cuando estos ítems estén altamente disponibles (**Predicción 2.1**), 2) una asociación positiva entre los porcentajes de ocurrencia de los frutos en la dieta y la disponibilidad de estos en el ambiente (**Predicción 2.2**), 3) existencia de un aumento en la frecuencia de otros ítems alimentarios cuando la disponibilidad de los frutos frecuentemente consumidos disminuya o no estén disponibles (**Predicción 2.3**); y finalmente 4) una preferencia por los ambientes que presente en mayor frecuencia las especies de plantas en fructificación que se encuentren incluidas en la dieta de estos cánidos (**Predicción 2.4**).

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

---

### 2.1 Descripción general del área de estudio

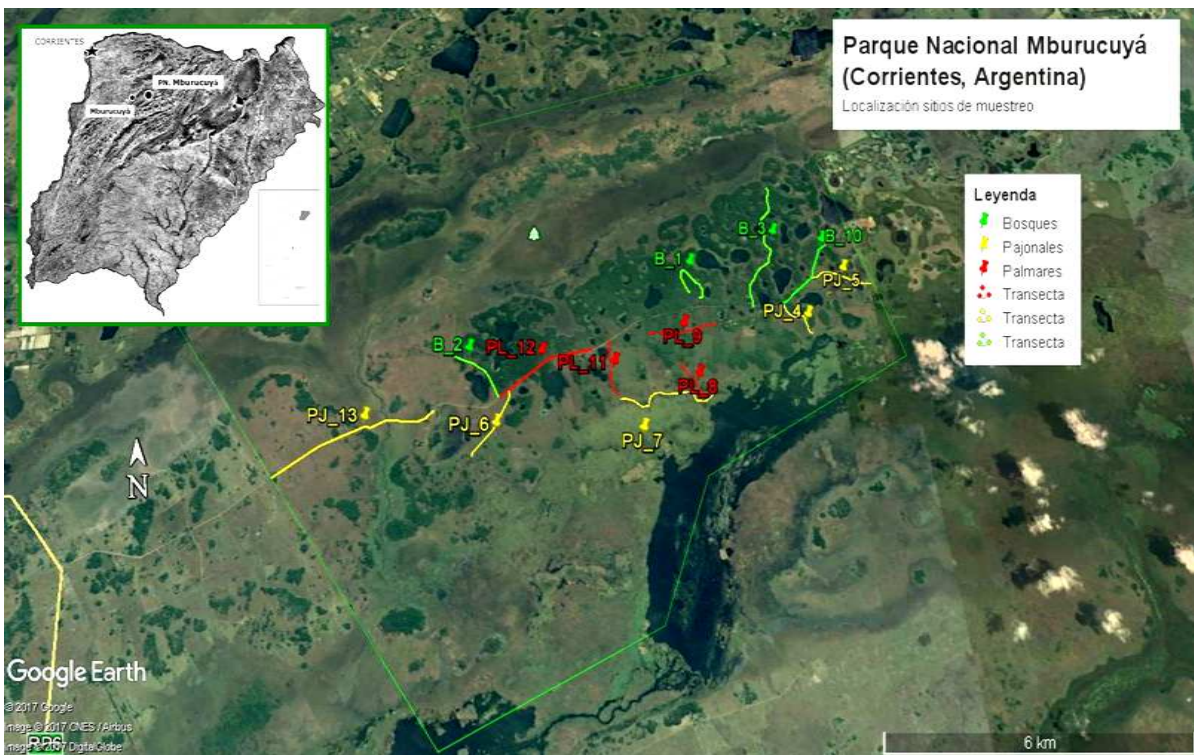
El PNM está ubicado entre los  $27^{\circ}58'S$ - $26^{\circ}05'S$ , y  $57^{\circ}59'W$ -  $58^{\circ}08'W$ , a 68 msnm en el departamento Mburucuyá, en el sector centro-noroeste de la provincia de Corrientes. Comprende en total 17.660 ha, cuyos límites naturales están constituidos por la Cañada Fragosa al norte y por el río Santa Lucía al sur (Fig. 3). Originalmente, las tierras que lo conforman fueron objeto de una colonización muy antigua, con grandes cantidades de ganado cimarrón desde el siglo XVII, y en 1717 se instaló una estancia perteneciente a la Compañía de Jesús en el Paraje “Rincón del Portillo” que estaba destinada a la explotación ganadera (Arbo 2004). Posteriormente, comenzó el poblamiento efectivo de la zona hasta principios del siglo XX, y en 1928 fueron adquiridas por la familia Pedersen que contemplaron la explotación agropecuaria con el cuidado de la naturaleza, estableciendo dos estancias denominadas “Santa María” y “Santa Teresa” (Saibene y Montanelli 1997), cuyos cascos se conservan hasta la actualidad. En 1991, tras el fallecimiento de Troels Myndel Pedersen, quien fuera dueño de las tierras, su esposa Sra Nina Pedersen realizó la donación a la Nación Argentina con la finalidad de destinarlas a la creación de un área protegida, que desde 2001 se denomina Parque Nacional Mburucuyá, el primer Parque Nacional de Corrientes.

A partir de la creación del parque se inició y efectuó el retiro efectivo del ganado (2001). En el plan de manejo del PNM (2002), se menciona la actividad ganadera de forma experimental en potreros "Rincón" y el "potrero 17", pero esto no se hizo efectivo, sólo algunos bovinos son ingresados al PNM pero próximos al límite noreste. Otras prácticas que se mantienen dentro del área protegida son las quemas prescriptas y el mantenimiento de cortafuegos, que se efectúan con baja intensidad y frecuencia, y con alternancia de sectores denominados "potreros". Esta práctica es una intervención que se realizó desde la colonización de las tierras, pero la diferencia, es que ahora se efectúan con objetivos de conservación de los paisajes característicos de la Eco-región de los Esteros del Iberá, que es una política llevada a cabo y regulada por la Administración de Parques

Nacionales (Reglamento para la protección y manejo de fauna silvestre, Res. 157-91 APN). Con ello, se intenta conservar una sabana de yatay y pastizales con la diversidad específica que los caracteriza, controlando los procesos de arbustificación e invasión de exóticas y evitando los incendios de grandes superficies (Proyecto Control de Incendios en Plan de Manejo del PNM 2002).

Evaluar estos impactos sobre la población de estos cánidos escapa de los objetivos de la tesis. Sin embargo, consideramos que a largo plazo algunos de estos factores como la ganadería, el manejo del fuego, las forestaciones, el crecimiento del ejido urbano, entre otros, deben ser analizados sobre los mamíferos y sus zonas de amortiguación.

**figura 3:** Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes, Argentina). Mapa de sitios de muestreo.



### 2.1.1 Características geomorfológicas, climáticas y fitogeográficas del PNM

Según la división regional propuesta por Bruniard (1966), el área está comprendida dentro del Triángulo de la Capital, caracterizado por un relieve suavemente ondulado, con albardones arenosos que poseen una orientación NE-SW, modelado por la acción del río Paraná, cuando su cauce atravesaba la mitad occidental de la provincia de Corrientes. De acuerdo a Popolizio (1989), se encuentra dentro de las Lomadas y Planicies Embutidas del Noroeste, una de las grandes unidades geomorfológicas que integran la Llanura Mesopotámica. En las lomas arenosas se desarrollan bosques y pajonales mesófilos, y entre ellas, depresiones con lagunas. Al norte existen planicies inundables y cañadas, algunas de gran extensión como la Cañada Fragosa que permiten el desarrollo de vegetación higrófila como praderas de ciperáceas y pajonales húmedos (Fig. 3).

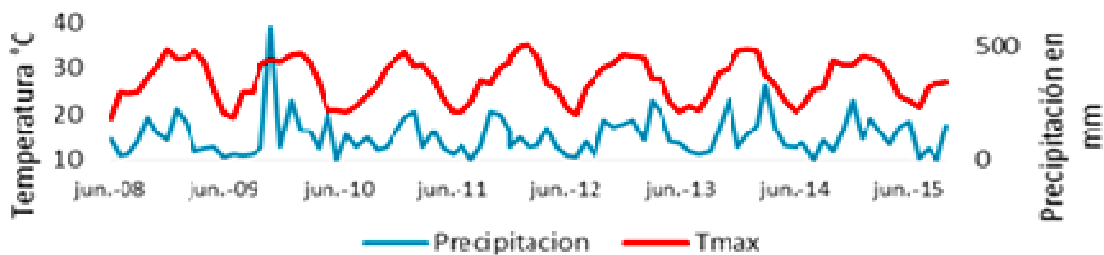
Desde el punto de vista climático, el parque está en la zona perhúmeda (Bagnouls y Gausson 1957), en la cual se determinó dos estaciones en base a las precipitaciones medias mensuales y las temperaturas medias de la provincia de Corrientes. La estación invernal, se extiende desde principios de mayo hasta septiembre, posee una temperatura promedio de 15°C, con precipitaciones de 300 a 400 mm, y la probabilidad de heladas entre los meses de junio a agosto (Burgos 1970, Bruniard 1981). En cambio, la estación estival abarca desde principios de septiembre a finales de abril, se caracteriza por una temperatura promedio de 26.5°C, y precipitaciones promedio de 700 mm (Bruniard 1981). Las temperaturas máximas y mínimas (°C) y las precipitaciones (mm) fueron representadas en la Fig. 4, elaborada a partir de datos proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional, Estación Meteorológica de Paso de los Libres (29°41'S, 57°10'W), entre los años 2008 a 2015, período de tiempo en los cuales se comprenden datos de campo tomados en el PNM.

Fitogeográficamente, el área de estudio se halla dentro del Distrito Oriental de la provincia fitogeográfica Chaqueña, en una subdivisión denominada Subdistrito Correntino, Parque Mesopotámico de sabanas gramíneas, palmares de *Butia yatay* y bosques de las lomas y planicies embutidas, en el cual confluyen elementos florísticos Paranaenses y del Espinal (Cabrera 1976, Carnevali 1994). La vegetación se caracteriza por bosques mesófilos, que se distribuyen en isletas,

y predominan laureles (*Ocotea acutifolia*), acompañados por *Enterolobium contortisiliquum*, *Handroanthus heptaphyllus*, *Chrysophyllum gonocarpum* y *Cordia americana*, con presencia de orquídeas (*Oeceoclades maculata* y *Sarcoglottis grandiflora*) y bromeliáceas terrestres (*Pseudananas sagenarius* y *Bromelia serra*) (Fontana *com. pers.*) (Fig. 5 a). Este tipo de bosque presenta áreas con menor número de individuos de *O. acutifolia*, y mayor cantidad de *Schinopsis balansae* (quebracho colorado). Además, existen bosquecillos ralos integrados principalmente por especies del género *Prosopis*, en particular *P. affinis* (aromitos).

En la parte alta de las lomadas se encuentran “pajonales” (pastizales altos) de *Elionurus muticus* y *Andropogon lateralis* (Fig. 5 b), de pastos y hierbas de 0.5 m de altura promedio, aunque sus inflorescencias pueden superar los 1.5 m (Chatellenaz *et al.* 2010). En zonas bajas, con suelos deficientemente drenados crecen pajonales de *A. lateralis* y *Sorghastrum agrostoides*, con otras especies higrófilas constituyendo los denominados “malezales” (Carnevali 1994). Otro tipo de ambiente, lo constituyen los palmares de *B. yatay* ubicados en una matriz de pajonales de *E. muticus* y *A. lateralis*. En la faja costera del Estero Santa Lucía, se hallan palmares maduros dispersos con 15 m de altura en promedio (Fig. 5 c), mientras que en otras áreas en recuperación hay palmares densos y jóvenes (Fig. 5 d) que no superan los 6 m de altura (Saibene y Montanelli 1997).

**Figura 4:** Temperatura máxima y precipitaciones durante el período de estudio (2008-2015), PNM (Corrientes, Argentina)



**Figura 5:** Principales formaciones vegetales del PNM, Corrientes, Argentina. Referencias: (a) bosques mesófilos, (b) pajonales mesófilos, (c) palmares jóvenes de *Butia yatay* y (d) palmares de *B. yatay* con ejemplares de más de 15 metros de altura.



### 2.1.2 Descripción de los hábitats y disponibilidad de plantas de frutos carnosos

Entre noviembre 2010 y junio 2012, se efectuó una lista completa de especies presentes en las comunidades vegetales del PNM a partir de censos fitosociológicos (Braun-Blanquet 1979, Dierschke 1994). Se seleccionaron muestras representativas de las comunidades con un método de muestreo sistemático a partir de parcelas de tamaño 4 x 4 m (16 m<sup>2</sup>) en palmares y pajonales, y en bosques parcelas de 25 x 25 m (625 m<sup>2</sup>) debido a la presencia de árboles de gran porte, siendo 10 parcelas por tratamiento. Además, entre enero y noviembre de 2015 se evaluó la disponibilidad de 11 especies de plantas de frutos carnosos, seleccionadas a partir de su identificación en la dieta de los cánidos en estudio en diferentes áreas de su distribución (Bueno y Motta-Junior 2004, Jácomo *et*

al. 2004, Pedó *et al.* 2006, Vieira y Port 2007, Varela *et al.* 2008, entre otros). En el campo se empleó el método de transectas de 100 m x 10 m (1000 m<sup>2</sup>) denominados cada uno *plot*, los cuales fueron distribuidos de forma estratificada y al azar (Ganzhorn *et al.* 2011), con 20 *plot* por tratamiento mediante el auxilio de imágenes satelitales Landsat (Fig. 6). En los *plots* de bosques mesófilos se registró la fenología de 11 especies, a partir de observar la presencia o ausencia de flores, frutos inmaduros o maduros de: *Ocotea acutifolia* (laurel), *Eugenia uniflora* (ñangapirí), *Bromelia serra* (caraguatá), *Brunfelsia australis* (jazmín paraguayo), *Syagrus romanzoffiana* (pindó), *Ficus luschnathiana* (higuerón), *Cordia americana* (guayaibí), *Myrcianthes pungens* (guabiyú), *Chrysophyllum gonocarpum* (aguaí), *Chrysophyllum marginatum* (picazú), *Citrus* (cítricos como naranja duce y agria) y *Tabernaemontana catharinensis* (palo víbora). En *plots* de pajonales y palmares se siguió la fenología de *Butia yatay*, *Psidium guajava* (guayabo) y solanáceas. Por cada *plot* se contabilizó el número de especies e individuos con frutos. Se colectaron entre 10 y 15 frutos de las especies de plantas presentes en cada muestreo para obtener datos de la masa en gramos de frutos con y sin semilla para los análisis de biomasa consumida por cánidos.

## 2.2 Detección de cánidos: Descripción general del método

El trabajo de campo comprendió muestreos con una frecuencia mensual de 10 días de duración entre diciembre de 2014 a noviembre de 2015, con excepción de los meses de marzo, abril y junio donde las condiciones climáticas no permitieron el ingreso al PNM por inundación de diferentes áreas del parque y caminos de acceso. Para los muestreos, se utilizó el método de conteo directo a partir de transectas de línea, que fueron ubicadas espacialmente de acuerdo a la disponibilidad de hábitats y las posibilidades de accesibilidad. Los ambientes muestreados fueron bosques mesófilos (2720 ha), pajonales mesófilos (2500 ha) y palmares de *Butia yatay* (1010 ha), cuyas superficies fueron estimadas por Saibene y Montanelli (1997). Existen otros ambientes de difícil acceso, el estero Santa Lucía, el arroyo Portillo y la cañada Fragosa, que junto a las más de 188 lagunas,

representan el 64.7% de la superficie del parque (Saibene y Montanelli 1997, Fig. 3), lugares no considerados en los muestreos por cuestiones logísticas y de accesibilidad.

En los ambientes seleccionados se ubicaron sitios de muestreo de forma estratificada. Cada sitio consistió en una transecta ubicada en un sendero o cortafuego de longitud variable (1-4.5 km), separadas por una distancia de 2 a 4 km entre sitios, y por una distancia de 4 a 10 km aquellos sitios de un mismo ambiente (Tabla 2). En total se establecieron 12 sitios de muestreo, cuatro sitios en bosques mesófilos, cuatro en pajonales y cuatro en palmares de yatay. Las distancias establecidas entre sitios de muestreo aseguraron la independencia de los datos teniendo en cuenta el desplazamiento de las especies de cánidos. Si bien, el uso de transectas lineales requiere de la utilización de sendas establecidas al azar (Thomas *et al.* 2005), las transectas debieron ser ubicadas en senderos preestablecidos para la operatividad en el muestreo, teniendo en cuenta las restricciones establecidas por la Administración de Parques Nacionales.

Durante los muestreos, se tuvo en cuenta los períodos de mayor actividad de las especies de interés (Di Bitetti *et al.* 2009), por lo que se establecieron dos franjas horarias para los recorridos, una franja diurna entre el amanecer hasta la media mañana (06:00 a 12:00 hs), y otra nocturna desde el atardecer hasta la media noche (19:00 a 00:00 hs). Los recorridos de las transectas se realizaron a pie por dos observadores, a una velocidad promedio de 1.5 km/h.

## **2.3 Dieta: Colecta y análisis de heces**

### **2.3.1 Método de muestreo a campo**

La dieta de las especies de cánidos se analizó a partir de heces que fueron colectadas en forma oportunísima en el PNM, durante los recorridos de las transectas de línea establecidas para los estudios de densidad y abundancia poblacional en tres tipos principales de ambientes: bosques mesófilos, palmares de *B. yatay* y pajonales mesófilos, como así también en los muestreos de fenología de plantas con frutos carnosos. Las muestras de heces de este grupo de carnívoros se

identificaron por su tamaño, forma y olor característico (Chame 2003, Pedó *et al.* 2006), como así también por la presencia de pelos y frutos (Villalba y Yanosky 2000, Chame 2003, Pedó *et al.* 2006, Vieira y Port 2007) y eventualmente el sitio de deposición y la asociación con las huellas de estas especies. Una vez reconocidas, fueron guardadas en bolsas plásticas individuales y rotuladas con la fecha de colección y lugar (coordenadas geográficas con GPS) (Fig. 7). Las muestras frescas debido a la duración de cada campaña eran secadas al sol y luego en laboratorio para evitar la formación de hongos en estufa a temperatura constante (65° C). Las muestras secas fueron conservadas hasta su análisis. Todas las muestras biológicas colectadas se realizaron tomando en cuenta medidas de bioseguridad adecuadas que incluyeron uso de guantes de látex, barbijos y gafas. El descarte del material utilizado también se realizó teniendo en cuenta pautas de bioseguridad.

Durante la colecta de las muestras fue factible cierto margen de error debido a caracteres morfométricos similares entre las heces de estos cánidos con otros carnívoros de mediano porte (Marucco *et al.* 2008) entre ellos *Puma yaguarondi* y *Leopardos geoffroyi*, y especies de comportamientos y dieta muy parecidas como *Procyon cancrivorus*. Gatti *et al.* (2006) han descrito dietas muy parecidas entre esta última especie de prociónido y *C. thous* en el Parque Estatal Paulo Cesar Vinha (Espírito Santo, Brasil). Por lo tanto, existen distintas técnicas para diferenciar las muestras de heces entre especies. Entre estas técnicas se encuentra la asignación a las heces de las huellas próximas al sitio de defecación. Otra técnica generalizada consiste en la búsqueda y análisis de pelos-guarda de las heces. Por ejemplo, Vieira y Port (2007) al comparar la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus* en el Parque Nacional de Aparados da Serra (sudeste de Brasil), colectaron 167 heces y reconocieron el 80.2 % de las muestras mediante estos pelos encontrados en las muestras. Pero, según Godoy Graf (2008), pocos estudios reportaron la proporción real de muestras identificadas por este método. Existe otra técnica, que utiliza los ácidos biliares encontrados en heces mediante cromatografía en capa fina (Cazón y Sühring 1999, Cazón *et al.* 2009). En esta tesis, se utilizó para el reconocimiento específico de las heces de los cánidos del PNM tanto la cromatografía de ácidos biliares como la microestructura de la cutícula y médula de

pelos-guarda (ver anexo 1 para detalles metodológicos sobre estas técnicas).

### **2.3.2 Patrones de ácidos biliares en TLC de cánidos del nordeste argentino**

#### **2.3.2.1 Obtención de patrones de ácidos biliares de carnívoros silvestres**

En noviembre 2012 se obtuvo un permiso para la colecta de muestras de heces de ejemplares de cánidos (*C. thous*, *L. gymnocercus*) y félidos (*P. concolor*, *L. geoffroyi*) en cautiverio del Zoológico Municipal de la ciudad de Corrientes (Fig. 8). En esta etapa se colectaron cinco a seis muestras por especie. Luego, se efectuó la primera etapa de análisis de ácidos biliares en heces en el laboratorio de Química Orgánica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta (Qca-unas, Salta, Argentina), cuyo objetivo fueron comprobar si el método era efectivo para discernir las muestras de heces de los cánidos de interés de otras especies de carnívoros como los félidos, y si era factible diferenciar entre especies de cánidos, obteniendo de este modo corridas cromatográficas de estos carnívoros denominados “patrones”.

Luego, con las muestras de heces colectadas dentro del PNM entre 2014 y 2015 para el estudio de dieta, se extrajeron los polvillos orgánicos de la disgregación manual en el laboratorio de la Estación Biológica de Usos múltiples de Corrientes perteneciente al Museo Argentino de Ciencias Naturales “Benardino Rivadavia” (EBCo-MACN, CONICET) (Corrientes), las cuales fueron llevadas al laboratorio de Qca-UNSa (Salta). Estas muestras consistieron en: muestras sin identificar de cánidos del PNM colectadas entre 2014-2015, y heces de *C. brachyurus* colectadas en cautiverio en la Reserva Privada Estancia Rincón del Socorro (Esteros del Iberá, Corrientes), gentilmente proporcionada por la ONG Conservation Land Trust, junto a los patrones previamente obtenidos en diciembre de 2012 en el Zoológico de la ciudad de Corrientes. En ambas etapas, el procesamiento y extracción de ácidos biliares de las muestras se efectuó en base a la técnica propuesta por Cazón y Sühring (1999) (Fig. 9).

En la Figura 10, se muestran los patrones definidos para cada una de las especies y una placa

cromatográfica con algunas muestras identificadas a partir de patrones de ácidos biliares. Estos patrones estuvieron constituidos por colesterol y dos ácidos (ácido litólico y ácido querodeoxicólico) y una banda superior de pigmentos y ácidos no identificados.

### **2.3.3 Clasificación de ítems alimentarios**

En el laboratorio de la EBCo, las muestras de heces frescas fueron puestas en estufa de dos a tres días a 60°C hasta alcanzar un peso constante. El procedimiento de análisis de la composición de la dieta se inició con la disgregación manual de las heces en cápsulas de Petri. Por cada muestra se colectó el residuo orgánico para la obtención de los ácidos biliares por la técnica de TLC. Los restos de alimento fueron lavados bajo canilla con coladores de 2 mm, colocados en cápsulas de petri rotuladas y esterilizadas con alcohol al 96 % y luego secadas en estufa a 60° C de 24 a 48 hs.

Con el auxilio de la lupa binocular estereoscópica, se procedió a la identificación y clasificación de los ítems en las siguientes categorías: frutos; Invertebrados: (a) crustáceos y moluscos, (b) arácnidos (arañas y garrapatas), (c) insectos; Vertebrados: (e) peces, anfibios y reptiles (g) aves, (h) micromamíferos, (i) mesomamíferos. Estos grupos fueron reconocidos por medio de estructuras no digeridas como exoesqueletos, restos óseos, plumas y pelos.

En el caso de los pelos encontrados en las muestras, se realizó el análisis de la microestructura de la cutícula y médula capilar en base a la técnica propuesta por Quadros y Monteiro-Filho (2006 a) para la identificación específica de los ítems alimentarios. La cutícula y médulas obtenidas a partir de estos procedimientos fueron comparadas con descripciones previamente publicadas (Cavia *et al.* 2008, Quadros y Monteiro-Filho 2006 a). Las presas se determinaron al nivel taxonómico posible, con el objetivo de colocar al ítem observado dentro de alguna de estas categorías. En las muestras colectadas, las semillas y frutos encontrados fueron comparados con aquellos colectados a campo, y clasificados de acuerdo a la familia que pertenecía cada uno de estos ítems. En este sentido, fue importante la identificación al nivel taxonómico más específico posible para su posterior

comparación con los datos fenológicos.

## **2.4 Análisis de datos**

### **2.4.1 Uso de hábitats por cánidos**

A partir de los datos de detección obtenidos durante las estaciones (estival e invernal) y las franjas horarias (diurnas y nocturnas), se obtuvo el índice de preferencia de los diferentes hábitats según la disponibilidad y el índice de amplitud del nicho entre cánidos. Para estimar la preferencia se empleó el análisis de uso-disponibilidad con la prueba  $\chi^2$  y los intervalos de confianza de Bailey (Cherry 1996). La amplitud de nicho en relación al uso de hábitat se estimó a partir del índice estandarizado de Levins (Hurlbert 1968). Estos índices fueron calculados mediante el programa HaviStat© versión 2.0, el cual permitió inferir de forma preliminar el uso, selección y preferencia de hábitats y estimar la amplitud del nicho de estas especies (Montenegro *et al.* 2014). El solapamiento del nicho es simplemente el uso de un recurso, o recursos, por dos o más especies (Colwell y Futuyma 1971). Generalmente, el solapamiento puede evidenciar si hubo una baja competencia, si los recursos considerados fueron abundantes o irrelevantes para una o ambas especies (Colwell y Futuyma 1971).

En los cálculos para obtener los índices de preferencia de hábitat se utilizó la proporción de de cada ambiente y su disponibilidad. La proporción de cada ambiente consistió en la razón entre el número de visitas a los sitios de muestreo con detecciones positivas dentro de cada tipo sobre el número total de visitas con detecciones positivas de cada una de las especies (Vidus-Rosin *et al.* 2011). La proporción disponible fue la razón entre el número total visitas en cada ambiente y el número total de visitas efectuados en el área de estudio (Vidus-Rosin *et al.* 2011). La preferencia positiva (o negativa) por un ambiente determinado implicaría solamente que este fue usado más (o menos) frecuentemente que lo esperado, condición bajo la cual se definió la disponibilidad de la muestra (Beyer *et al.* 2010). Según Cherry (1996), si la proporción disponible está por debajo o

encima de los límites de los intervalos de confianza entonces las especies de cánidos seleccionan o evitan estos tipos de ambientes.

## **2.4.2 Análisis de dieta**

### **2.4.2.1 Composición de la dieta**

Los estudios de dieta de cánidos como otros carnívoros a partir de muestras de heces varían en relación a la evaluación de la importancia de cada ítem alimentario, la cual puede ser expresada en frecuencias, volumen o estimaciones de biomasa (Rodríguez *et al.* 2007). En este estudio, a partir de la identificación de los restos de las presas, se contabilizó el número de individuos consumidos por cada ítem presa. En el caso de las semillas, estas fueron contabilizadas y comparadas con el número de semillas por fruto de cada especie, para luego estimar el número de frutos consumidos (Castro *et al.* 1994, Silva y Talamoni 2004). Por cada especie de cánido, se obtuvo el número de registro de cada ítem, la ocurrencia (O: número de muestras con un ítem) y su porcentaje (PO), que consistió en la ocurrencia en relación al número total de ítem de todas las muestras (Pía *et al.* 2003, Rodríguez *et al.* 2007), valores que permitieron la comparación con otros estudios. Además, se calculó para los ítems animales el porcentaje numérico de frecuencia (PF) de cada ítem, a partir de la relación entre el número mínimo de individuos de cada categoría registrado en todas las heces y la suma de todos los individuos registrados en todas las categorías de presa, multiplicado por 100 (Farias y Kittlein 2008). La biomasa relativa contribuida por cada ítem animal fue estimada al multiplicar su biomasa por el PF, y expresada como porcentaje total de biomasa consumida (BC) (Farias y Kittlein 2008). En el caso de micromamíferos y aves se utilizó un factor de corrección obtenido empíricamente para una especie de tamaño similar a estos cánidos, *Vulpes vulpes*. El factor de corrección es un número que al multiplicar por el peso total de materia indigerible se obtiene el peso original de la presa (Lockie 1959), que asegura una estimación de la biomasa ingerida de las presas a partir de sus remanentes en las heces.

La biomasa de los frutos consumidos se estimó al multiplicar el valor de la pulpa en gramos de las especies encontradas (Tabla 3) por el número de registros de cada ítem hallado en la dieta de los cánidos (Rodríguez *et al.* 2007), y se asumió que cada fruto fue ingerido entero.

#### **2.4.2.2 Similitud y solapamiento del nicho trófico**

Para evaluar la similitud o solapamiento del nicho trófico entre las especies en cada período (invernal, estival), se utilizó el índice de Pianka (1973) ( $O_{jk}$ ). Con este índice se obtuvieron valores entre 0 (separación total) y 1 (solapamiento total), lo que permitió además la comparación con otros estudios (Juarez y Marinho-Filho 2002, Jácomo *et al.* 2004, Zapata *et al.* 2005, Vieira y Port 2007). Además, se estimó el grado de especialización de cada especie usando la amplitud del nicho alimentario a través del índice estandarizado de Levins,  $B_A = (B - 1) / (n - 1)$ , donde  $n$  es el número de ítems, y  $B = (\sum p_i^2)^{-1}$ , siendo  $p_i$  la frecuencia de cada ítem en el total de muestras colectadas en cada mes de muestreo (Hurlbert 1968, Varela *et al.* 2008). El valor de este índice, varió entre 1 (cuando los ítems alimenticios son consumidos en igual proporción uno de otro), y cero (pocos ítems fueron consumidos en altas frecuencias en relación a los demás).

Las categorías analizadas fueron las que presentaron porcentajes de ocurrencia mayores a 5 %. Para graficar se agrupó estas categorías en frutos, invertebrados, mesomamíferos, micromamíferos, y otros vertebrados (peces, reptiles y aves).

#### **2.4.2.3 Análisis de la respuesta funcional y selección de ítems alimentarios por cánidos**

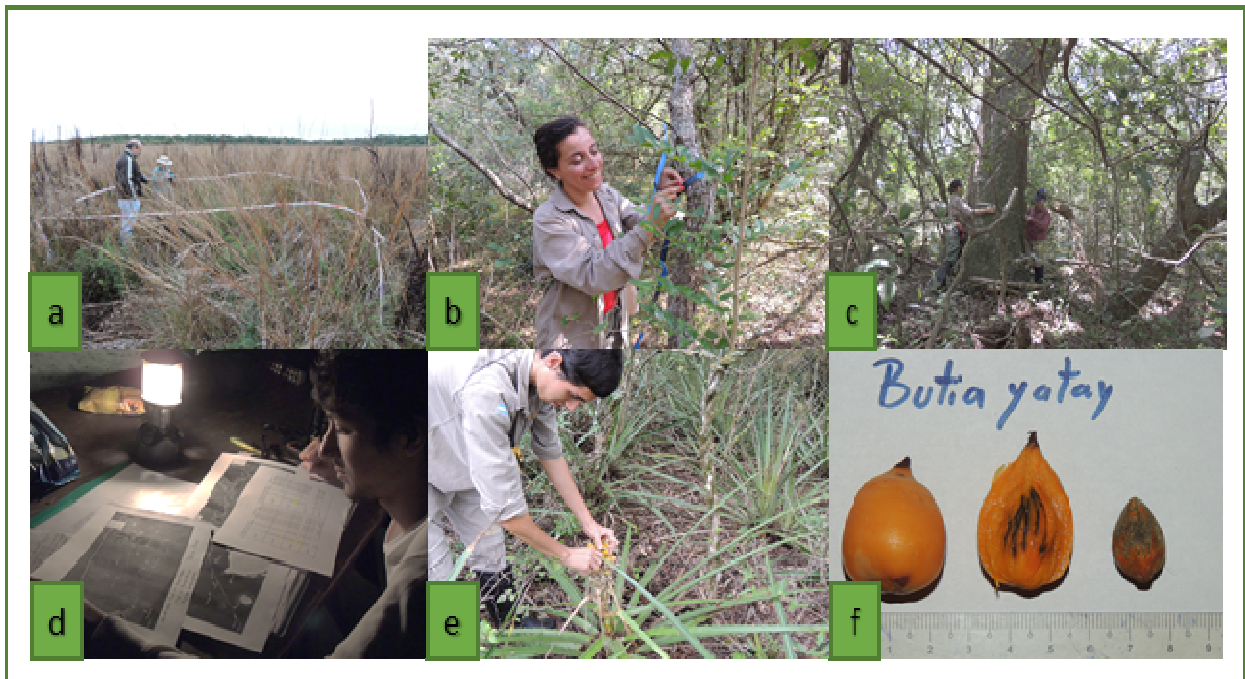
Para establecer variaciones estacionales en la dieta de los cánidos, se comparó las frecuencias absolutas de los ítems de origen vegetal y animal encontrados en las heces mediante una prueba de Chi-cuadrado (Silva y Talamoni 2003). En el caso del consumo de frutos (porcentaje de ocurrencia) se utilizó una prueba de Chi-cuadrado para evaluar selectividad (Martínez *et al.* 1993), y el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_2$ ) para determinar la respuesta funcional al variar estacionalmente el porcentaje de ocurrencia de las especies en fructificación (Silva y Talamoni

2003, Bueno y Motta-Junior 2006).

**Tabla 2:** Transectas recorridas, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina). Entre paréntesis se indica la distancia total recorrida.

Período	Estación	Hábitat	Sitio (km)	Km recorridos	Detecciones		Estación	Km recorridos	Detecciones	
					<i>L. gymnocercus</i>	<i>C. thous</i>			<i>L. gymnocercus</i>	<i>C. thous</i>
P2 (2014-2015)	Estival	Bosque	1 (1.3)	2.3	2	1	Invernal	4.3	2	0
			2 (2)	6	2	1		10	3	3
			3 (3.9)	11.5	0	0		15.6	3	0
		4 (1)	13	0	0	9		1	0	
		5 (1.5)	3	0	1	15		0	1	
		6 (2.4)	15	6	0	4.5		0	0	
	Palmar	13 (4.5)	9	4	3	17.6	3	1		
		8 (2.2)	3.3	1	0	9	1	0		
		9 (1.7)	11	0	0	7.5	1	3		
		11 (3.2)	6.4	1	1	13.6	6	4		
		12 (4.5)	18	4	2	9.6	1	0		
		26.2	5	3						
Total				107.5	21	9	141.9	26	15	

**Figura 6:** Evaluación de la disponibilidad de plantas de frutos carnosos, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: a, censos efectuados en 2012, bajo el asesoramiento del Dr. JL Fontana; b y c, medición del área basal; d, toma de decisiones sobre la estrategia de muestreos fenológicos en campo; e y f, obtención y registro fotográfico de muestras de frutos carnosos en cada muestreo.



**Figura 7:** Colecta de heces de cánidos, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: a, sitio de deposición de *L. gymnocercus* en carcasa de *Dasypus novemcinctus*; b, colecta en pajonal en borde de laguna; c, heces colectadas en ruta provincial N° 86; d, letrina en sendero (transecta 3).



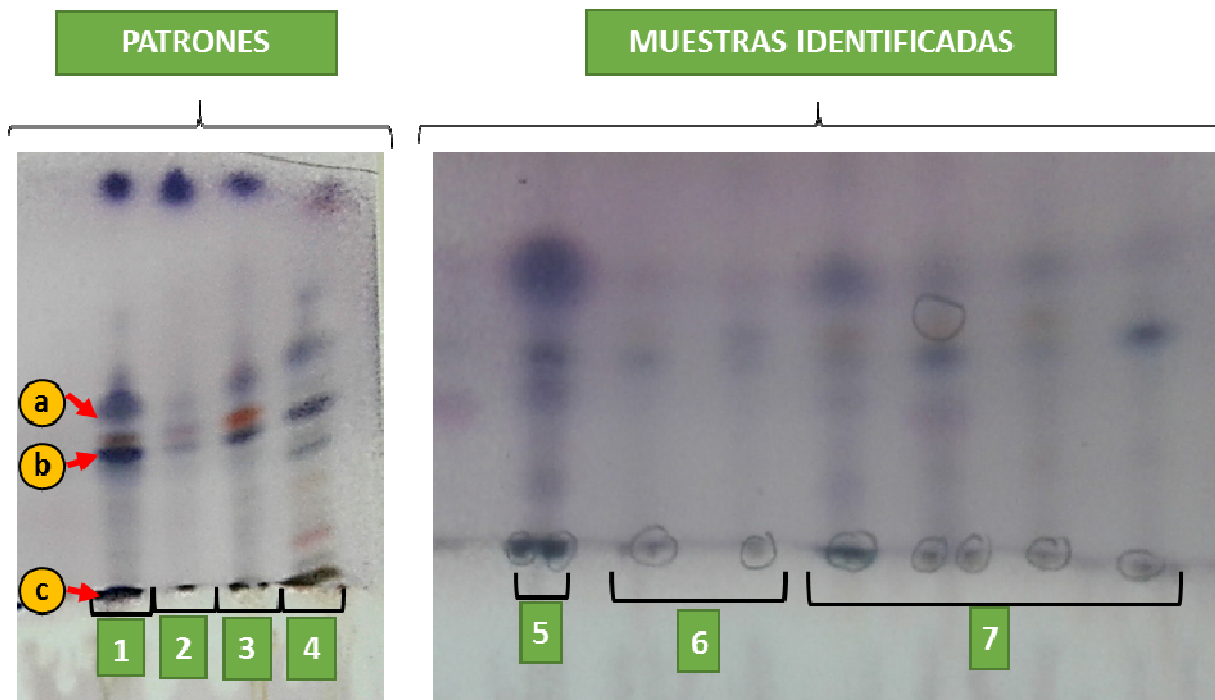
**Figura 8:** Colecta de heces de carnívoros en cautiverio del Zoológico Municipal de Corrientes para obtener patrones por TLC, noviembre 2012.



**Figura 9:** Extracción de ácidos biliares de heces de cánidos. Referencias: a) obtención de un gramo de cada muestra mediante balanza eléctrica; b) extracción de los ácidos mediante agitación; c) filtrado de las muestras; d) elaboración de micropipetas con mechero; e) sembrado de muestras en placas cromatográficas; f) corridas de las placas en cámaras de desarrollo; g, h) revelado de la placa; i) registro de las placas al finalizar el secado en estufa a 150° C.



**Figura 10:** Patrones de ácidos biliares en heces de canidos silvestres. Referencias: a) colesterol; b) ácido litocólico; c) ácido querodeoxicólico; 1 y 5) patrón y muestra de *C. brachyurus*; 2 y 6) patrón y muestras de *C. thous*; 3 y 7) patrón y muestras de *L. gymnocercus*.

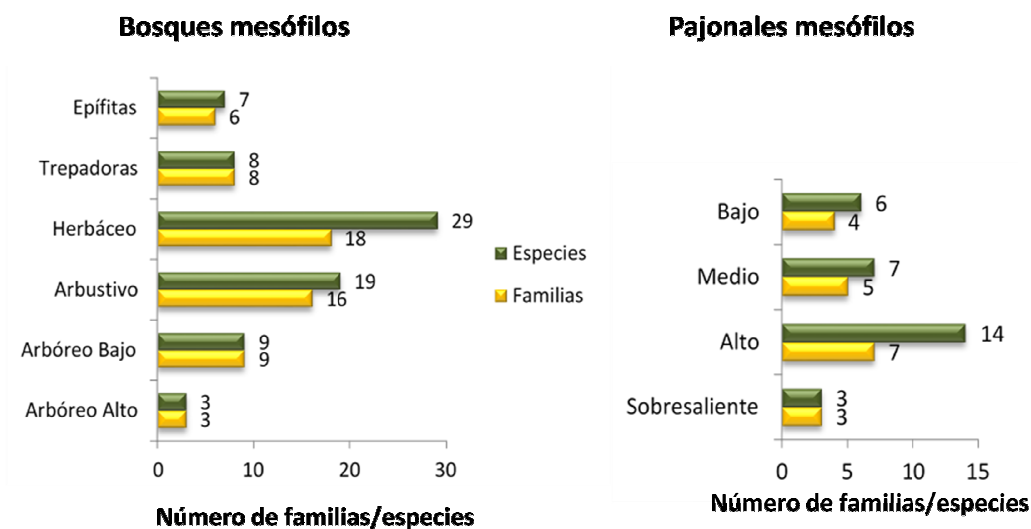


### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Las comunidades vegetales del PNM

En el anexo 2 se presenta la composición florística de los estratos vegetales (número de estratos, altura promedio, y características generales) de bosques mesófilos, pajonales mesófilos y palmares de yatay. En esta instancia se concluyó que la matriz vegetal de palmares y pajonales era similar en base a la composición florística de la matriz de plantas herbáceas, por lo tanto, se comparó el número de especies y familias entre los bosques y pajonales (Fig. 11). Como resultado se obtuvo un mayor número de especies y familias representadas en los bosques mesófilos, particularmente en el estrato herbáceo con 18 familias de plantas y 29 especies. En este ambiente se identificaron cuatro estratos más trepadoras y epífitas. En pajonales fue posible identificar cuatro estratos, pero en general se distinguen tres: bajo, medio y alto.

**Figura 11:** Familias y especies de plantas presentes en cada uno de los estratos de bosques y pajonales, PNM (Corrientes, Argentina). Referencia: número de familias (barra amarilla), número de especies (barra verde)



### 3.1.1 Bosques mesófilos

Este tipo de comunidad vegetal se localiza en la parte alta de las lomadas arenosas dentro del parque, en zonas no inundables, es conocido como bosque mesófilo de laurel o bosque de laurel, debido al predominio de *Ocotea acutifolia*. En este ambiente se identificó cuatro estratos, un estrato arbóreo alto de árboles altos y dispersos (altura mín:  $12.89 \pm 2.67$  m, CV = 20.69; altura máx:  $15.78 \pm 2.33$  m, CV = 14.79, n = 9) con una cobertura promedio de  $40 \pm 12.75$  %; un estrato arbóreo bajo (altura mín:  $8.22 \pm 0.67$  m, CV = 8.11; altura máx:  $10.56 \pm 1.67$  m, CV = 15.79, n = 9) cuya cobertura fue del  $46.11 \pm 18.33$  %. El estrato arbustivo, que se consideró el estrato de vegetación superior al metro de altura, alcanzó los  $4.11 \pm 0.33$  m y una cobertura del  $50 \pm 18.33$  %. El estrato herbáceo fueron todas aquellas especies menores al metro de altura, con una cobertura promedio de  $55.56 \pm 27.09$  %. En el microrelieve de este ambiente se observaron irregularidades en forma de pequeñas lomadas y bajos. El suelo estuvo caracterizado por dos estratos, una parte superior de hojarasca, abundante en determinados sectores, y una parte orgánica inferior de hojas desmenuzadas, con un horizonte A de arena oscura por la presencia de humus, y un horizonte aluvial (0.30 – 0.40 m) de arena blanca, seguido de un horizonte de acumulación de arena oscura.

### 3.1.2 Pajonales y palmares de *Butia yatay*

Los pajonales se localizan en zonas bajas de las lomadas arenosas con leve pendiente hacia un cuerpo de agua (generalmente una laguna). Esta comunidad vegetal se denomina pajonales de paja colorada debido a la predominancia de *Andropogon lateralis*. Este ambiente estuvo conformado por tres estratos, salvo determinados sectores con un estrato arbustivo aislado de 3 a 4 metros de altura (estrato sobresaliente). Los estratos fueron de pasto y hierbas altas de hasta 2 m con una cobertura del 80 %, seguido de una estrato medio 0.60 m a 1.5 m de altura y una cobertura del 10 %, y un estrato bajo menor al medio metro de altura y una cobertura menor al 5 %. En algunos sectores, principalmente del potrero 1 se detectó plantas indicadoras de permanencia de agua, *Rhynchospora corymbosa* y *Juncus* sp. En relación a la estructura de los palmares de yatay, la especie dominante es *Butiayatay* pero la matriz en la que esta especie se encuentra es un pajonal de paja colorada descripta anteriormente.

### 3.2 Disponibilidad de plantas de frutos carnosos del PNM

A partir de los 60 *plots* definidos en imágenes satelitales del PNM, se efectuó el relevamiento de 30 de ellos (14 en bosque, 10 en pajonal y 6 en palmar). Estas fueron seleccionadas en base al tiempo invertido en llegar al sitio, el esfuerzo de muestreo y la proximidad entre ellos. Existieron dos limitaciones importantes, la primera fue las horas de luz principalmente en los muestreos de bosques que comprende una franja horaria de 06:00 ó 07:00 hs hasta las 18:00 ó 19:00 hs, y la segunda, la accesibilidad limitada en sectores de pajonal muy denso y anegados.

En los meses de la estación estival las especies de plantas en fructificación fueron en bosques mesófilos *O. acutifolia* (ocurrencia promedio de individuos con frutos: 14.98 %), *C. marginatum* (13.58 %), *F. luschnathiana* (7.68 %), *E. uniflora* (7.41 %), *B. serra* (6.17 %), *C. gonocarpum* (4.98 %), *Citrus* (naranja agria, 3.7 %), *S. romanzoffiana* (2.27 %); en palmares *B. yatay* (25.30 %) y *P. guajava* (21.53 %) y en pajonales solanáceas (7.41 %). Para la estación invernal se registraron

plantas con frutos de *P. guajava* (63.29 %) en palmares y bordes de bosque, y en bosques mesófilos *B. serra* (35.71 %), *Citrus* (mandarinas y naranjas, 15.48 %) *F. luschnathiana* (5.16 %) y *T. catharinensis* (3.97 %). En la tabla 3, se encuentran la biomasa promedio de frutos con y sin semilla colectados durante los muestreos. Las frutas de mayor tamaño fueron *P. guajava*, seguidas de *C. gonocarpum* y los frutos de palmera.

**Tabla 3:** Registros de biomasa (g) de frutos carnosos, 2014 – 2015,PNM (Corrientes, Argentina).

Ítem vegetal	n	fruto c/semilla		fruto s/semilla	
		Promedio (g)	D.E.	Promedio (g)	D.E.
Solanaceae	6	8.37	0.75	6.97	0.59
<i>Ocotea acutifolia</i>	18	1.69	0.29	1.18	0.25
<i>F. luschnathiana</i>	35	1.48	0.31	1.08	0.27
<i>C. gonocarpum</i>	31	14.41	5.13	10.24	3.21
<i>C. marginatum</i>	29	0.14	0.05	---	---
<i>B. yatay</i>	44	10.64	1.67	6.4	1.29
<i>Bromelia serra</i>	30	---	---	5.74	2.31
<i>Psidium guajava</i>	26	30.04	14.54	23.42	10.10
<i>Eugenia uniflora</i>	36	0.49	0.19	---	---

### 3.3 Resultados generales de detecciones y colecta de heces de cánidos

Desde diciembre de 2014 a noviembre de 2015 siete campañas de muestreo se registraron por conteo directo *C. thous*, *L. gymnocercus* y *Canis lupus familiaris*. A partir de la colecta de heces se identificó como pertenecientes a *C. thous* 129 heces (estación estival: 62.02 %, invernala: 37.98 %) y a *L. gymnocercus* 164 heces (estación estival: 68.9 %, invernala: 31.1 %) y sólo cuatro muestras a *C. brachyurus*. Hubo muestras no identificadas, las cuales posiblemente, fueron de otro carnívoro de dieta omnívora similar, como *Procyon cancrivorus* (aguará pope) o heces de *C. lupus familiaris*, cuyas características organolépticas en el campo han sido similares a las heces de los zorros.

### 3.4 Composición, porcentaje de ocurrencia y biomasa consumida

Los análisis de dieta fueron realizados a partir de las heces de *C. thous* y *L. gymnocercus*. Teniendo en cuenta los ítems de origen vegetal y animal, la dieta de *C. thous* estuvo constituida por un 59 % de ítems vegetales principalmente frutos de *B. yatay* (17.4 %), *O. acutifolia* (14.3 %) y *F. luschnathiana* (10.2 %). Entre las categorías animal y vegetal, hubo una diferencia estacional significativa ( $\chi^2 = 12.4$ ,  $p = 0.0004$ ), con un porcentaje de ocurrencia mayor de frutos en la estación estival (11 ítems de frutos, 47.1 %). En cambio, *L. gymnocercus* tuvo una representación equitativa entre alimentos de origen vegetal (51 %) y animal (49 %), sin variación estacional entre ellas ( $\chi^2 = 1$ ,  $p = 0.32$ ).

La categoría de alimento común encontrada para ambas especies fueron frutos de *B. yatay* (*C. thous*: 17.4 %, *L. gymnocercus*: 22.8 %) y *O. acutifolia* (*C. thous*: 14.3 %, *L. gymnocercus*: 8.3 %), y ortópteros identificados hasta el nivel taxonómico de la familia Acrididae (*C. thous*: 14.3 %, *L. gymnocercus*: 15 %) (Tabla 4).

Teniendo en cuenta la biomasa estimada, la importancia de los ítems animales y vegetales fueron diferentes a las obtenidas por los porcentajes de ocurrencia. Las dietas estuvieron basadas principalmente en alimentos de origen animal, siendo los vertebrados (peces, reptiles, aves y mamíferos) los que mayor biomasa aportaron en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus*. Dentro de esta categoría, los micromamíferos aportaron la mayor biomasa consumida con 86.9 % en *C. thous* y 82.5 % por *L. gymnocercus*. La proporción de biomasa consumida en porcentaje, en orden de importancia hasta los 0.50%, que aportaron las distintas categorías de alimentos fueron para *C. thous*: *C. aperea* (73.9%), mesomamíferos (11.2%), carpinchos (4.5%), micromamíferos (2.3%), *Citrus* (1.2%), *B. yatay* (1.1%), *S. romanzoffiana* (1.1%), *F. luschnathiana* (0.9%) y peces (0.6%); y, para *L. gymnocercus*: *C. aperea* (71.3%), mesomamíferos (10.8%), passeriformes (4.9%), carpinchos (4.3%), micromamíferos (2.5%), *B. yatay* (1.8%), *Citrus* (1.1%), solanáceas (0.7%) y peces (0.5%).

En relación al tamaño de las presas, en estos cánidos varió entre los 0.10 g a los 2000 g, sin

diferencias significativas entre estas especies ( $\chi^2$ : 1.28, gl: 4,  $p = 0.87$ ), con un consumo principalmente de invertebrados entre los 0.10 a 10 g (Fig. 12).

**Tabla 4:** Composición de la dieta de *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina).

	<i>Cerdocyon thous</i>			<i>Lycalopex gymnocercus</i>		
	Nº de registros	Ocurrencia	Porcentaje de ocurrencia (%)	No de registros	Ocurrencia	Porcentaje de Ocurrencia (%)
<b>Frutos</b>						
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	108	15	7.65	36	11	5.7
<i>Butia yatay</i>	161	34	17.35	239	44	22.8
<i>Bromelia serra</i>	15	7	3.57	14	6	3.11
<i>Ocotea acutifolia</i>	885	28	14.29	370	16	8.29
<i>Eugenia uniflora</i>	38	2	1.02			
<i>Ficus luschnathiana</i>	818	20	10.20	320	9	4.66
<i>Citrus</i>	5	3	1.53	4	3	1.55
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	22	2	1.02			
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	200	1	0.51	975	7	3.63
<i>Psidium guajava</i>	15	2	1.02	3	1	0.52
Solanaceae	35	2	1.02	80	2	1.04
<b>Invertebrados</b>						
<u>Moluscos y crustáceos</u>						
Gastropoda						
<i>Pomacea caniculata</i>				11	3	1.55
Crustacea						
<i>Trichodactylus kensleyi</i>	4	4	2.04	3	3	1.55
<u>Arachnida</u>						
Ixodidae	3	1	0.51	1	1	0.52
Scorpiones						
cf. <i>Bothriurus</i> sp.	3	3	1.53	1	1	0.52
Araneae				1	1	0.52
<u>Insectos</u>						
Mantidae	1	1	0.51			
Acrididae	96	28	14.29	63	29	15.03
Gryllidae				1	1	0.52

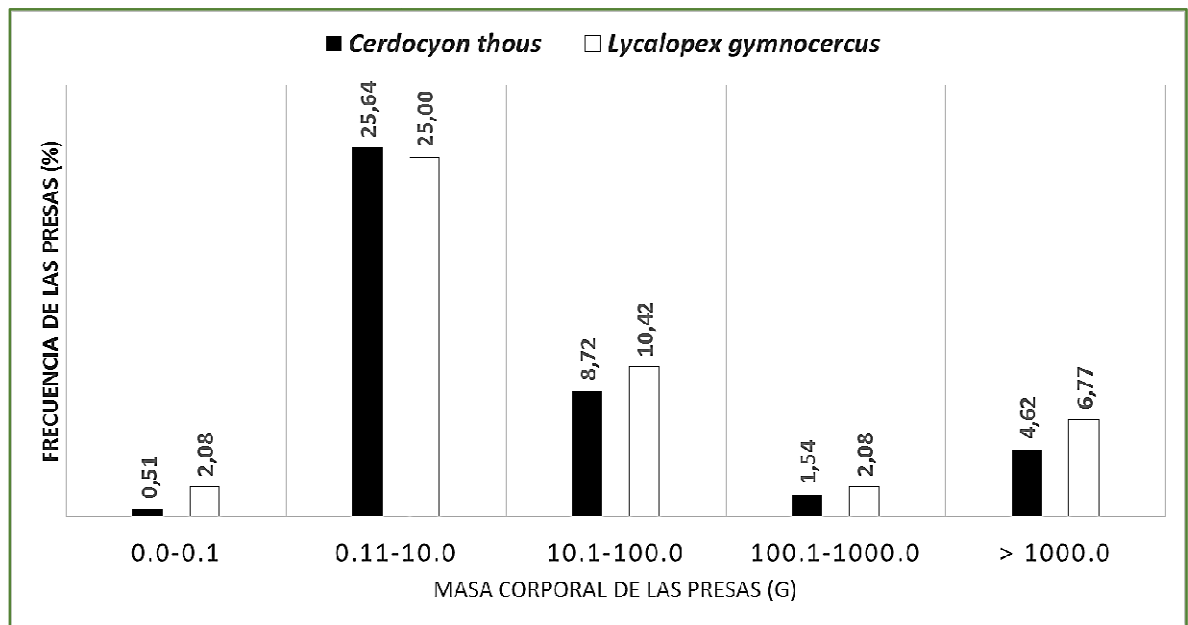
	<i>Cerdocyon thous</i>			<i>Lycalopex gymnocercus</i>		
	Nº de registros	Ocurrencia	Porcentaje de ocurrencia (%)	No de registros	Ocurrencia	Porcentaje de Ocurrencia (%)
<b>Insectos</b>						
Tettigonidae				2	1	0.52
Lepidoptera	3	3	1.53			
Formicidae				1	1	0.52
Scarabeidae	6	5	2.55	14	9	4.66
Cicindelidae	2	2	1.02			
Carabidae	1	1	0.51			
Coleóptero no identificado	3	3	1.53	1	1	0.52
Insectos no identificados	61	3	1.53	26	6	3.11
<b>Vertebrados</b>						
Peces no identificados	1	1	0.51	1	1	0.52
reptiles no identificados	2	2	1.02	2	2	1.04
Culibridae				1	1	0.52
Lacertidae	2	2	1.02			
huevos	1	1	0.51			
Aves pequeñas no identificadas	1	1	0.51	1	1	0.52
Passeriforme				8	8	4.15
<b>Mamíferos</b>						
<i>Cavia aperea</i>	1	1	0.51	2	2	1.04
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> *	2	2	1.03	2	2	1.04
Micromamíferos no identificados	7	7	3.57	7	7	3.63
Mesomamíferos	9	9	4.59	13	13	6.74
<b>Total</b>	<b>2511</b>	<b>196</b>	<b>100</b>	<b>2203</b>	<b>193</b>	<b>100</b>
<b>Total heces analizadas</b>		<b>129</b>			<b>164</b>	

**Tabla 5:** Biomasa estimada consumida por *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina).

	<i>Cerdocyon thous</i>				<i>Lycalopex gymnocercus</i>				
	n	PF (%)	Masa (g)	Total de Biomasa estimada consumida (g) %	n	PF (%)	Masa (g)	Total de Biomasa estimada consumida (g) %	
<b>Frutos</b>									
<i>S. romanzoffiana</i>	108	9.4	3	1018.44	1.08	36	9.43	339.48	0.40
<i>B. yatay</i>	161	6.4	5.7	1030.4	1.10	239	6.4	1529.6	1.82
<i>B. serra</i>	15	4	1.1	86.1	0.09	14	5.74	80.36	0.10
<i>O. acutifolia</i>	885	8	0.4	1044.3	1.11	370	1.18	436.6	0.52
<i>E. uniflora</i>	38	9	1.0	18.62	0.02		0.49		
<i>F. luschnathiana</i>	818	8	230	883.44	1.23	320	1.08	345.6	0.41
<i>Citrus</i>	5	.7	10.	1153.5	0.24	4	230.7	922.8	1.10
<i>C. gonocarpum</i>	22	24	0.1	225.28	0.03		10.24		0.00
<i>C. marginatum</i>	200	4	23.	28	0.37	975	0.14	136.5	0.16
<i>P. guajava</i>	15	42	6.9	351.3	0.26		23.42		
Solanaceae	35	7		243.95		80	6.97	557.6	0.66
<b>Subtotal</b>				<b>6083.33</b>				<b>4348.54</b>	
<b>Invertebrados</b>									
<i>Pomacea caniculata</i>						4.55	0.1	0.45	
<i>Trichodactylus kensleyi</i>		5.26	20	105.26	0.11	4.55	20	90.91	0.11
Ixodidae		15.79	0.1	1.58		4.55	0.1	0.45	
Scorpionidae		5.26	0.6	3.16		4.55	0.6	2.73	
Aranidae						4.55	0.6	2.73	
Mantidae			0.6						
Mantidae		5.26	1	3.21		4.55	0.61	2.77	
Acrididae		5.26	0.7	3.68		4.55	0.7	3.18	
Gryllidae						4.55	0.6	2.73	
Tettigonidae						4.55	0.96	4.36	0.01
Lepidoptera		15.79	0.6	9.47	0.01				
Formicidae						4.55	0.22	1	
Scarabeidae		5.26	1	5.26	0.01	4.55	1	4.55	0.01
Cicindelidae			0.1						
Cicindelidae		5.26	9	1					
Carabidae		5.26	1	5.26	0.01				
Coleoptera		5.26	0.6	3.16					
Insecta		5.26	0.6	3.16					
<b>Subtotal</b>				<b>144.21</b>				<b>115.86</b>	
<b>Vertebrados</b>									
Peces		5.26	100	526.32	0.56	4.55	100	454.55	0.54
reptiles		5.26	22	115.79	0.12	4.55	22	100	0.12
Culibridae		5.26	22	115.79	0.12	4.55	22	100	0.12

	<i>Cerdocyon thous</i>					<i>Lycalopex gymnocercus</i>				
	n	PF (%)	Masa (g)	Total de Biomasa estimada consumida (g)	%	n	PF (%)	Masa (g)	Total de Biomasa estimada consumida (g)	%
<b>Vertebrados</b>										
Lacertidae		5.26	22	115.79	0.12					
huevos	FC	5.26	10	52.63	0.06					
Aves no identificadas		5.26	20	105.26	0.11		4.55	20	90.91	0.11
Passeriforme	45						4.55	20	4090.91	4.86
<i>C. aperea</i>	44	5.26	300	69473.68	73.99		4.55	300	60000	71.33
<i>H. hydrochaeris</i>		5.26	800	4210.53	4.48		4.55	800	3636.36	4.32
Micromamíferos	23	5.26	20	2421.05	2.58		4.55	20	2090.91	2.49
Mesomamíferos		5.26	200	10526.32	11.21		4.55	2000	9090.91	10.81
Subtotal				<b>87663.16</b>					<b>79654.55</b>	
<b>Total</b>				<b>93890.7</b>	<b>100.0</b>				<b>84118.95</b>	<b>100.0</b>

**Figura 12:** Masa corporal de ítems animales encontrados en heces de *C. thous* y *L. gymnocercus* en función de sus tamaños corporales (2014-2015), PNM (Corrientes, Argentina).



### 3.5 Índice de Pianka e índice de Levins

Al evaluar la superposición estacional de las dietas de estos cánidos, hubo una superposición del nicho trófico durante la época estival (0.90) en comparación con la estación invernal (0.75) (Tabla 6).

**Tabla 6:** Porcentaje de ocurrencia estacionales de ítems alimentarios e índice de Pianka estacionaren la dieta de cánidos, 2014-2015, PNM (Corrientes, Argentina).

	Heces analizadas:	Estación invernal		Estación estival	
		<i>C. thous</i>	<i>L. gymnocercus</i>	<i>C. thous</i>	<i>L. gymnocercus</i>
<b>Ítems de la dieta</b>		49	51	80	113
<i>Syagrus romanzoffiana</i>		14.52	19.51	4.72	2.07
<i>Butia yatay</i>		9.68	2.44	22.05	29.66
<i>Bromelia serra</i>		11.29	14.63	---	---
<i>Ocotea acutifolia</i>		---	---	22.05	11.03
<i>Eugenia uniflora</i>		---	---	1.57	
<i>Ficus luschnathiana</i>		3.23	2.44	14.17	5.52
<i>Citrus</i>		4.84	7.32	---	---
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>		---	---	1.57	---
<i>Chrysophyllum marginatum</i>		---	---	0.79	4.83
<i>Psidium guajava</i>		---	---	1.57	0.69
Solanaceae		---	---	1.57	1.38
Invertebrados		35.48	12.20	21.26	31.03
Peces		1.61	---	---	0.69
Reptiles		1.61	---	1.57	2.07
Aves		---	9.76	0.79	3.45
Micromamíferos		11.29	14.63	0.79	2.07
Mesomamíferos		6.45	17.07	5.51	5.52
Superposición del nicho (índice de Pianka)		<b>0.75</b>		<b>0.90</b>	

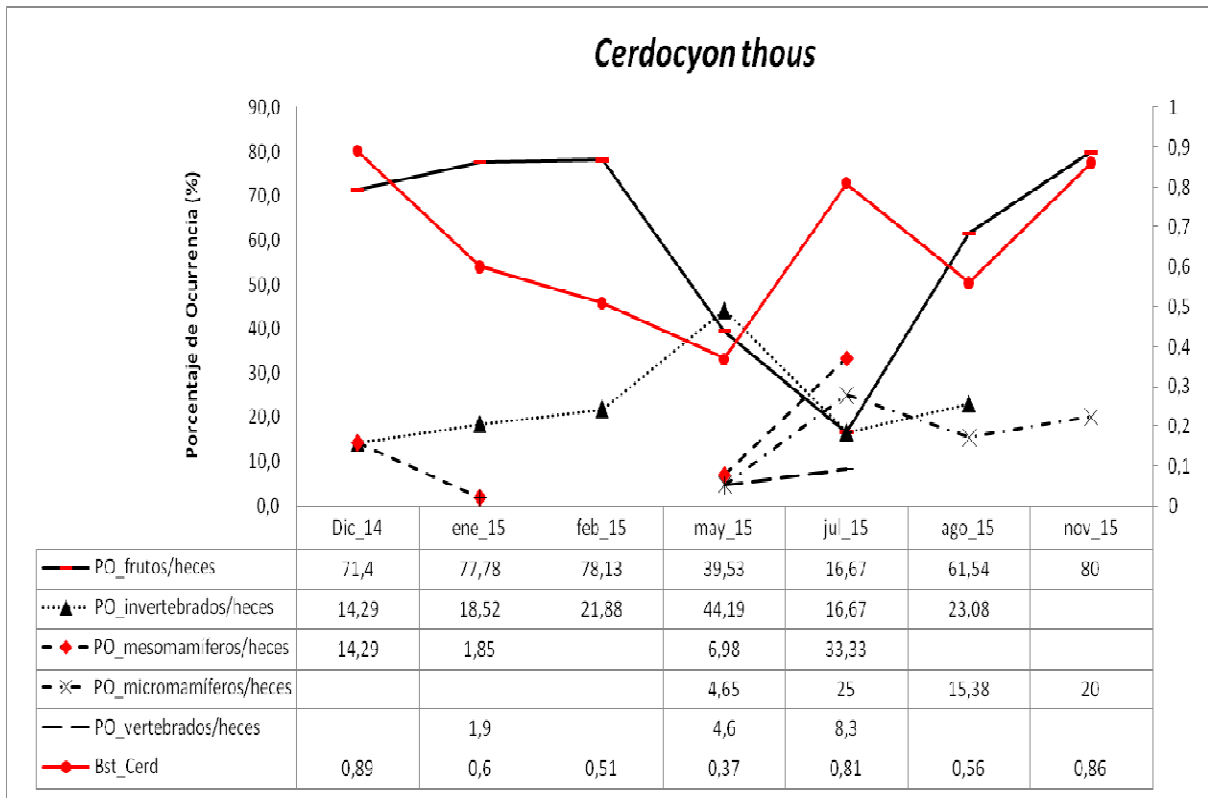
En relación al grado de especialización de la dieta, los valores de Levins fueron variables a lo largo de los meses de muestreo, lo que indicaría un cambio en la amplitud trófica, con un consumo de pocos ítems en altas frecuencias (índices de Levins con valores próximos a 1) y muchos ítems con frecuencias distribuidas para las dietas de ambas especies de cánidos (índices de Levins con valores próximos a cero). Estas variaciones en la amplitud respondieron a cambios en la preferencia por determinados ítems (Fig. 13). Por ejemplo, *C. thous* tuvo índices de Levins altos en los meses estivales de diciembre 2014 (0.89) y noviembre de 2015 (0.86), y en el mes de julio de 2015 (0.81). En todos los meses estivales el porcentaje de ocurrencia de frutos fue mayor (Fig. 13), y en los meses en los cuales la amplitud trófica fue amplia se evidenció un porcentaje de ocurrencia distribuido entre las especies de *B. yatay* (28.6%), *O. acutifolia* (14.3%), *F. luschnathiana* (14.3%) y solanáceas (14.3%) en diciembre de 2014, y entre *S. romanzoffiana* (20%), *E. uniflora* (40%) y *C. marginatum* (20%) en noviembre 2015 (Tabla 7). En el mes de julio 2015, la amplitud trófica fue

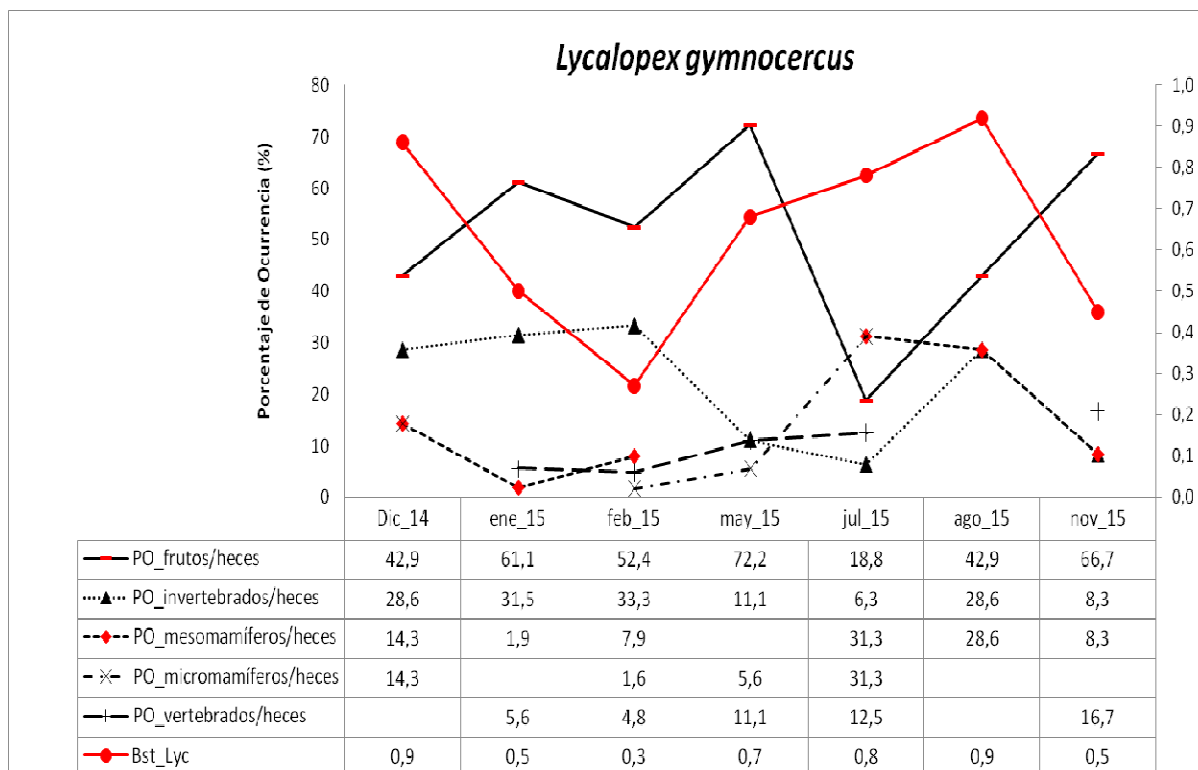
amplia pero el consumo de frutos fue menor (*S. romanzoffiana* 16.7%), con una distribución equitativa de los porcentaje de ocurrencia entre ítems animales (Fig. 13), siendo los mesomamíferos (33.3%) y micromamíferos (25%) los más consumidos, seguido por los invertebrados (16.7) y de otros vertebrados (8.3%, reptiles). La menor amplitud trófica se registró en mayo 2015, cuando la dieta incorporó mayor consumo de invertebrados (44.2%), especialmente cangrejos e insectos, y frutos de *B. serra* (16.3%), *B. yatay* (11.6%), *Citrus* (7%) y *F. luschnathiana* (4.7%) (Tabla 7). Según el índice estandarizado de Levins, *C. thous* tuvo una amplitud trófica amplia a mediados de la estación estival (diciembre 2014 y noviembre 2015), con un consumo predominante de frutos, y a mediados de la estación invernal (julio 2015) con un consumo predominante de ítems animales; esta amplitud fue disminuyendo en los meses en el cual el consumo de invertebrados fue mayor sobre otras categorías de origen animal, principalmente en mayo 2015. Por lo tanto, en general, se observó para la dieta de *C. thous* un porcentaje de ocurrencia alto de frutos durante la estación estival junto a la incorporación de invertebrados y micromamíferos; en cambio, durante los meses más fríos del año, el porcentaje de ocurrencia de ítems animales fue mayor (invertebrados, micromamíferos y mesomamíferos), con una disminución del consumo de frutos.

Con respecto a la amplitud trófica de la dieta de *L. gymnocercus*, se determinaron los valores próximos a 1 en diciembre 2014 (0.9) y los meses invernales de 2015 (0.7-0.9, Fig. 13), siendo la menor amplitud en febrero de 2015 (0.3). En diciembre de 2014 se registró el consumo de frutos de *B. yatay* (28.6%) y *F. luschnathiana* (14.3%), insectos del orden Scarabeidae (28.6%), mesomamíferos (14.3%) y micromamíferos (14.3%). En los meses invernales desde mayo a agosto 2015 el porcentaje de ocurrencia de frutos varió desde 72.2% en mayo (*B. serra*, *S. romanzoffiana*, *Citrus* y *F. luschnathiana*, Tabla 8) a 18.8% en julio (*S. romanzoffiana*), pero los índices de Levins fueron altos. En este último mes hubo una distribución de las frecuencias en ítems de origen animal, como mesomamíferos (31.3%), micromamíferos (31.3) y paseriformes (12.5%). En febrero 2015 cuando la amplitud trófica fue menor, los porcentajes de ocurrencia se concentró en dos ítems, *B. yatay* (41.3%) e invertebrados (33.3%). Estos últimos tipos de presas fueron registrados en todos

los meses de muestreo, siendo sus porcentajes de ocurrencias entre los 28 - 33% en diciembre a 2014 a febrero y agosto de 2015 (Fig. 13). Por lo tanto, el consumo de frutos e invertebrados, aunque con porcentajes variables, fueron ítems constantes en la dieta de *L. gymnocercus*, y el consumo de mesomamíferos y micromamíferos en los meses invernales, siendo el consumo de otros vertebrados (aves, peces y reptiles) variable a lo largo del tiempo.

**Figura 13:** Índices de Levins y porcentajes de ocurrencia de las principales categorías de alimento de *C. thous* y *L. gymnocercus*, 2014 - 2015, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: PO, porcentaje de ocurrencia (%); Bst\_Cerd y Bst\_Lyc, índice de levins de zorro de monte y zorro pampeano, respectivamente. El separador decimal está representado en estos gráficos por una coma.





### 3.6 Respuesta funcional y selección de frutos carnosos

Se evaluaron los porcentajes de ocurrencia de los frutos en las heces de *C. thous* y *L. gymnocercus* en comparación con las abundancias de plantas en fructificación dentro del PNM (Fig. 14), para evidenciar una respuesta funcional de la dieta en relación a la disponibilidad de estos alimentos. Las correlaciones entre el consumo de frutos y la disponibilidad en los ambientes (la ocurrencia promedio de individuos con fruto, en porcentaje) tuvieron una tendencia positiva para estos cánidos a lo largo del año, pero no fueron significativas, a excepción de *L. gymnocercus* ( $r_s = 0.64$ ,  $p = 0.04$ ) durante la estación estival (Fig. 14). En general, las tendencias fueron evidentes para los frutos de *S. romanzoffiana*, *B. yatay*, *O. acutifolia* y *F. luschnathiana* en ambas especies de cánidos (Fig. 14).

Durante la estación estival se registraron otras especies de plantas de frutos carnosos como *Eugenia uniflora* (ñangapirí), *Citrus* (naranjas agrias), *Chrysophyllum gonocarpum* (aguaí),

*Psidium guajava* (guayaba) y *Bromelia serra* (caraguatá), pero sus proporciones de ocurrencia fueron bajas o no fueron detectadas en las heces de los cánidos (naranjas agrias). En el caso de *P. guajava*, a pesar de estar disponibles en palmares y bosques mesófilos, no fue consumida (estación invernal) o su porcentaje de ocurrencia en la dieta de ambos zorros fue menor (estación estival: *L. gymnocercus*: 0.7 %, *C. thous*: 1.6 %, Tabla 6 ). Posiblemente, existió una evitación del consumo de guayabas o los frutos maduros de esta planta no estén mucho tiempo disponibles al caer en el suelo.

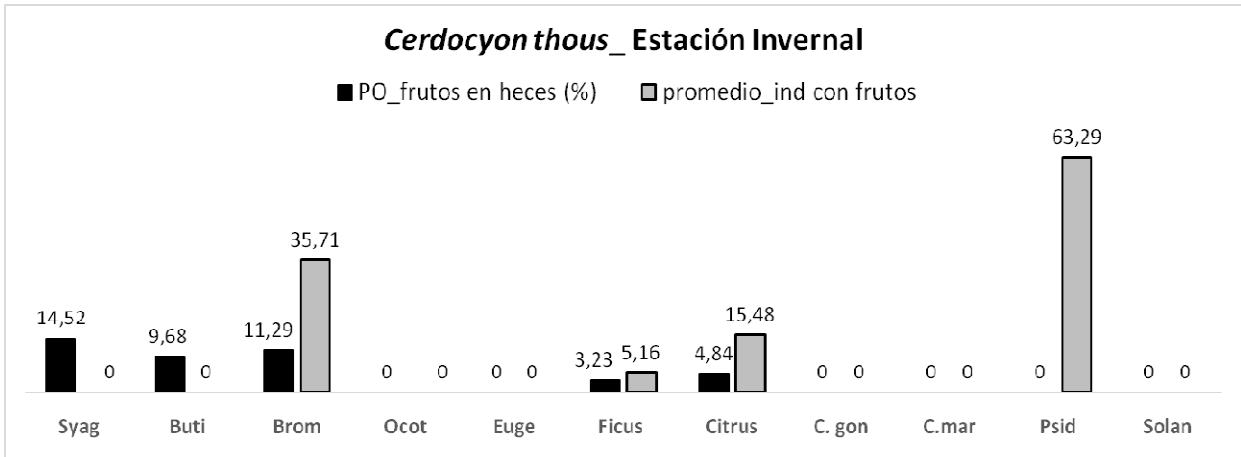
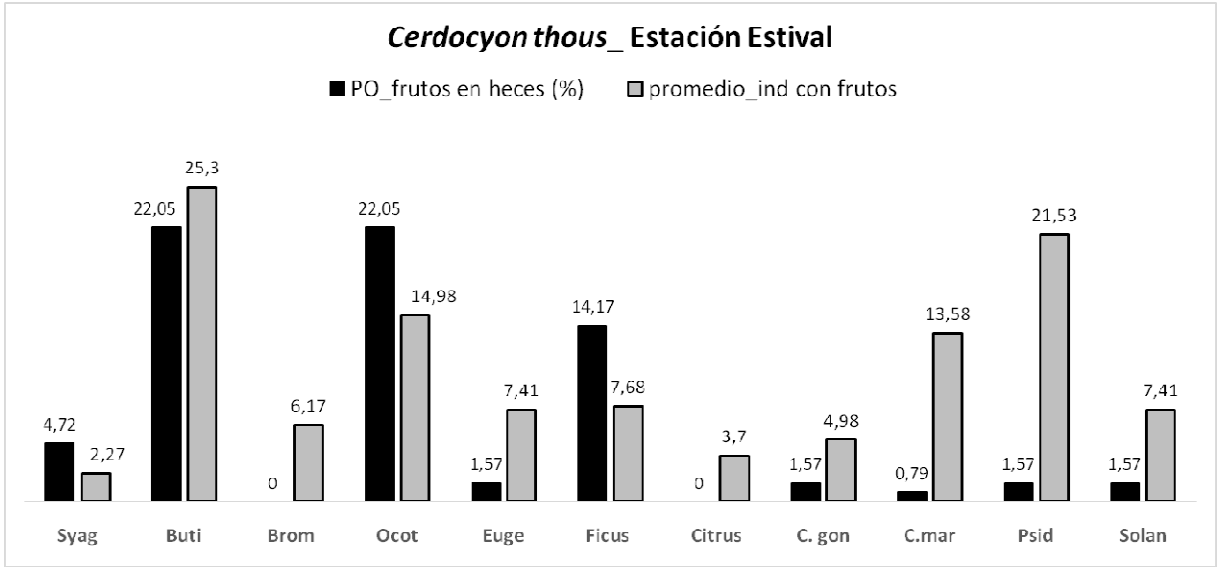
Durante la estación invernal de 2015, las correlaciones entre el consumo de frutos y la disponibilidad en los ambientes han sido diferentes para *C. thous* ( $\chi^2 = 33.52$ ,  $p = 0.03$ ) y *L. gymnocercus* ( $\chi^2 = 27.24$ ,  $p = 0.04$ ) (Fig. 14). En esta estación del año, las heces de ambos cánidos presentaron semillas de *S. romanzoffiana* (*C. thous*: 14.5 %, *L. gymnocercus*: 19.5 %) y *B. yatay* (*C. thous*: 9.7 %, *L. gymnocercus*: 2.4 %), cuyos frutos no fueron detectados dentro de los sitios de muestreos al evaluar fenología. Esto podría estar señalando una dieta selectiva hacia estas especies de plantas en un intervalo de tiempo en el cual fueron escasos los frutos en los sitios de muestreo, sugiriendo una búsqueda activa de estos alimentos en otros sitios no muestreados.

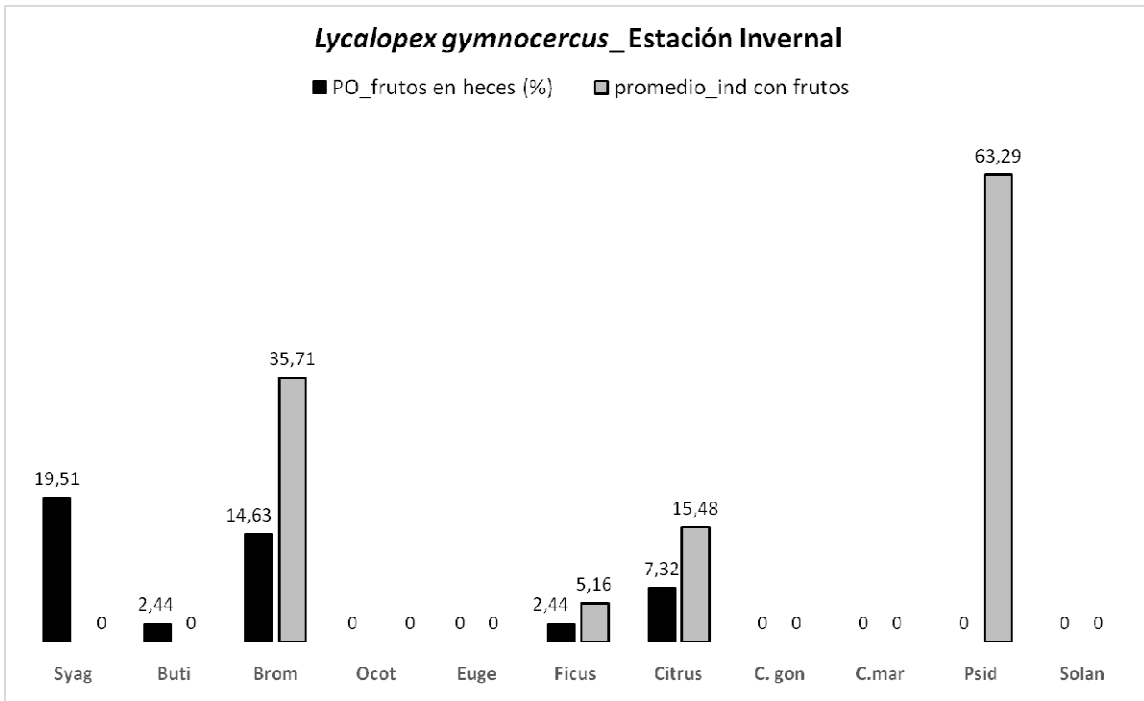
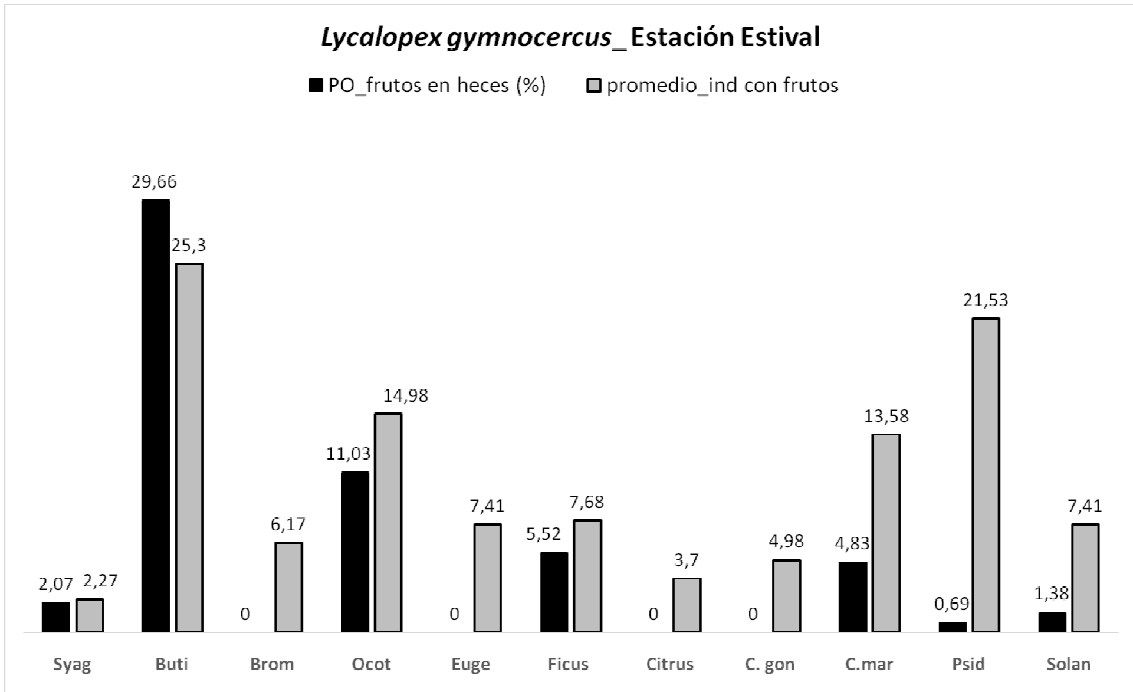
Al comparar los porcentajes de ocurrencia de los tipos de frutos carnosos analizados con la relación entre el número de especies de plantas en fructificación y las especies de interés en cada campaña de muestreo (14 especies). El comportamiento selectivo en la dieta fue similar en *C. thous* y *L. gymnocercus*. En enero y febrero 2015, el porcentaje de ocurrencia de frutos en la dieta fue entre un 25 y 30 % mayor a la proporción de especies en fructificación (Fig. 15). Estos meses hubo un alto porcentaje de consumo de frutos de *B. yatay*, *O. acutifolia* y *F. luschnathiana*, aunque variable entre las especies de zorros (Tabla 7 y 8).

En mayo de 2015, esta situación cambia entre las especies. *Lycalopex gymnocercus* presentó porcentajes de ocurrencia altos de frutos carnosos en relación a la disponibilidad de plantas en fructificación (Tabla 8, Fig. 15), mientras *C. thous* consumió frutos en una proporción similar a la disponibilidad de especies en fructificación (Fig. 15), a excepción de *Tabernaemontana*

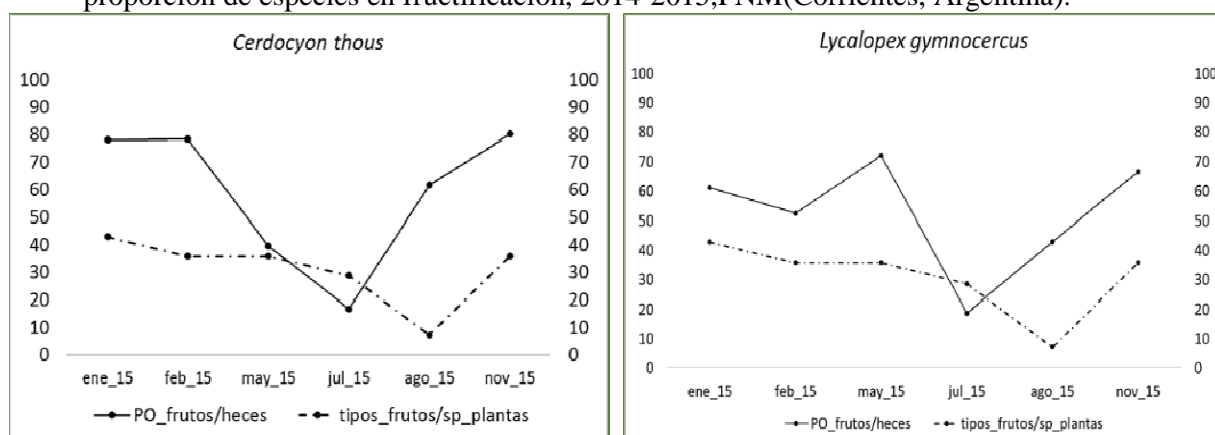
*catharinensis* y *P. guajava*, cuyos frutos no fueron consumidos.

**Figura 14:** Comparación estacional entre los porcentajes de ocurrencia de plantas de frutos carnosos consumidos y su disponibilidad (2014-2015),PNM (Corrientes, Argentina). Separador de decimal con coma.





**Figura 15:** Comparación anual entre el porcentaje de ocurrencia de frutos carnosos consumidos y la proporción de especies en fructificación, 2014-2015,PNM(Corrientes, Argentina).



**Tabla 7:** Porcentaje de ocurrencia mensuales de ítems alimentarios en la dieta de *C. thous*, PNM (Corrientes, Argentina).

<i>Cerdocyon thous</i>	2014		2015					
	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Mayo	Julio	Agosto	Noviembre
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	20.0	---	---	---	---	16.7	53.8	20.0
<i>Butia yatay</i>	---	28.6	24.1	40.6	11.6	---	7.7	---
<i>Bromelia serra</i>	---	---	---	---	16.3	---	---	---
<i>Ocotea acutifolia</i>	---	14.3	35.2	25.0	---	---	---	---
<i>Eugenia uniflora</i>	---	---	---	---	---	---	---	40.0
<i>Ficus luschnathiana</i>	24.0	14.3	18.5	3.1	4.7	---	---	---
<i>Citrus</i>	---	---	---	---	7.0	---	---	---
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	8.0	---	---	---	---	---	---	---
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	---	---	---	---	---	---	---	20.0
<i>Psidium guajava</i>	---	---	---	6.3	---	---	---	---
Solanaceae	---	14.3	---	3.1	---	---	---	---
Invertebrados	32.0	14.3	18.5	21.9	44.2	16.7	23.1	---
Peces	---	---	---	---	2.3	---	---	---
Reptiles	8.0	---	1.9	---	2.3	8.3	---	---
Aves	4.0	---	---	---	---	---	---	---
Micromamíferos	---	---	---	---	4.7	25.0	15.4	20.0
Mesomamíferos	4.0	14.3	1.9	---	7.0	33.3	---	---
Número de heces	10	7	37	23	26	12	10	4

**Tabla 8:** Porcentaje de ocurrencia mensuales de ítems alimentarios en la dieta de *L. gymnocercus*, PNM (Corrientes, Argentina).

<i>Lycalopex gymnocercus</i>	2014		2015					
	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Mayo	Julio	Agosto	Noviembre
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	---	---	---	1.6	16.7	18.8	28.6	16.7
<i>Butia yatay</i>		28.6	27.8	41.3	---	---	14.3	---
<i>Bromelia serra</i>	---	---	---	---	33.3	---	---	---
<i>Ocotea acutifolia</i>	---	---	25.9	3.2	---	---	---	---
<i>Eugenia uniflora</i>	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Ficus luschnathiana</i>	25	14.3	7.4	1.6	5.6	---	---	---
<i>Citrus</i>	---	---	---	---	16.7	---	---	---
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>		---	---	---	---	---	---	---
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	12.5	---	---	---	---	---	---	50.0
<i>Psidium guajava</i>	---	---	---	1.6	---	---	---	---
Solanaceae	---	---	---	3.2	---	---	---	---
Invertebrados	37.5	28.6	31.5	33.3	11.1	6.3	28.6	8.3
Peces	---	---	1.9	---	---	---	---	---
Reptiles	---	---	3.7	---	---	---	---	8.3
Aves	12.5	---	---	4.8	11.1	12.5	---	8.3
Micromamíferos	---	14.3	---	1.6	5.6	31.3	---	---
Mesomamíferos	12.5	14.3	1.9	7.9	---	31.3	28.6	8.3
Número de heces	4	27	25	40	15	32	8	13

### 3.7 Uso de ambientes por *C. thous* y *L. gymnocercus*

En relación al uso de los ambientes, el índice de preferencia fue similar entre ambas especies de zorros durante la estación estival. Durante el día *C. thous* y *L. gymnocercus* utilizaron los pajonales según su disponibilidad y presentaron un menor uso de lo esperado de los bosques mesófilos, mientras que los palmares fueron evitados por *C. thous* y utilizados según su disponibilidad por *L. gymnocercus*. Esta situación fue diferente en las noches estivales, *L. gymnocercus* utilizó todos los ambientes según su disponibilidad, en cambio, *C. thous* uso según la disponibilidad bosques y pajonales, pero evito el uso de los palmares de yatay.

En los meses invernales, ambas especies han seleccionado, en horas diurnas, bosques y pajonales y utilizado, según su disponibilidad, los palmares de yatay. En cambio, durante el horario nocturno *L. gymnocercus* utilizó todos los ambientes de acuerdo a su disponibilidad, mientras que *C. thous* evitó el uso de los pajonales y usó según su disponibilidad bosques y palmares (Tabla 9).

Con respecto al índice estandarizado de Levins, durante la estación estival ambas especies de zorros solaparon el uso de los bosques y pajonales ampliamente (0.9 - 1), y el solapamiento fue nulo en los palmares de yatay. En meses invernales, el solapamiento fue completo en bosques y palmares (1) y menor en pajonales (0.6).

**Tabla 9:** Índice de preferencia de hábitat mediante intervalos de confianza de Bailey (1980), 2014-2015,PNM (Corrientes, Argentina). Interpretación: (+) estadísticamente más usado de lo esperado (selección), (-) usado menos de lo esperado (evitación), (=) usado de acuerdo a su disponibilidad.

Intervalos de Confianza de Bailey (1980)				
Ambientes	Estival			
	<i>L. gymnocercus</i>		<i>C. thous</i>	
	Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno
Bosques mesófilos	0 (-)	- 0.8 - 1.8 (=)	0 (-)	- 0.6 - 1.9 (=)
Pajonales	0.02 - 1.7 (=)	- 0.9 - 1.7 (=)	1 - 1 (=)	- 0.9 - 1.6 (=)
Palmares de yatay	- 0.7 - 1 (=)	- 0.8 - 1.1 (=)		0 (-)
	$\chi^2 = 0.2, \text{gl} = 2, p = 0.94$	$\chi^2 = 0.1, \text{gl} = 2, p = 0.96$	$\chi^2 = 0.30, \text{gl} = 2, p = 0.92$	$\chi^2 = 0.7, \text{gl} = 2, p = 0.74$
Invernal				
Bosques mesófilos	0.4 - 1 (+)	- 0.8 - 1.8 (=)	0.4 - 1 (+)	- 0.7 - 1.9 (=)
Pajonales	0.4 - 1 (+)	- 0.6 - 0.7 (=)	0.6 - 1 (+)	0 (-)
Palmares de yatay	0.3 - 1 (=)	- 0.9 - 1.7 (=)	0.3 - 1 (=)	- 0.9 - 1.7 (=)
	$\chi^2 = 0.09, \text{gl} = 2, p = 0.99$	$\chi^2 = 0.1, \text{gl} = 2, p = 0.94$	$\chi^2 = 0.13, \text{gl} = 2, p = 0.94$	$\chi^2 = 0.4, \text{gl} = 2, p = 0.86$

## 4. DISCUSIÓN

---

En este capítulo se describió la dieta, la superposición del nicho trófico, la respuesta funcional y el uso de los ambientes por dos especies de cánidos del PNM, *C. thous* y *L. gymnocercus*, con el objetivo de explorar estas dimensiones del nicho ecológico de forma comparativa y evaluar posibles solapamientos en el uso de los recursos y las particiones que permitan su coexistencia. En relación a la dieta, la proporción de ítems vegetales a lo largo del año fue mayor en *C. thous* (59 %) y similar al consumo de ítems animales para *L. gymnocercus*. Según el porcentaje de ocurrencia, los principales alimentos fueron *B. yatay*, *O. acutifolia* y ortópteros de la familia Acrididae, pero, en base a la biomasa estimada, la dieta de ambos cánidos consistió fundamentalmente en micromamíferos (86.9 % en *C. thous*, 82.5 % en *L. gymnocercus*). Con respecto a la comparación del nicho trófico, hubo un amplio solapamiento en ambas estaciones del año, entre 0.75 (estación estival) y 0.9 (estación invernal), con variaciones en el grado de especialización en ambas dietas, debido a cambios en los porcentajes de ocurrencia o incorporaciones de determinados ítems alimentarios en algunos meses del año. Teniendo en cuenta el consumo de frutos carnosos, se detectó respuestas funcionales en la dieta con respecto a la disponibilidad de *S. romanzoffiana*, *B. yatay*, *O. acutifolia* y *F. luschnathiana* en ambas especies de zorros, y solo con frutos de *C. marginatum* en la dieta de *L. gymnocercus*.

En relación al uso de los ambientes, *C. thous* y *L. gymnocercus* presentaron en la estación estival un alto solapamiento (0.9 - 1) en los bosques durante la franja nocturna y pajonales a lo largo del día, y un solapamiento completo en bosques y palmares a lo largo de ambas franjas horarias en los meses invernales. Las preferencias de estos zorros por bosques y pajonales sólo fueron detectadas durante las horas del día de la estación invernal. Y, las diferencias con respecto al uso de estos ambientes fueron: 1) a lo largo del día durante la estación estival cuando *L. gymnocercus* ocupó los palmares de yatay según su disponibilidad, mientras *C. thous* evitó usarlos; y, 2) en la estación invernal durante las horas de oscuridad, cuando *L. gymnocercus* usó los pajonales según su disponibilidad mientras *C. thous* evitó usarlos.

## 4.1 Composición de la dieta

### 4.1.1 Ítems vegetales vs. animales

Una de las características remarcadas en la historia evolutiva de los cánidos es la tendencia reiterada hacia especies hipocarnívoras e hipercarnívoras, estas últimas extintas hacia finales del Pleistoceno en Sudamérica, siendo una única especie sobreviviente *Speothos venaticus* (Xiaoming *et al.* 2004). Tanto *C. thous* como *L. gymnocercus* tienen dietas hipocarnívoras dada la proporción casi equitativa de ítems vegetales y animales que consumen dentro del PNM, y en otras localidades de su distribución (Bueno y Motta-Junior 2004, Varela *et al.* 2008). En el PNM la dieta de *L. gymnocercus* fue equitativa entre los ítems de origen animal y vegetal a lo largo del año. Varela *et al.* (2008) estudiaron la dieta de *L. gymnocercus* en la Estación Biológica Los Colorados y Campo Grande (Salta, Argentina, 24°43'S, 63°17'W), durante la estación húmeda y seca, durante 11 meses. Estos autores encontraron que los frutos carnosos fueron dominantes (frecuencia de ocurrencia: 69%) en relación al consumo de ítems animales, representados principalmente por artrópodos y vertebrados, siendo *Ziziphus mistol* la fuente de alimento más predominante (Varela *et al.* 2008). Sin embargo, en la Reserva de Biósfera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina, 37°40'S, 57°10'W), no se registró el consumo de frutos en la dieta de *L. gymnocercus*, solo ítems de origen animal como carcasas de ungulados, algomorfos, roedores de la familia Muridae y artrópodos. Esta ausencia de ítems vegetales fue atribuida a la baja disponibilidad de frutos carnosos en el ambiente, y una alta presencia de carcasas y presas como el conejo europeo (Farias y Kittlein 2008). En Lambayeque, una localidad de Perú, un zorro del mismo género, *L. sechurae*, presentó una ocurrencia del 84.2 % de alimento de origen vegetal, con predominio de *Prosopis* como componente principal (70.5 %) (Cossíos Meza 2004). Esto demuestra una relación entre los tipos de alimentos consumidos, su disponibilidad y las características de los sitios de estudio.

Al analizar la dieta de cada especie en el PNM, se encontró para *C. thous* una mayor proporción de ocurrencia de frutos. Este resultado es similar al encontrado para la misma especie en el Parque Nacional Emas (Estado de Goiás, Brasil, 18°19'S, 52°45'W) (Jácomo *et al.* 2004), con un 60 % del

total de la dieta consumida. Sin embargo, en ambas áreas difieren en cuanto a la superficie y el tipo de vegetación predominante. El Parque Nacional Emas tiene una superficie de 132.000 ha con un predominio de pastizales (97%), y algunos parches de arbustos de Cerrado y bosques riparios (3%), por lo que las especies de plantas de frutos citadas en la dieta de *C. thous* son distintas a las consumidas en el PNM. En otros estudios, las proporciones del consumo de ítems vegetales han sido diferentes. Bueno y Motta-Junior (2004) registraron sólo un 21 % de ítems vegetales en la Estación Experimental de Itapetininga (São Paulo, Brasil, 23°42'S, 47°57'W), con un mayor consumo de distintos frutos en la estación húmeda en comparación con otros ítems, y mayormente frutos de *Solanum lycocarpum* y micromamíferos en la estación seca. Bianchi *et al.* (2014), registraron una composición del 33.1 % de frutos de la dieta de *C. thous* en Nhimirim (18°59'S, 56°39'W) en el Pantanal de Brasil. Además, estos autores detectaron una variación estacional en la composición de la dieta. En la estación seca los ítems más importantes fueron los anuros, coleópteros y frutos de *Guazuma ulmifolia* y *Hancornia speciosa*, en cambio, en la estación húmeda fueron los ortópteros y frutos de *Byrsonima orbignyana* y *Annona dioica* (Bianchi *et al.* 2014).

Por lo tanto, es evidente que la composición de la dieta puede variar de acuerdo a la disponibilidad de los recursos tróficos, el clima y probablemente la organización social de los cánidos (Eisenberg y Redford 1999, Courtenay y Maffei 2004). Y en este sentido, la composición de ítems de origen vegetal y animal en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus* es variable a lo largo de su distribución, desde dietas estrictamente carnívoras (Farias y Kittlein 2008) a dietas con un porcentaje mayor al 50% de ítems de origen vegetal (Jácomo *et al.* 2004, Varela *et al.* 2008), resultado encontrado en este estudio (Corrientes, Argentina).

Pero, si se tiene en cuenta la proporción de la biomasa total consumida por ambos cánidos (Tabla 5), las distintas categorías de alimentos en orden de importancia para *C. thous* fueron *C. aperea* (73.9%) y mesomamíferos (11.2%), seguidos por biomasa menores al 5% de *H. hydrochaeris* (4.5%), otros micromamíferos (2.3%), *Citrus* (1.2%), *B. yatay* (1.1%), *S. romanzoffiana* (1.1%), *F. luschnathiana* (0.9%) y peces (0.6%); y, para *L. gymnocercus*: *C. aperea* (71.3%), mesomamíferos

(10.8%), y otros ítems con menos del 5% de aporte de biomasa como passeriformes (4.9%), *H. hydrochaeris* (4.3%), otros micromamíferos (2.5%), *B. yatay* (1.8%), *Citrus* (1.1%), solanáceas (0.7%) y peces (0.5%). Por lo tanto, los ítems animales tienen mayor importancia en la dieta de estos cánidos si se evalúa la proporción de biomasa consumida en el total del período analizado. De todos modos, se debe considerar que los porcentajes de ocurrencia de estos ítems animales son mayores en determinados meses del año (Fig. 13, Tabla 7 y 8). Por ejemplo, para *C. thous* y *L. gymnocercus* el mayor consumo de mesomamíferos y micromamíferos (incluyendo *C. aperea*) se registró en julio 2015, pero el consumo de frutos, si bien fue variable a lo largo de todo el año de muestreo y su aporte en biomasa es menor, sus porcentajes de ocurrencia en las dietas fueron del 18 al 80% dependiendo del mes considerado (Fig. 13, Tabla 7 y 8). Esta discrepancia entre los porcentajes de ocurrencia y la biomasa estimada en la dieta de cánidos fue reportada y contrastada por Silva y Talamoni (2003) en la dieta de *C. brachyurus* en la Reserva Natural Serra do Caraça (20°05'S, 43°29'W) en el Estado de Minas Gerais. En este sitio el porcentaje de ocurrencia de ítems vegetales fue de 29.1% y la biomasa de 3.7%, y los ítems animales el porcentaje de ocurrencia de ítems animales fue de 56.8% y la biomasa de 88.1%. Por lo tanto, la discrepancia entre los resultados de la dieta se pueden deber a diferentes métodos, entre ellos la identificación de los ítems alimentarios y de las estimaciones de biomasa (Silva y Talamoni 2003).

#### **4.1.2 Clina del tamaño corporal: ¿Una posible explicación a la variación de la dieta?**

En general, el tamaño del cuerpo de un depredador es un factor limitante en la dieta y tipo de forrajeo en muchas especies de carnívoros (Beck *et al.* 2007). Courtenay y Maffei (2004) han mencionado que *C. thous* es uno de los cánidos más versátiles, teniendo como evidencia su capacidad para usar una gran variedad de hábitats y explotar numerosos tipos de ítems alimentarios. Esta variación puede estar relacionada, en parte, con el tamaño del cuerpo de las especies. Martínez *et al.* (2013b) estudiaron el tamaño del cuerpo de *C. thous* a partir de medidas del cráneo con el

objetivo de evaluar la regla de Bergmann - patrón general para explicar los patrones observados para la termorregulación –en la distribución geográfica disjunta de este cánido al norte y sur del Ecuador. Estos grupos poblacionales han presentado una distribución geográfica del patrón del tamaño del cuerpo completamente opuesto (Martínez *et al.* 2013 b). Las poblaciones al norte del Ecuador muestran un decrecimiento significativo del tamaño a medida que aumenta la latitud (conversión de la tendencia de la regla de Bergmann), en cambio, las poblaciones al sur siguen las reglas de Bergmann al presentar un aumento del tamaño con el incremento de la latitud (Martínez *et al.* 2013 b). Periago *et al.* (2013), al efectuar una revisión sistemática y testear la sinonimia entre *L. griseus* y *L. gymnocercus*, determinaron la existencia de una variación clinal en el tamaño corporal de esta especie, la cual se reduce desde el sector nordeste al sudoeste de Argentina. De este modo, la variación en la composición de la dieta a lo largo de la distribución, en parte, puede ser explicada por la clina del tamaño del cuerpo de *C. thous* y *L. gymnocercus*, que posiblemente influya en los requerimientos nutricionales (Beck *et al.* 2007).

#### **4.1.3 Consumo de frutos carnosos**

Algunos géneros de plantas registradas en la dieta de *C. thous* en el PNM han sido citados previamente en otros estudios, entre ellos frutos de *Psidium* sp. y *Bromelia antiacantha* (Bueno y Motta-Junior 2004), *Bromelia balansae* (Jácomo *et al.* 2004), *Eugenia*, *Psidium cattleianum* y *Ocotea notata* (Gatti *et al.* 2006), *Ficus* sp. (Rocha *et al.* 2008), *Psidium* sp. y *Ficus* sp. (Bianchi *et al.* 2014) (Tabla 1). Sólo fueron coincidentes con los frutos encontrados en la dieta de *C. thous* del PNM, citas de *P. guajava* y *S. romanzoffiana* en Fazenda Monte-Alegre de Brasil (Rocha *et al.* 2008). Bianchi *et al.* (2014) encontraron en el Pantanal de Brasil, frutos de *Copernicia alba*. Esta palmera, aunque está presente dentro del PNM, no fue detectada en la dieta ni en los estudios de vegetación, posiblemente por su distribución en sectores inundables no considerados en los muestreos por estar anegados gran parte del año. De este modo, se obtuvieron siete nuevos registros

de plantas de frutos carnosos nativas para *C. thous* en el PNM (*B. yatay*, *B. serra*, *O. acutifolia*, *E. uniflora*, *F. luschnathiana*, *C. gonocarpum* y *C. marginatum*), junto a un género de planta exótica *Citrus* (mandarinas y naranjas dulces).

Los frutos consumidos por *L. gymnocercus* en distintas localidades de su distribución fueron citados en un compilado realizado por Lucherini y Luengos (2008), entre los cuales se mencionaron especies de plantas presentes en el PNM entre ellas *Acacia aroma*, *Celtis tala* (Varela y Bucher 2006) y *Prosopis* sp. (Farias y Kittlein 2008). Además, en la provincia de Salta, Varela *et al.* (2008) citaron 12 especies de plantas consumidas por *L. gymnocercus*. Sin embargo, aunque algunas de estas plantas están presentes dentro del PNM, ninguna fue encontrada durante el muestreo realizado en esta tesis. Hasta el momento, los ítems de las plantas citados para esta área protegida de Corrientes, constituyeron nuevos registros para el rango de distribución de *L. gymnocercus*.

#### **4.1.3.1 Comportamiento oportunista en el consumo de frutos**

*Cerdocyon thous* y *L. gymnocercus* variaron estacionalmente la ingesta de frutos carnosos, durante la estación estival consumieron *B. yatay*, *O. acutifolia* y *F. luschnathiana* y en invierno *S. romanzoffiana*, *B. serra*, *F. luschnathiana* y *Citrus* sp. (mandarinas y naranjas dulces). El comportamiento oportunista de estos zorros se verificó en los momentos de mayor fructificación de estas especies de plantas. Por ejemplo, *L. gymnocercus* presentó una correlación entre el consumo de frutos carnosos y su disponibilidad en la época estival, comportamiento oportunista también observado por Varela *et al.* (2008) (Tabla 1).

Sin embargo, durante la estación invernal los cánidos presentaron un comportamiento de búsqueda activa por determinadas especies de plantas. Cuando la oferta de distintos tipos de frutos fue escasa, las palmeras representaron un recurso alimenticio que se encontró en fructificación la mayor parte del año. El papel de las palmeras como fuente de alimento regular a lo largo del año fue considerado clave en la selva paranaense (Misiones) para la comunidad de frugívoros, ya que *S. romanzoffiana* llega a fructificar más de una vez y de forma asincrónica (Giombini 2013). Aunque

la asincronía en la fructificación no fue evidente durante los muestreos de fenología en el PNM, se encontraron semillas de esta planta en las heces de *C. thous* y *L. gymnocercus* a lo largo del año, lo que indicaría una búsqueda activa de estos alimentos en otros parches de bosques. Un comportamiento similar fue reportado para *Lycalopex vetulus* en el cerrado de Mato Grosso (Brasil), cuando consumió frutos de *Hancornia speciosa* en época de escasez de otras especies de plantas, y en época de fructificaciones, su consumo fue sustituido por una preferencia hacia frutos de *Solanum lycocarpum* (Dalponde y De Souza Lima 1999). Para la dieta de *L. vetulus*, los ritmos de fructificación de *S. lycocarpum* y *H. speciosa* garantizarían la disponibilidad de alimento en largos períodos de tiempo (Dalponde y De Souza Lima 1999). Probablemente, esta situación sería similar dentro del PNM en relación al consumo de frutos de *B. yatay* durante la estación estival, cuando la oferta de otros frutos es mayor, y de *S. romanzoffiana* en la estación invernal, cuando la oferta de frutos disminuye.

La disponibilidad de determinadas plantas en fructificación en el PNM no garantizó su consumo por parte de *C. thous* y *L. gymnocercus*. Por ejemplo, *P. guajava* un arbusto presente en palmares (72.5 ind/ha) y pajonales (28.5 ind/ha), tuvo una alta disponibilidad de frutos (63.29 %) en la estación invernal, pero no fue registrada en la dieta de ambos cánidos. *Lycalopex vetulus* ha presentado un comportamiento similar en el cerrado de Mato Grosso (Brasil), cuando la ingesta de bromeliáceas fue baja (*Bromelia* sp. 2 %; *Tocoyena formosa* 4 %), a pesar de estar en fructificación y en un contexto de escasez de la oferta de otros frutos comestibles (Dalponde y De Souza Lima 1999). Del mismo modo, *P. guajava* estuvo disponible en el ambiente, fue abundante en el PNM y tuvo frutos comestibles en la estación invernal, pero no fue consumida por *C. thous* y *L. gymnocercus*, por lo tanto, estos cánidos no han presentado una respuesta funcional hacia la abundancia de frutos de esta planta.

#### **4.1.4 Consumo de ítems animales**

En el PNM, según el porcentaje de ocurrencia entre el 40 - 50% de la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus* estuvo constituida por ítems animales, respectivamente; y según la proporción de biomasa consumida entre fueron ítems animales fueron más del 90%, siendo *C. aperea* la presa que mayor biomasa aportó (más del 70 %, Tabla 5). No obstante, la distribución del tamaño de las presas, con mayor frecuencia consumidas por estos cánidos fueron animales entre los 0.10 a 10 gramos dentro del PNM, como insectos, arácnidos y huevos de tortuga. Estos resultados fueron coincidentes con aquellos obtenidos para *C. thous* por Bueno y Motta-Junior (2004) en la Estación experimental de Itapetininga de São Pablo (Brasil) (Tabla 1). Según estos autores, el consumo de este tamaño de presa fue atribuida a la abundancia de insectos de la familia Acrididae y a las habilidades de este cánido por la cacería y captura presas pequeñas. En el PNM, ambas especies de zorros han sido observados en varias ocasiones capturando insectos, incluso se colectaron heces con un alto contenido de exoesqueletos, principalmente de las familias Acrididae y Scarabeidae.

##### **4.1.4.1 Consumo de micromamíferos y otros vertebrados por cánidos silvestres**

A partir de las capturas de micromamíferos dentro del PNM, se detectó la presencia del género *Oligoryzomys* (anexo 3) en pajonales mesófilos, el cual ha sido citado en la dieta de los cánidos en estudio (*C. thous*: Bueno y Motta-Junior 2004, Pedó *et al.* 2006; y *L. gymnocercus*: Bueno y Motta-Junior 2004). Otra especie registrada en el parque fue *Cavia aperea*, un tipo de presa mencionada para *C. thous* (Bueno y Motta-Junior 2004, Pedó *et al.* 2006, Rocha *et al.* 2008) y *L. gymnocercus* (Farias y Kittlein 2008), y encontrada en la composición de la dieta en el PNM (Tabla 4 y 5). Además, otros vertebrados fueron consumidos por *C. thous* y *L. gymnocercus* dentro del PNM como mesomamíferos, reptiles y aves como paseriformes y otros órdenes no identificados. Jácomo *et al.* (2004) citan el consumo de reptiles por *C. thous*, con una frecuencia de ocurrencia alta de serpientes, característica que lo diferenció de *C. brachyurus* dentro del Parque Nacional Emas

(Brasil) (Tabla 1). Otras presas animales registradas en la dieta de *L. gymnocercus* del PNM fueron el gastrópodo *Pomacea caniculata* y huevos de *Phrynosops hilarii* (Fig. 16), y tanto el consumo de *Trichodactylus kensleyi* y cf. *Bothriurus* correspondieron a nuevas citas para ambas especies de zorros.

**Figura 16:** *Lycalopex gymnocercus* alimentándose de huevos de *Phrynosops hilarii*, mayo de 2015, PNM (Corrientes, Argentina). Referencia: de izquierda a derecha, individuo adulto, ruta 86, en horario nocturno, y el nido revuelto en banquina de arena; tortuga en sitio de muestreo.



#### 4.2 Solapamiento del nicho trófico y partición de recursos entre *C. thous* y *L. gymnocercus*

Con respecto al índice de Pianka, los resultados obtenidos para *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM indicaron un alto solapamiento en la dieta entre ambas especies durante la estación estival e invernal 2014 - 2015. Estos resultados fueron similares a los encontrados en el Parque Nacional Aparados da Serra (Brasil) por Vieira y Port (2007) (Tabla 1) con un valor de 0.9. Según Vieira y Port (2007), estos valores de solapamiento alto podrían deberse por un lado al consumo de micromamíferos que efectuaron a lo largo del año *C. thous* y *L. gymnocercus*, y por otro lado, al nivel de identificación de estos ítems que sólo se produjo hasta la categoría taxonómica de familia. En esta tesis, la mayoría de las plantas fueron identificadas a nivel de especies, pero fueron pocos los ítems animales identificados a ese nivel. Sin embargo, el alto solapamiento del nicho trófico no puede ser solo atribuido al nivel de resolución en la identificación de los alimentos (Vieira y Port 2007). *Cerdocyon thous* y *L. gymnocercus* dentro del PNM consumieron categorías de alimentos

similares, principalmente frutos carnosos y otros ítems animales como micromamíferos e invertebrados, aunque sus porcentajes de ocurrencia fueron diferentes. Incluso, la proporción de biomasa consumida y el orden de importancia de algunas presas o frutos varió entre estas especies. Por ejemplo, para *C. thous* las plantas que mayor biomasa aportaron fueron *B. yatay* (1.1%), *S. romanzoffiana* (1.1%) y *F. luschnathiana* (0.9%), pero para *L. gymnocercus* *B. yatay* (1.8%), *Citrus* (1.1%) y algunas solanáceas (0.7%) junto con la incorporación de paseriformes (4.9%) a su dieta.

Otra diferencia con el estudio efectuado por Vieira y Port (2007), fue el bajo consumo de frutos encontrado por estos autores en comparación a esta tesis. Esta diferencia fue atribuida al predominio de pastizales los cuales presentan una riqueza de plantas con frutos carnosos escasa, lo cual que difiere del PNM. En este parque los bosques forman isletas que pueden estar en contacto con palmares y/o pajonales (Fig. 3), por lo tanto, la disponibilidad de especies de plantas con este tipo de fruto no se restringiría sólo a un sector del área protegida. Otro aspecto interesante a evaluar a futuro, será la baja abundancia de micromamíferos en bosques mesófilos, pajonales y palmares de *B. yatay* registrada durante un muestreo anual (2014-2015), resultados que se tratan en el anexo 3 de esta tesis, en el cual se contempló las limitaciones metodológicas y climáticas que pudieron haber influido en esta baja detección, y recomendaciones para trabajos con este grupo de mamíferos en el área protegida.

#### **4.3 Uso de hábitats por cánidos en el PNM y otros sitios de estudio**

En general, los tipos de ambientes analizados del PNM fueron utilizados según su disponibilidad a lo largo del año, pero durante la estación invernal los bosques y pajonales mesófilos fueron los únicos ambientes por los cuales los zorros han presentado cierta preferencia. Estos ambientes se localizan en las lomadas arenosas de zonas no inundables, dispuestos a lo largo de la ruta provincial 86 y los senderos y cortafuegos del PNM. Sólo los bosques mesófilos han presentado una mayor riqueza de especies y familias de plantas (Fig. 11), y una variedad de frutos carnosos que han sido

registrados en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus*. En cambio, en los pajonales poseen un número menor de plantas con frutos como las solanáceas registradas en el dieta, y fue posible observar (sin cuantificar) una cantidad considerable de insectos, como el avistajes reiterados de micromamíferos, entre ellos *C. aperea*, grupos de carpinchos y reptiles que forman parte importante en la composición de la dieta de estos carnívoros dentro del PNM.

En simpatria, la preferencia por ambientes boscosos y de pastizales ha sido citada para *C. thous* y *L. gymnocercus*, pero los resultados han sido diferentes a los encontrados en el PNM. La presencia de *C. thous* fue relacionada a los ambientes boscosos (Di Bitetti *et al.* 2009, Maffei *et al.* 2007), en cambio, *L. gymnocercus* fue una especie relacionada con ambientes abiertos y secos (Maffei *et al.* 2007), o pajonales o pastizales (Di Bitetti *et al.* 2009, Viera y Port 2007, Faria-Correa *et al.* 2009) (Tabla 1). En el caso de las preferencias de *C. thous* por determinados ambientes, algunos autores lo mencionan como una especie generalista en relación al uso de los ambientes en el Cerrado de Brasil, con registros en áreas cultivadas, pastizales, savanas y distintos tipos de bosques (Trovati *et al.* 2007, Viera y Port 2007), o con cierta tendencia hacia el uso de pastizales (Jácomo *et al.* 2004) (Tabla 1). Según Lucherini *et al.* (2004), cuando esta especie de cánido solapa su rango de distribución con *L. gymnocercus*, esta última especie selecciona mayormente las áreas abiertas, con cierta preferencia por ambientes de pastizal. En el PNM, tanto *L. gymnocercus* como *C. thous*, presentaron abundancias y densidades similares (capítulo 3), no así en otros estudios, donde la primera especie fue rara o escasa (Viera y Port 2007, Faria-Corrêa *et al.* 2009). Además, en el PNM *L. gymnocercus* usó todos los tipos de ambientes a lo largo del año, y la selección de bosques y pajonales o evitación de los bosques fue similar a la realizada por *C. thous* (Tabla 8). Por lo tanto, en simpatria, las diferencias encontradas en el uso de los ambientes dentro del parque fueron en los palmares y pajonales en la estación estival e invernal, respectivamente (Tabla 8). En este sentido, a futuro es conveniente analizar los patrones de actividad diaria y el comportamiento de forrajeo asociado en ambas estaciones del año, como así también analizar la influencia de los factores climáticos que podrían explicar este uso diferencial de los ambientes dentro del PNM.

## 5. CONCLUSIONES

---

En este capítulo se efectuó una descripción de la dieta, solapamiento, respuesta funcional y uso de hábitats de *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM para explorar las dimensiones del nicho ecológico de forma comparativa y evaluar posibles solapamientos en el uso de los recursos y las particiones que permitan su coexistencia. Las principales conclusiones son:

- Con respecto a la **Hipótesis 1**, que proponía una similitud en las dietas *C. thous* y *L. gymnocercus*, se evidenció que estas especies son depredadores de tipo generalista, con una dieta variada, cuyo índice de Pianka fue alto a lo largo del año. Esto sugiere una dieta omnívora con ítems alimentarios comunes entre ellos: frutos carnosos, invertebrados, micromamíferos, restos de mesomamíferos, aves y reptiles (**Predicción 1.1**), lo que produce un mayor solapamiento del nicho trófico entre estas especies (**Predicción 1.2**).

- Los porcentajes de ocurrencia de los ítems consumidos fueron variables estacionalmente. Esto sugiere que la disponibilidad de los recursos en el PNM varían en cada estación, he influiría en la búsqueda del alimento con patrones espaciales y temporales relativamente diferentes en *C. thous* y *L. gymnocercus*, y posiblemente distintos entre sí. La proporción de alimentos de origen animal y vegetal fue equitativa en *L. gymnocercus*, y el porcentaje de origen vegetal fue superior al 50% en *C. thous*. Esto difirió con respecto a la biomasa consumida, teniendo los ítems animales un aporte mayor al 90% en ambas especies de cánidos.

- En la estación estival, *C. thous* consumió *B. yatay*, *O. acutifolia* y *F. luschnathiana*, y *L. gymnocercus* aumentó el consumo de estos frutos, pero incorporó en igual proporción otros ítems animales, principalmente ortópteros (Acrididae). Esto indica cierta tendencia hacia el consumo de frutos carnosos cuando la disponibilidad es mayor, y posiblemente esté asociada a la facilidad de encontrar este recurso en los ambientes en los cuales se desplazan estos cánidos.

- En relación a la hipótesis planteada para este capítulo, sobre el comportamiento oportunista de estas especies (**H<sub>2</sub>**), se evidenció un aumento en el porcentaje de ocurrencia de frutos carnosos en

la dieta (**P<sub>2.1</sub>**), un ajuste de la dieta con respecto a la mayor disponibilidad de determinados frutos (**P<sub>2.2</sub>**) y cuando la disponibilidad de especies de plantas frecuentemente consumidas fue menor o no estuvieron disponibles, existió un aumento en la frecuencia de otros ítems alimentarios (**P<sub>2.3</sub>**).

- En la estación invernal, *C. thous* y *L. gymnocercus* consumieron determinados frutos de forma independiente a la disponibilidad encontrada en el PNM, entre ellos frutos de palmeras (*B. yatay* y *S. romanzoffiana*) y *P. guajava*.

- En el análisis del uso de los tres tipos de ambientes, sugiere que no hubo una selección de bosques y pajonales cuando hubo mayor disponibilidad de frutos (estación estival). Estos ambientes fueron seleccionados en la estación invernal durante el horario diurno, no siendo evidente la predicción **P<sub>2.4</sub>**. Probablemente, esta preferencia esté relacionada a la presencia de otra categoría alimentaria u otro factor diferente al analizado en este capítulo, como las características microclimáticas de cada ambiente, la presencia de refugios y/o la proximidad a cuerpos de agua.

Los resultados obtenidos, tanto para el PNM como en los datos obtenidos a partir de la revisión bibliográfica, indican una variabilidad fenotípica importante en *C. thous* y *L. gymnocercus* en relación a la dieta y el uso de los distintos ambientes que facilitaría la coexistencia entre estas especies, e incluso con otras especies de carnívoros presentes en sus áreas de distribución.

## CAPÍTULO III

### Densidad poblacional, organización social y reproducción de *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus* en el PNM (Corrientes, Argentina)

#### 1. INTRODUCCIÓN

Existen escasos trabajos sobre *C. thous* y *L. gymnocercus* donde se ha estudiado sus abundancias y densidades poblacionales (Ayala y Noss 2000, Luengos 2003, Faria- Corrêa *et al.* 2009), como así también la organización social y la reproducción (Luengos *et al.* 2003, Faria- Corrêa *et al.* 2009, Lemos y Facure 2011). En Argentina se han estimado tamaños poblacionales para estos cánidos silvestres en algunos sitios de estudio. Por ejemplo, Luengos (2003) determinó para el Parque Provincial Tornquist (38°03'00S, 62°00'00 W, Buenos Aires, Argentina) una densidad de 0.03 ind/km<sup>2</sup> y una abundancia de 0.2 a 0.3 ind/km de *L. gymnocercus*, o en áreas de mayor calidad del nordeste argentino por Di Bitetti *et al.* (2012a) una densidad de 0.5 a 4 ind/km<sup>2</sup> de *C. thous*. Este vacío de información en cuanto a la abundancia y/o densidad, es común entre las especies de cánidos de Argentina, y dificultan evaluaciones sobre la conservación de las especies en cuestión. Para Luengos *et al.* (2012), *L. gymnocercus* es una especie que posee una alta tasa reproductiva y altas densidades, pero algunas poblaciones podrían estar afectadas por la pérdida de hábitats naturales o la actividad cinegética local (Di Bitetti *et al.* 2012b). Sin embargo, *C. thous* probablemente tenga poblaciones mayormente conectadas entre sí, con un tamaño poblacional estimado de 40.000 individuos adultos en nuestro país (Di Bitetti *et al.* 2012a). Hasta el momento, no hay estudios que estimen el tamaño poblacional de ambas especies en simpatria. En el capítulo anterior se determinó que *C. thous* y *L. gymnocercus* presentaron ítems alimentarios comunes pero con variaciones en los porcentajes de ocurrencia entre las estaciones estival e invernal del período 2014 - 2015, y si bien el uso de los ambientes fueron similares, existieron diferencias a lo largo de

ambas franjas horarias en los palmares de yatay de la estación estival y durante la franja nocturna en pajonales de la estación invernal. Los estudios sobre poblaciones requieren estimaciones del tamaño poblacional que permita el monitoreo de cambios espaciales o temporales o para determinar las relaciones existentes entre especies en uno o más ambientes (Royle y Dorazio 2006). Por lo tanto, en este capítulo se realizó una aproximación sobre las dinámicas poblacionales de ambas especies. En esta parte del trabajo, se evaluó las abundancias y densidades de *C. thous* y *L. gymnocercus*, y además se incluyó algunos datos obtenidos de *Chrysocyon brachyurus*, un cánido que dada su baja densidad, sus grandes desplazamientos y su comportamiento esquivo fue poco observado en el PNM. Esta especie, conocida popularmente como aguará guazú posee, poblaciones cuyo estado de conservación se considera casi amenazada, tanto por la IUCN como en la Lista Roja de Mamíferos de Argentina (Ojeda *et al.* 2012, IUCN 2015), categoría que se basa en una cantidad limitada de datos sobre sus poblaciones y distribución (Rodeen *et al.* 2008). De este modo se destacó algunos datos de interés sobre su población en esta área protegida de Corrientes.

En cuanto a la estructura social de los cánidos de mediano porte en estudio, hasta el momento, existe información que *determinan* comportamientos solitarios de *L. gymnocercus* (Lucherini *et al.* 2004), y la formación de pequeños grupos familiares entre una pareja y sus crías en *C. thous* (Courtenay y Maffei 2004). Estos cánidos tienen características similares en cuanto a la organización social con *Canis familiaris* (Boitani y Ciucci 1995) o *Canis latrans* (Patterson y Messier 2001), que consiste en un agregado de parejas reproductivas monogámicas junto a sus crías y subadultos. Este tipo de asociación se denomina “grupos”, cuyas relaciones entre miembros son diferentes a una jauría como *Canis lupus* (Boitani y Ciucci 1995). En este sentido, la disminución de las poblaciones de cánidos representa un alto impacto en la estructura de la comunidad, por lo que su conocimiento, entre ellas las características demográficas, son de relevancia para su conservación (Martínez *et al.* 2013 a). En este capítulo se documentó la organización social y posibles épocas reproductivas de *C. thous* y *L. gymnocercus* en base a conteos directos en transectas de línea y la detección de hembras preñadas y grupos familiares con crías (Lemos y Gomes Facure

2011). Se espera obtener información a estos aspectos biológicos de estos cánidos, y determinar posibles variaciones o constancia de los mismos en relación con datos obtenidos en otros sitios de distribución.

## **2. MATERIALES Y METODOS**

---

### **2.1 Método de muestreo**

#### **2.1.1 Densidad y Abundancia de cánidos**

En este estudio, para cada campaña de muestreo se asumió una abundancia y densidad constante debido a que el tiempo máximo de permanencia en el área de estudio fue de 10 días. Además, los datos debieron abarcar un tiempo relativamente corto ya que se asumió que la población es cerrada y todos los miembros tuvieron la misma probabilidad de ser contados (Bernardos 2016, Goijman 2016). Por lo tanto, las detecciones consideradas para estimar estos parámetros estuvieron comprendidas entre los meses de mayo a agosto de 2015. En este lapso de tiempo, se cumplió con un número mínimo de detecciones y los eventos reproductivos observados fueron mínimos. El número mínimo de detecciones independientes recomendables para esta técnica es de 40, pero los tamaños de muestra menores de hasta 20 detecciones también pueden generar estimaciones robustas (Buckland *et al.* 2015).

El muestreo consistió en transectas de línea con distancias perpendiculares variables (Right-Angle Distance Methods) (Scott 2004). Este método tiene dos supuestos: 1) todos los animales deben ser detectados en la línea central de la transecta, es decir, que la probabilidad de observación debe ser del 100 % (Buckland *et al.* 2015); 2) la probabilidad de observación de un animal es una simple función  $g(x)$  de la distancia del ángulo derecho entre el animal y la línea central (Fig. 17, Scott 2004). Las transectas de línea, fueron divididas en distancias discretas perpendiculares con intervalos que van de 0 - 50 m (Buckland *et al.* 2015). Las ventajas de los métodos de distancia

fueron: 1) la obtención de una proporción de individuos no detectados, y 2) el monitoreo de varias especies de forma simultánea, sin necesidad de cumplir con los postulados de detección perfecta de los individuos y sin necesidad de mantener un ancho de transecta constante (Parrott *et al.* 2011), postulados que deben cumplirse en las transectas de faja.

Las transectas fueron localizadas de forma estratificada en senderos y cortafuegos de tres ambientes (Tabla 2): bosques mesófilos que ocupan aproximadamente 2720 ha, pajonales mesófilos con 2500 ha y palmares de *B. yatay* con una superficie estimada de 1010 ha dentro del PNM (Saibene y Montanelli 1997) (Fig. 3). Estos ambientes fueron seleccionados en base a la disponibilidad, la accesibilidad y las posibilidades de aplicación de la técnica de muestreo. El PNM presenta otros ambientes pero de difícil acceso como el estero Santa Lucía, el arroyo Portillo y la cañada Fragosa que, junto a las más de 188 lagunas, ocupan un 64.7% del área protegida (Saibene y Montanelli 1997, Fig. 3). Las transectas estuvieron separadas entre ellas por una distancia de 3 y 10 km para el caso de transectas de un mismo ambiente. Esto aseguró la independencia de los datos debido al desplazamiento de los individuos.

Si bien, el uso de transectas lineales requiere de la utilización de sendas establecidas al azar (Thomas *et al.* 2005), las transectas debieron ser ubicadas en senderos preestablecidos para la operatividad en el muestreo, teniendo en cuenta los permisos establecidos por la Administración de Parques Nacionales. Además, fue factible cumplir con los postulados de la metodología empleada en los senderos y cortafuegos, al facilitar el desplazamiento de los observadores y disminuir la huida de los animales antes de ser observados (Mandujano 1997, González-Marín *et al.* 2008). La movilidad del animal puede depender de la reacción ante el observador. Este movimiento facilitaría detectar la presencia y posición del individuo en la transecta, pero depende de la capacidad visual y experticia por parte del observador (Scott 2004).

En el muestreo, se tuvieron en cuenta los períodos de mayor actividad de las especies de interés. Los recorridos se realizaron en dos franjas horarias, una diurna al amanecer hasta el mediodía (06:00 a 12:00 hs), y otra considerada nocturna desde el atardecer hasta la media noche (19:00 a

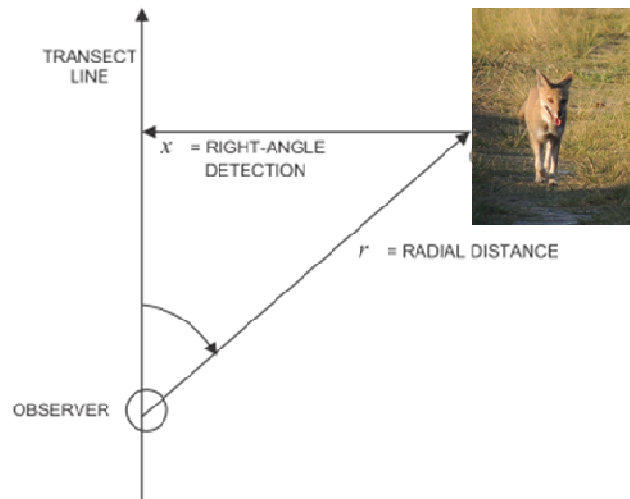
00:00 hs) (Jácomo *et al.* 2004, Di Bitetti *et al.* 2009). Estos recorridos fueron realizados a pie por dos observadores, a una velocidad promedio de 1.5 km/h. Durante el registro, se tomaron los siguientes datos: fecha, distancia perpendicular a la línea central de la transecta (Fig. 17), ambiente, hora de detección, hora de inicio y fin del recorrido, número de réplica, clima, especie, ubicación (GPS), número de individuos (solitarios, pareja, grupos familiares), sexo (macho, hembra), edad (adultos, juveniles y crías) y observaciones adicionales de comportamiento. En relación a la edad, Faria-Correa *et al.* (2009) caracterizaron a los juveniles cuando no presentaban dientes permanentes y su masa corporal era  $\leq 3.5$  kg, y aquellos animales con tamaños de 3.6 y 5.5 kg fueron categorizados como inmaduros. En observaciones de campo fue muy difícil distinguir estas categorías, por lo tanto, la categoría juvenil comprendió animales que estaban acompañados de un individuo de tamaño corporal mayor, posiblemente un parental, o individuos de tamaño corporal pequeño si se desplazaban en forma solitaria.

En la identificación de las especies se utilizó binoculares y linternas de cuatro baterías de 1.5 v durante las horas de oscuridad, y se registró fotográficamente a la mayoría de los individuos, siempre que las condiciones de luz lo hiciera posible. En horas de oscuridad, la linterna permitió la detección de los cánidos mediante el brillo del *tapetum lucidum*, técnica muy utilizada para registrar mamíferos nocturnos (Kie 1988, Glanz 1990, Yanosky y Mercolli 1990, Ruelle *et al.* 2003, Waltert *et al.* 2006, Rocha *et al.* 2008, Grenier *et al.* 2008, entre otros).

Luengos (2003) describe desventajas relacionadas al esfuerzo físico que requirió el método de transectas nocturnas a pie en relación a otros métodos (estaciones odoríferas de cebado, conteos de signos de presencia en transectas, transectas en líneas en vehículo, tamaño de área de acción, y captura-recaptura), como así también en la duración de la batería del reflector junto a la baja detectabilidad de los zorros. Esta situación fue diferente en el PNM, pues este método se aplicó con variantes, entre ellos los recorridos se realizaron en franjas horarias diurnas y nocturnas, cercanas a los picos de actividad de los cánidos de interés reportado por Di Bitetti *et al.* (2009) para la Reserva de Iberá (Corrientes, Argentina), por lo que la detectabilidad no se restringió solo al uso de luz

artificial, y el esfuerzo de muestreo fue distribuido en el día. Asimismo, se utilizaron linternas en sustitución de reflectores, las cuales resultaron prácticas para el transporte, recambio de pilas y su manipulación. Además, en el PNM las transectas a pie han sido implementadas en otros mamíferos de mediano porte, entre ellos *Mazama gouazoubira* (Romero y Chatellenaz 2013a) e *Hydrochoerus hydrochaeris* (Romero y Chatellenaz 2013b), siendo un método de bajo costo económico y de fácil aplicación.

**Figura 17:** Medidas tomadas durante un muestreo con transectas lineales, PNM (Corrientes, Argentina). Esquema modificado de Scott (2004). Animal detectado en el ejemplo: adulto macho de *L. gymnocercus*, sendero casco histórico Santa María, febrero de 2015.



### 2.1.2 Organización social y sucesos reproductivos

Para la caracterización de la organización social de las especies de cánidos, se consideraron además datos de observaciones efectuadas en estudios previos dentro del PNM. Estos datos fueron divididos en dos períodos: desde enero de 2009 a diciembre de 2010, denominado período 1 (P<sub>1</sub>, Tabla 12), y entre diciembre de 2014 a noviembre de 2015, llamado período 2 (P<sub>2</sub>, Tabla 2). En cada muestreo, se registró: fecha, ambiente, hora de detección, hora de inicio y fin del recorrido, sitio de muestreo, número de recorrido, clima, especie, ubicación (GPS), número de individuos (solitarios,

pareja, grupos familiares), sexo (macho, hembra), edad (adultos, juveniles y crías) y observaciones adicionales de comportamiento.

## 2.2 Análisis de Datos

### 2.2.1 Cálculos de densidad y abundancia

La densidad poblacional y abundancia se obtuvo a partir del método denominado distancias jerárquicas o *Hierarchical Distance Sampling* (HDS) con la utilización del paquete de R unmarked (R Core Team 2016). Este método se basa en la fórmula:  $\check{D} = ni * f(0) / 2L$ , donde  $ni$  es el número de individuos observados de la especie  $i$ ,  $f(0)$  es la probabilidad de detección a partir de las distancias perpendiculares de observación ( $P_a = \sum_0^w g(x) dx / w$ ), y  $L$  es la longitud de la transecta (Thomas *et al.* 2005), siendo la fórmula operativa  $\check{D} = ni / 2L\mu$ . En HDS, la probabilidad de contar todos los individuos es menor del 100%, lo que requirió ajustar el número observado por un estimador de probabilidad de detección (Scott 2004). Una solución para este problema fue la modelización de la detectabilidad a partir de la función de detección, basada en los principios de la metodología *Distance Sampling* o muestreo de distancias propuesta por Buckland *et al.* (2001, 2015) y Thomas *et al.* (2005). Los modelos fueron obtenidos a partir de una función de detección usando métodos de máxima verosimilitud, teniendo como método la búsqueda del modelo o función de detección que mejor se ajuste al comportamiento de las distancias  $x$  observadas (Buckland *et al.* 2015). Esto permitió estimar la proporción de individuos que no han sido detectados durante los muestreos, y a partir de allí obtener la densidad de las especies de interés (Buckland *et al.* 2015, Thomas *et al.* 2005). La función de detección se anticipa a tres propiedades básicas: 1) el decrecimiento monotípico de la función de distancia ( $x$ ), es decir que a medida que nos alejamos de la línea central de la transecta la probabilidad de detección disminuye al aumentar la distancia de observación a los lados de la misma; 2) la función continua de distancia y 3) la probabilidad de detección de 1 (cuando  $f(0)=1$ ) en la línea central (Scott 2004).

### 2.2.1.1 Hierarchical Distance Sampling (HDS) en R

Para los análisis en R (R Core Team 2006), los datos fueron digitalizados en formato txt (texto delimitado por tabulaciones) en dos tipos de archivos, uno de detecciones (transectas, individuos y distancias) y otro archivo con 10 covariables que fueron estandarizadas y agrupadas en una variable denominada covs. En las 12 transectas (sitio de muestreo, Tabla 2), se tomaron variables que podrían incidir en la detectabilidad y densidad de las especies: proporción de recorridos diurnos (p.d) o nocturnos (p.n); tipo de ambiente (H) como bosques mesófilos (B), pajonales (PJ) o palmares de yatay (PL); número de estratos vegetales (E); cobertura máxima del estrato vegetal superior en porcentaje (Cbm<sub>x</sub>); altura máxima promedio del estrato vegetal superior (Alm<sub>x</sub>); cobertura estimada del tipo de ambiente dentro del parque en hectáreas (CbH); número de cuerpos de agua próximas al sitio de muestreo en metros (CpH<sub>2</sub>O) y distancia mínima estimada de los cuerpos de agua al sitio de muestreo en metros (distH<sub>2</sub>O). Aquellas variables relacionadas a las características de los ambientes, se obtuvieron de censos de vegetación (Capítulo II) y el número de cuerpos de agua próximos y distancias a partir de imágenes satelitales Landsat con resolución de 30 m obtenidas de *Google Earth*, y de observaciones a campo. Las covariables al presentar diferentes unidades de medición, fueron estandarizadas y agrupadas bajo la denominación de covs dentro del programa R (anexo 4). Además, en este archivo de covariables se colocó el sitio de muestreo y los km recorridos totales en cada uno de ellos, para comparar el número de detecciones en función de los kilómetros recorridos.

Los análisis de densidad requirieron la elaboración de tablas, una matriz e histogramas de distancias con diferentes intervalos de clase a partir de los comandos en R `formatDistdata` e `hist`, respectivamente. Además, para algunas detecciones de una especie en particular se requirió la truncación derecha de un 5 o 10% de los datos. A partir de estas variables y la matriz de distancias elaborada, se determinó un histograma de densidad con el paquete `unmarkedFrameDS`.

Los efectos de las covariables sobre la detectabilidad y la abundancia de cánidos fueron evaluadas a partir de la propuesta de 132 modelos (Tabla 10) más los modelos nulos para

detectabilidad y densidad/abundancia ( $\sim 1 \sim 1$ ) con distintas claves robustas (half-normal, hazard-rate y exponencial negativa), que luego fueron comparados con la función `fitsDSmodel`  $\leftarrow$  `fitList` (`fits = DSmodel`). La selección del mejor modelo se basó en el Criterio de Información de Akaike (AIC), para ello se utilizó el paquete `AICcmodavg` (Mazerolle 2016), a partir del cual se tomaron los modelos con delta igual o menor al valor tres del delta de AIC de segundo orden (AICc, Sugiura 1978 citado en Mazerolle 2016), que es un criterio de selección de modelos ajustado y recomendado para muestras pequeñas ( $n/K < 40$ ), cuya fórmula es  $AICc = -2 \ln \ell(\theta) + 2K + \left(\frac{2K(k-1)}{n-K-1}\right)$ , siendo  $k$  el número de parámetros estimado del modelo. Se estimaron los parámetros del modelo ponderado  $I$  con el set de los mejores modelos seleccionados, se calculó el delta mediante la diferencia entre el modelo con menor AICc con los demás modelos ( $\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min}$ , Burnham 2015). Luego, se calculó la verosimilitud relativa de cada modelo conocido como el peso Akaike del modelo ponderado  $I$  ( $w_i = \exp(-0.5\Delta_i) / \sum_r^m \exp(-0.5\Delta_r)$ ), donde el denominador es la suma de las verosimilitudes relativas de todos los modelos seleccionados (Burnham y Anderson 2002). Seguidamente, se estimó el peso de los nuevos parámetros estimados y se obtuvo la composición del modelo ponderado de detectabilidad y densidad de cada especie de cánido por período de muestreo analizado. Finalmente, se determinó la importancia relativa de los parámetros de detectabilidad y densidad en forma individual sumando el peso Akaike ( $w_i$ ) de todos los modelos que contengan el parámetro de interés. Las funciones de detección, estimaciones de densidad y abundancia y los intervalos de confianza del 95 % fueron obtenidos para cada una de las especies de cánidos del parque al correr en R los modelos ponderados obtenidos .

**Tabla 10:** Principales hipótesis a priori y sus predicciones sobre los efectos de las covariables analizadas en la detectabilidad y la densidad y abundancia de *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM, estación invernal 2015.

Categorías		Hipótesis y predicciones		modelos
<b>Modelos nulos para detección</b>		el tipo de ambiente, representado por la cobertura que posee dentro de PNM (CbH). Aquellos ambientes con mayor cobertura tendrán mayores densidades/abundancias de las especies de cánidos estudiadas"		~1~CBH
- Analizados cada uno con distintas claves robustas: half-normal, hazard-rate, exponencial negativa	de CbH y la altura máxima (Almx) y cobertura que tenga el estrato superior de estos ambientes (Cbnx). A mayor cobertura del ambiente en el PNM, mayor altura y cobertura del estrato superior, la densidad/abundancia será mayor, posiblemente por el microclima que generan estos estratos."	el número de estratos vegetales de cada ambiente (E), y el número de cuerpos de agua próximos (CpH2O) y la distancia del cuerpo de agua más próxima al sitio de muestreo (distH2O). Cuanto más estratos tenga el ambiente y mayor cantidad y proximidad a los cuerpos de agua, la densidad/abundancia será mayor. Posiblemente por ofrecer una mayor variedad de presas/recursos (refugios) que ambientes con menos estratos, con menor número de cuerpos de agua y más distantes a estos.	~1~CBH+Cbnx+Almx	~1~E+CpH2O+distH2O
" La detección varía al azar pero la densidad/abundancia depende de...	La cobertura de cada ambiente en el PNM, el número de estratos, y el número y cercanía a los cuerpos de agua. Los estratos con mayor cobertura, número de estratos, con mayor cantidad y más cercanos a cuerpos de agua tendrán densidades/abundancias mayores."	Los recorridos diurnos (p.d) o nocturnos (p.n) que se realicen. La de detección variará en función de estos recorridos en distintas franjas horarias, posiblemente por el ritmo diario que tenga cada individuo.	~1~CBH+E+CpH2O+distH2O	~1~p.d~1; ~p.n~1
Total de modelos: 12s				~Ap~1; ~As~1
<b>Modelos nulos para densidad/abundancia</b>				
- Analizados cada uno con distintas claves robustas: half-normal, hazard-rate, exponencial negativa	de la proporción de individuos solitarios o en pareja. La probabilidad de detección será mayor en individuos que se desplazan en parejas, que aquellos que lo realizan en forma solitaria."	el número de estratos vegetales que tenga un ambiente. A mayor cantidad de estratos vegetales, menor la probabilidad de detección de los individuos."	~E+Cbnx~1	~E~1
" La densidad/abundancia varía al azar, pero la detección depende de...	el número de estratos vegetales y la cobertura máxima del estrato superior que tenga un ambiente. A mayor cantidad de estratos vegetales, y cuanto mayor sea la cobertura máxima del estrato superior, menor la probabilidad de detección de los individuos."	el número de estratos, la cobertura máxima y la altura máxima del estrato superior. A mayor número de estratos, mayor cobertura y menor altura del estrato superior, menor probabilidad de detección."	~E+Cbnx+Almx~1	~E+Cbnx+Almx~1
Total de modelos: 24		el número de estratos, la cobertura y altura del estrato superior, y la proporción de individuos en pareja y de recorridos nocturnos que se realizaron. A mayor número de estratos, con una cobertura mayor y una menor altura, junto a una menor proporción de individuos en pareja y una menor proporción de recorridos nocturnos, menor la probabilidad de detección."	~E+Cbnx+Almx+Ap+p.n~1	
<b>Modelos no nulos para densidad/abundancia</b>		<b>Detección</b>		<b>Densidad/abundancia</b>

Los modelos son combinaciones de las variables que influyen en la detección (8 modelos) y en la densidad/abundancia (4 modelos), y las distintas claves robusta. Por lo tanto, se analizaron 96 modelos

### 2.2.2 Organización social y sucesos reproductivos de cánidos

Para cada especie de zorro se evaluó la variación en el número de individuos observados, ya sea solitarios, parejas o formando grupos familiares en los distintos horarios y estaciones mediante el U-test Mann-Whitney (Di Rienzo *et al.* 2008). Se consideró como grupo familiar a las observaciones de más de dos individuos o dos individuos del mismo sexo, que a su vez presentaron algún tipo de interacción (Lemos y Gomes Facure 2011). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa InfoStat versión 2008 (Di Rienzo *et al.* 2008).

## 3. RESULTADOS

---

### 3.1 Resultados Generales

En las transectas se registraron dos especies silvestres de cánidos (*C. thous* y *L. gymnocercus*) y una especie doméstica, *Canis lupus familiaris* (Fig. 18). Las especies con mayores registros fueron en orden de importancia *L. gymnocercus*, *C. thous* y *C. lupus familiaris*. En relación a *C. brachyurus*, en diciembre de 2014 un ejemplar fue observado de forma directa, pero fuera de los muestreos, durante una colecta de heces en cercanías del casco histórico Santa Teresa del PNM.

**Figura 18:** Especies de cánidos registradas, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: (a) *C. thous*, hembra adulta en transecta 2 (Potrero 1), mayo 2015; (b) *L. gymnocercus*, macho adulto, sendero yatay, noviembre 2015; (c) huellas de *C. brachyurus*, individuo adulto observado (fuera de transecta) en camping de casco histórico Santa Teresa, diciembre 2014; (d) *C. lupus familiaris*, se observó tres individuos adultos provenientes de una Estancia aledaña al parque, agosto 2015.



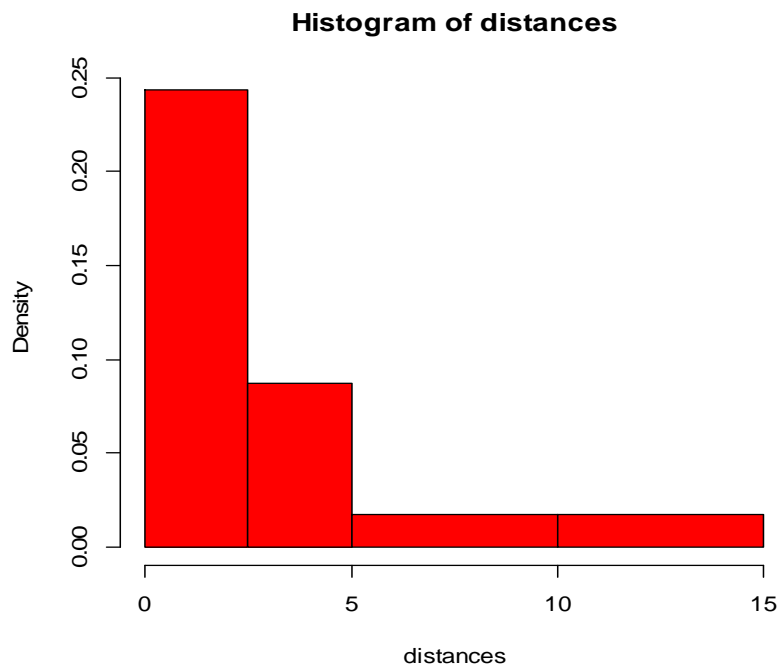
## 3.2 Abundancia y densidad de cánidos del PNM

### 3.2.1 *Cerdocyon thous*

*Cerdocyon thous* fue detectado en seis sitios de muestreo (uno de bosque, dos de pajonal, y tres de palmar), con al menos una observación por sitio (Tabla 2). La distancia perpendicular mínima de detección fue de 0 m y la máxima 50 m. En este caso, los datos fueron truncados un 10% a la derecha con la función `truncLim <- length (data$Dist) - ((10*length(data$Dist))/100)` (anexo 5), quedando para los análisis una distancia máxima de 15 m. Las observaciones por transectas de línea fueron independientes de los km recorridos (regresión lineal,  $t = 0.35$ ,  $p = 0.74$ ) (anexo 5).

Con la función `unmarkedFrameDS` se obtuvo un histograma de distancias y densidad estimada (Fig. 19), con 4 clases de distancias por sitios (0-2.5, 2.5-5, 5-15 m), con la mayor frecuencia de observaciones en el intervalo de 0 a 2.5 m (14 detecciones).

**Figura 19:** Densidad estimada por distancias perpendiculares en detecciones de *C. thous*, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina).



### 3.2.1.1 Selección de Modelos a partir del AIC y AICc

De los 132 modelos propuestos (Tabla 10) se ha seleccionado 10 modelos con un delta menor a 3.00 (Tabla 11), a partir del cual se determinó la importancia de los parámetros (anexo 6) estimados para la detectabilidad (el número de estratos del ambiente, la proporción de individuos solitarios o en pareja), y aquellos parámetros para la densidad/abundancia (la cobertura del ambiente en el parque y la altura y cobertura máxima del estrato superior). De todos ellos, se seleccionó el modelo DSexp\_89, que tuvo el menor AICc (105.8) y el parámetro de mayor importancia, la cobertura del ambiente. A partir de este modelo, se graficó las curvas de detección y las estimaciones de densidad y abundancia de *C. thous*.

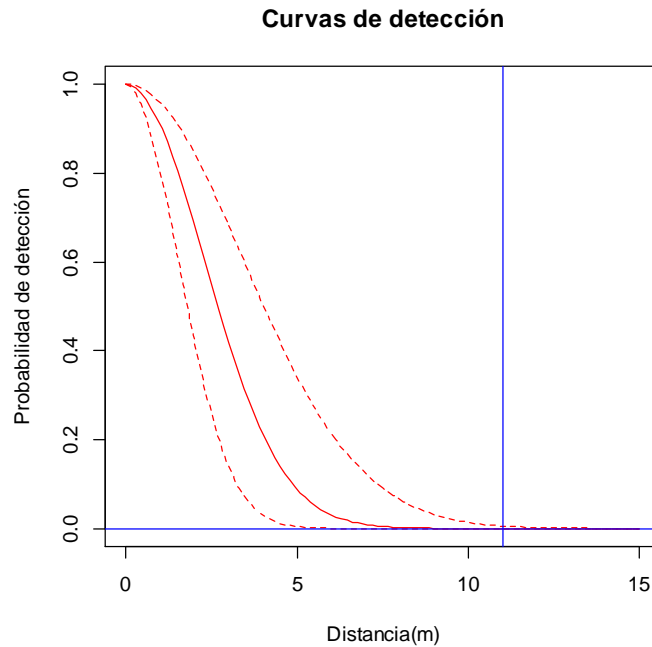
### 3.2.1.2 Curvas de detección, densidad y abundancia

La probabilidad más alta de detección de estos cánidos se encuentra en el intervalo de distancia perpendicular de los 0 a 5 m, con una probabilidad menor al 20% de detección a partir de los 5 a 10 m de distancia perpendicular (Fig. 20). La densidad estimada por cada sitio de muestreo varió entre los  $0.10 \pm 0.02$  ind/km<sup>2</sup> y  $1.2 \pm 0.28$  ind/km<sup>2</sup>.

Según el modelo DSexp\_89, las detecciones fueron al azar, y las densidades/abundancias tuvieron una relación positiva con la cobertura en hectáreas de los ambientes analizados (Modelo DSexp\_89, coeficiente estimado = 1.78, DE 0.46).

Por ambiente se promedió los valores de densidad de 0.35 ind/km<sup>2</sup> en bosques mesófilos, 0.18 ind/km<sup>2</sup> en pajonales mesófilos y 0.09 ind/km<sup>2</sup> en palmares de yatay (Tabla 11). En cuanto a la abundancia, hubo una variación entre 0.09 ind/km a 3.17 ind/km, siendo la abundancia promedio de 1.17 ind/km en bosques, 0.50 ind/km en pajonales y 0.20 ind/km en palmares de yatay. Por lo tanto, la densidad promedio estimada fue de 0.09 ind/km<sup>2</sup> y la abundancia promedio de 0.20 ind/km dentro del PNM.

**Figura 20:** Función de detección de *Cerdocyon thous*, en base al modelo DSexp\_89, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina). Referencia: IC 95% (línea de punto)



**Tabla 11:** Abundancia y densidad de *Cerdocyon thous*, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: B, bosque mesófilo; PL, palmar de yatay; PJ, pajonal mesófilo.

Sitio	Ambiente	Abundancia ind/km	Densidad			
			ind/km <sup>2</sup>	D.E	intervalo de confianza	
					límite inferior	límite superior
1	B	3.17	0.96	0.20	0.76	1.16
2		0.23	0.07	0.01	0.05	0.08
3		1.01	0.31	0.06	0.24	0.37
10		0.25	0.08	0.02	0.06	0.09
		<b>B <math>\bar{x}</math></b>	<b>1.17</b>	<b>0.35</b>		
4	PJ	0.60	0.19	0.04	0.15	0.23
5		0.50	0.16	0.03	0.12	0.19
6		0.13	0.04	0.01	0.03	0.05
13		0.76	0.33	0.07	0.26	0.40
		<b>PJ <math>\bar{x}</math></b>	<b>0.50</b>	<b>0.18</b>		
8	PL	0.30	0.13	0.03	0.10	0.16
9		0.17	0.07	0.02	0.06	0.09
11		0.24	0.10	0.02	0.08	0.12
12		0.09	0.04	0.01	0.03	0.05
		<b>PL <math>\bar{x}</math></b>	<b>0.20</b>	<b>0.09</b>		
		<b><math>\bar{x}</math> total</b>	<b>0.62</b>	<b>0.15</b>		

### 3.2.2 *Lycalopex gymnocercus*

*Lycalopex gymnocercus* fue detectado en 10 sitios de muestreo (cuatro en bosques, dos en pajonales y cuatro en palmares) (Tabla 2). Las distancias perpendiculares de observación, tuvieron una distancia mínima de 0 m y un máximo de 50 m, al truncar los datos un 10% esta última distancia fue de 7.5 m para los análisis (anexo 7). El número de observaciones por transectas tuvo una relación casi lineal con los km recorridos (regresión lineal,  $t= 4.06$ ,  $p= 0.003$ ).

Con la función `unmarkedFrameDS` se obtuvo un histograma de distancias y densidad estimada (Fig. 21), con 3 clases de distancias por sitios (0-2, 2-4, 4-8 m), con la mayor frecuencia de observaciones en el intervalo de 0 a 2 m (15 detecciones).

#### 3.2.2.1 Selección de Modelos a partir del AIC y AICc

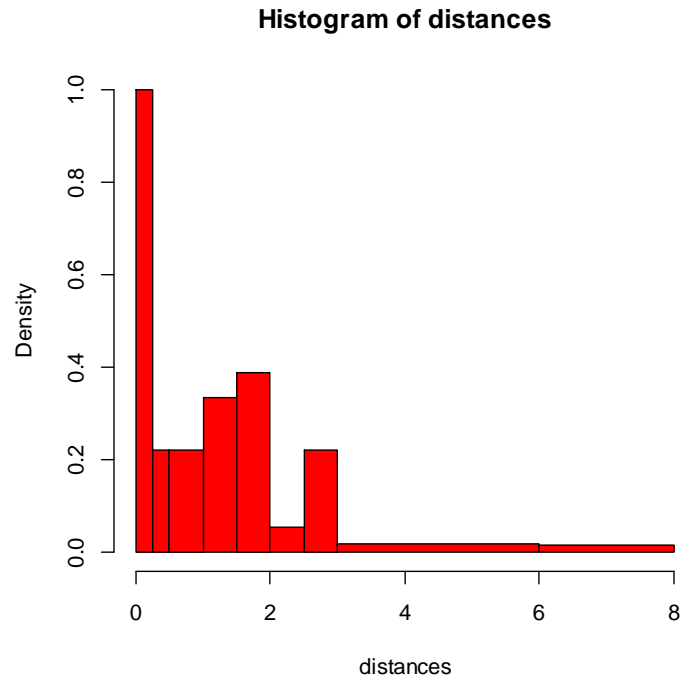
A partir de los 132 modelos planteados, más tres modelos nulos, se ha seleccionado según el menor AICc el modelo nulo DS\_hn propuestos, del cual no se detectó relación con ninguna de las covariables de detectabilidad y densidad planteadas para esta especie en el PNM.

#### 3.2.2.2 Curvas de detección, densidad y abundancia

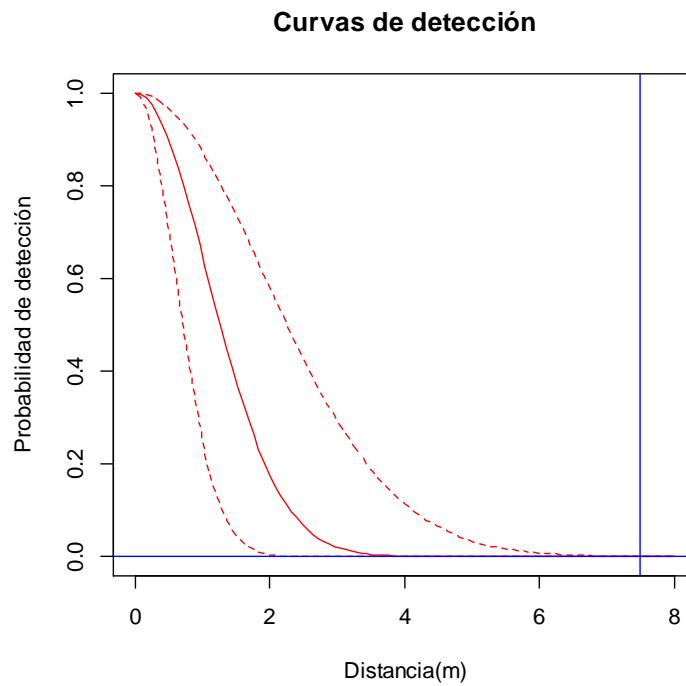
Según el modelo DS\_hn seleccionado para obtener las curvas de detección se determinó que la probabilidad de detección en los sitios de muestreo va desde 100 a 50 % entre 0 y 2 m de distancia perpendicular, estando por debajo del 20 % entre los 2 a 4 m (Fig. 22).

Por sitio de muestreo la densidad varió entre los  $0.03 \pm 0.004$  ind/km<sup>2</sup> y  $0.62 \pm 0.08$  ind/km<sup>2</sup> (Tabla 12). Las densidades promedio por ambiente fueron de 0.14 ind/km<sup>2</sup> en bosques mesófilos, 0.19 ind/km<sup>2</sup> en pajonales mesófilos y 0.29 ind/km<sup>2</sup> en palmares de yatay. En cuanto a la abundancia de esta especie, varió entre 0.07 ind/km a 1.19 ind/km, siendo la abundancia promedio de 0.45 ind/km recorrido en bosques, 0.60 ind/km en pajonales y 0.68 ind/km en palmares de yatay. Por lo tanto, en el PNM *L. gymnocercus* tuvo una densidad promedio de 0.21 ind/km<sup>2</sup> y una abundancia de 0.58 ind/km.

**Figura 21:** Densidad estimada por distancias perpendiculares de *L. gymnocercus*, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina).



**Figura 22:** Curvas de detección *Lycalopex gymnocercus* para la estación invernal en base al modelo DSexp, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina). Referencia: IC 95% (línea de punto)



**Tabla 12:** Abundancia y densidad de *L. gymnocercus*, estación invernal 2015, PNM (Corrientes, Argentina).

Sitio	Ambiente	Abundancia ind/km	Densidad			
			ind/km <sup>2</sup>	D.E	Intervalo de confianza límite inferior    límite superior	
1	B	0.46	0.14	0.02	0.12	0.16
2		0.59	0.18	0.02	0.16	0.20
3		0.76	0.24	0.03	0.21	0.27
10		0.00	0.00			
	B $\bar{x}$	0.45	0.14			
4	PJ	1.19	0.37	0.05	0.32	0.42
5		0.88	0.27	0.03	0.24	0.31
6		0.11	0.03	0.004	0.03	0.04
13		0.22	0.07	0.01	0.06	0.08
		PJ $\bar{x}$	0.60	0.19		
8	PL	1.06	0.46	0.06	0.40	0.51
9		0.14	0.06	0.01	0.06	0.07
11		1.44	0.62	0.08	0.55	0.70
12		0.07	0.03	0.00	0.03	0.04
		PL $\bar{x}$	0.68	0.29		
	<b><math>\bar{x}</math> total</b>	<b>0.58</b>	<b>0.21</b>			

### 3.3 Comparación de densidades estimadas en R de *C. thous* y *L. gymnocercus*

Al comparar las densidades estimadas entre las especies, no se observaron diferencias significativas (Test de Wilcoxon: media *C. THOUS*:  $0.21 \pm 0.26$ , media *L. GYMNOERCUS*:  $0.21 \pm 0.19$ ,  $W= 152.00$ ,  $p= 0.90$ ). Incluso, no hubo diferencias entre las abundancias (Test de Wilcoxon: media *C. THOUS*:  $0.62 \pm 0.85$ , media *L. GYMNOERCUS*:  $0.58 \pm 0.49$ ,  $W= 148.5$ ,  $p= 0.93$ ).

### 3.4 Organización social y reproducción de cánidos en el PNM

#### 3.4.1 Período 1 (enero 2009 a octubre 2010)

El período  $P_1$  comprendió detecciones en transectas de línea, abarcando las estaciones estival e invernal (Tabla 13). En total se efectuaron 215 recorridos y 337.7 km, en 9 transectas distribuidas en tres tipos de ambientes (bosque mesófilo, pajonal mesófilo y palmares de yatay). En cada uno de estas formaciones vegetales, las transectas variaron en longitud con un rango de 1 km a 5.7 km. En la estación estival se efectuaron 79 recorridos y 172.3 km, y 136 recorridos y 165.4 km en la estación invernal. Durante este lapso de tiempo se realizaron 14 campañas de muestreo y se detectaron dos especies de cánidos silvestres: *C. thous* y *L. gymnocercus*. Estas especies fueron detectados respectivamente en 33 (15.4 %) y en 44 (20.5 %) de los 215 recorridos efectuados en este período de muestreo. El número de individuos registrados al finalizar el recorrido de una transecta con detecciones varió de 1 a 3 para *C. thous* y de 1 a 5 para *L. gymnocercus*, sin diferencias entre estaciones estival e invernal para ambas especies (*C. thous*: Mann-Whitney U test = 1.02,  $p = 0.11$ ; *L. gymnocercus*: Mann-Whitney U test = 1.42,  $p = 0.09$ ).

El tamaño de grupo detectado estuvo compuesto por 2 individuos de *C. thous* y de 2 a 3 individuos de *L. gymnocercus* durante este período. Para la primera especie, el grupo de mayor tamaño detectado fue una pareja en el mes de febrero 2009, y en mayo, junio y septiembre (n = 13) de 2010. En cambio, los grupos de mayor tamaño observado de *L. gymnocercus* correspondieron a grupos familiares (n = 4) de 2 a 3 individuos detectados en febrero, junio y julio de 2009 y junio de 2010. Las parejas de esta última especie (n = 2) fueron vistas en enero y mayo de 2009 y en marzo, mayo y agosto de 2010 (n = 4) (Fig. 21). Los adultos solitarios de ambas especies fueron observados a lo largo de  $P_1$  (*C. thous*: n = 30; *L. gymnocercus*: n = 33). Los juveniles solitarios de *C. thous* (n = 2) fueron registrados en enero y junio de 2009, y juveniles solitarios de *L. gymnocercus* (n = 15) en enero, febrero, mayo a julio de 2009, y en marzo y junio de 2010 (Fig. 21).

**Tabla 13:** Transectas recorridas en el período 1,PNM (Corrientes, Argentina). Entre paréntesis se indica la distancia total recorrida. \* Transectas que se utilizaron para el período 2

Período	Estación	Hábitat	Sitio (km)	Km recorridos	Detecciones		Estación	Km recorridos	Detecciones	
					<i>L. gymnocercus</i>	<i>C. thous</i>			<i>L. gymnocercus</i>	<i>C. thous</i>
P1 (2009-2010)	Estival	Bosque	1 (1.3)	22.1	0	1	Invernal	23.6	6	8
			2 (2)	14	3	3		16.3	9	3
			3 (3.9)	46.8	1	4		42.4	2	7
	Pajonal	4 (1)	9	1	0	10	5	5		
		5 (1.5)	7.5	0	0	10.5	0	0		
		6 (2.4)	19.2	1	0	22.4	1	1		
		7 (5.7)	22.8	1	0	12	0	0		
		Palmar	8 (2.2)	13.9	3	0	12.5	0	0	
			9 (1.7)	17	1	0	15.7	0	0	
	Total	9	172.3	11	8	165.4	23	24		

### 3.4.2 Período 2 (diciembre de 2014 a noviembre de 2015)

El período P<sub>2</sub> consistió en seis campañas de muestreo, (Tabla 2). Tanto *C. thous* como *L. gymnocercus* fueron detectados en el 53.4 % y 28.4 % de los recorridos efectuados en este período. El número de zorros registrados al finalizar el recorrido de una transecta con detecciones varió de 1 a 8 individuos a lo largo de un recorrido, sin diferencias estacionales (*C. thous*: Mann-Whitney U test = 0.08,  $p = 0.73$ ; *L. gymnocercus*: Mann-Whitney U test = 3.1,  $p = 0.06$ ). El tamaño de grupo observado por detección fue 2 a 4 individuos, siendo los grupos familiares los de mayor tamaño (Fig. 23).

Las parejas ( $n = 6$ ) y grupos familiares ( $n = 3$ ) de *C. thous* fueron detectadas en enero, febrero, mayo y agosto de 2015, e individuos solitarios adultos ( $n = 29$ ) fueron observados en diciembre de 2014, enero, febrero, mayo, julio y agosto de 2015. En coincidencia con esta especie, parejas ( $n = 9$ ) de *L. gymnocercus* fueron observados en diciembre de 2014 y enero, febrero, mayo, julio y agosto de 2015; los grupos familiares ( $n = 7$ ) en los meses de diciembre de 2014 y febrero de 2015; y, los individuos solitarios adultos ( $n = 58$ ) fueron detectados en diciembre de 2014, enero, febrero, mayo,

julio y agosto de 2015.

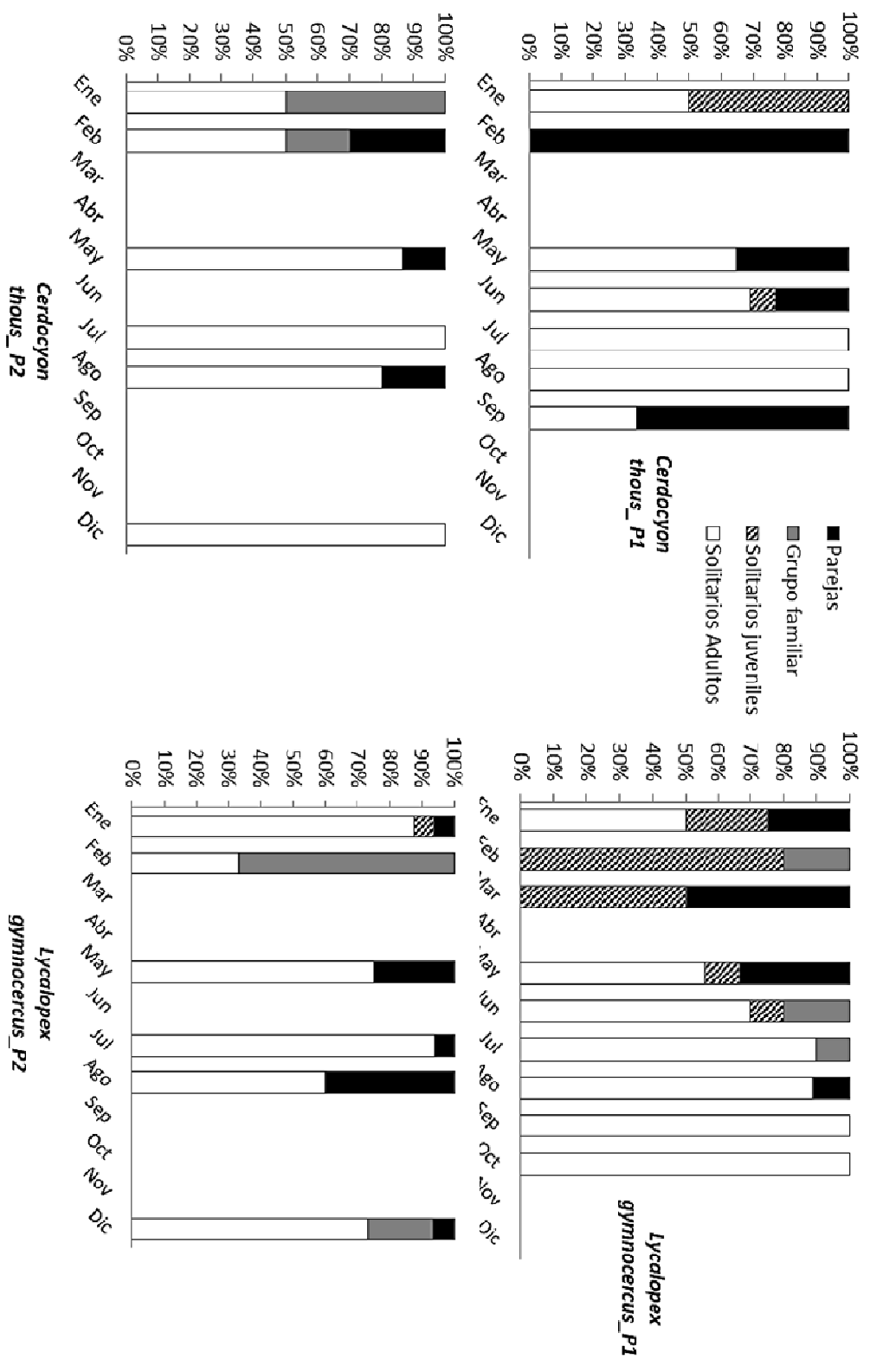
### **3.4.3 Reproducción de cánidos del PNM**

#### **3.4.3.1 *Cerdocyon thous***

Las parejas de *C. thous*, en los períodos  $P_1$ ( $n = 14$ ) y  $P_2$ ( $n = 6$ ) fueron observadas la mayor parte del año. Entre estas observaciones, además, se destacó hembras preñadas ( $n = 2$ ) en mayo y agosto de 2015 y grupos familiares ( $n = 3$ ) en enero y febrero 2015 (Fig. 24). Además, se detectaron dos sucesos de cortejo en agosto de 2015 (Fig. 24, f), junto a hembras lactantes con crías ( $n = 2$ ) en noviembre de 2014 y febrero de 2015, que posiblemente nacieron a finales de septiembre y principio de octubre (Fig. 25). El nacimiento de crías en esos meses explicaría la detección de grupos familiares y el alto porcentaje de parejas en enero y febrero (Fig. 23, Fig. 24, a, b, c). Las hembras preñadas se distinguieron por un abultamiento del abdomen notorio y las lactantes por las mamas de mayor tamaño (Fig. 23). En relación a la dispersión, en  $P_1$  se observaron juveniles solitarios ( $n = 2$ ) de unos ocho meses aproximadamente en el mes de enero y junio de 2009 (Fig. 23). Además, en  $P_2$  se registró en enero de 2015 un macho al cuidado de dos juveniles de distinta edad (Fig. 24, c).

#### **3.4.3.2 *Lycalopex gymnocercus***

Al igual que *C. thous*, las parejas ( $P_1$ ,  $n = 6$ ,  $P_2$ ,  $n = 9$ ) y adultos solitarios ( $P_1$ ,  $n = 33$ ,  $P_2$ ,  $n = 58$ ) de *L. gymnocercus* fueron observados en distintos meses (Fig. 23, Fig. 26 b - c). En el mes de noviembre de 2014 se registró una hembra lactante dentro del área protegida (Fig. 26 a). En los muestreos, se observó juveniles con parentales ( $P_1$ ,  $n = 4$ ,  $P_2$ ,  $n = 7$ ) y juveniles moviéndose de a pares sin ellos ( $P_1$ ,  $n = 8$ ,  $P_2$ ,  $n = 1$ ).



**Figura 23:** Grupos de *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus* del Parque Nacional Mburucuyá, Periodo 1 (2009-2010) y Periodo 2 (2014-2015). El número dentro de los meses corresponden al tamaño de las muestras (número de observaciones independientes).

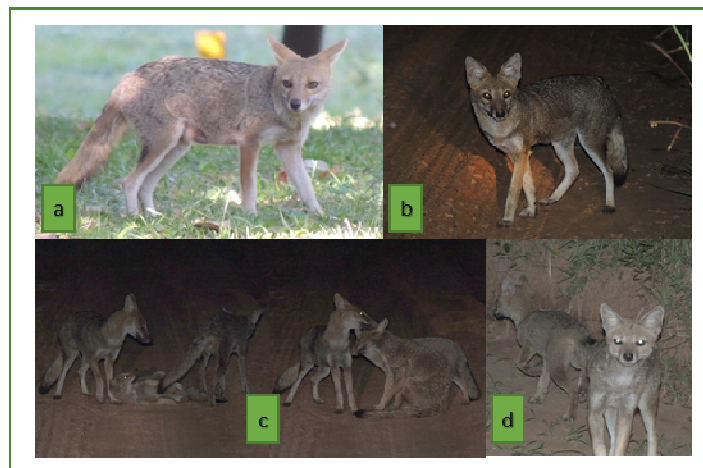
**Figura 24:** Distintos eventos reproductivos de *Cerdocyon thous*, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: a y b) grupo familiar, febrero 2015; c) grupo familiar, enero 2015; d) madriguera, mayo 2015; e) hembra preñada, julio 2015; f) cortejo de macho (parado, cola levantada, rodeando a la hembra) y hembra (posición agachada o sentada, gruñendo al macho).



**Figura 25:** Hembras adultas de *Cerdocyon thous*, PNM (Corrientes, Argentina). Referencia: a) hembra lactante en bosque mesófilo, noviembre 2014, en círculos mamas dilatadas; b) hembra preñada en pajonal mesófilo, mayo 2015



**Figura 26:** Distintos eventos reproductivos de *Lycalopex gymnocercus*, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: a) hembra lactante, noviembre 2014; b) macho adulto cerca de su grupo familiar, diciembre 2015; c) grupo familiar; d) juveniles de aproximadamente un año de edad del grupo d), diciembre 2015.



## 4. DISCUSION

---

### 4.1 Abundancia y densidad de cánidos del PNM y otros sitios de estudio

En este capítulo, se estudiaron aspectos poblacionales de cánidos del PNM con el objetivo de evaluar la densidad y abundancia de *C. thous* y *L. gymnocercus* y explorar aspectos de la organización social y la reproducción por primera vez en el PNM. A partir de los muestreos efectuados se registraron cuatro especies de cánidos silvestres *C. thous*, *L. gymnocercus* y *C. brachyurus*, y una especie doméstica, *Canis lupus familiaris*, de las cuales sólo *C. thous* y *L. gymnocercus* fueron las especies frecuentemente observadas. Durante la estación invernal de 2015, *C. thous* presentó una densidad promedio de  $0.15 \pm 0.04$  ind/km<sup>2</sup> y una abundancia promedio de  $0.62 \pm 0.85$  ind/km. En cambio, *L. gymnocercus* tuvo una densidad promedio con  $0.21 \pm 0.19$  ind/km<sup>2</sup> y una abundancia de  $0.58 \pm 0.49$  ind/km. Pero, no hubo diferencias estadísticamente significativas de las estimaciones poblacionales entre ambas especies de cánidos dentro del PNM.

Existen varios estudios que han obtenido valores de densidad y/o abundancia para una de estas especies de cánidos por separado, pero no hay trabajos que evalúen estos parámetros en simpatría. Únicamente Lucherini *et al.* (2004) han mencionado que *L. gymnocercus* es más abundante en áreas abiertas cuando está en simpatría con *C. thous*, pero sin datos que sostengan esta afirmación. Luengos (2003), estimó abundancias de 0.2 a 0.3 ind/km a partir de recorridos en transectas lineares a pie y densidades de 0.03 ind/km<sup>2</sup> mediante transectas lineares en vehículo de *L. gymnocercus* en el Parque Provincial Tornquist (Buenos Aires, Argentina), ambos métodos implementados en horario nocturno. Este resultado fue similar a lo encontrado en esta tesis para el PNM. Lucherini y Luengos (2008) en una revisión de *L. gymnocercus*, han reportado estimaciones de densidades mayores a lo obtenido en el PNM, con 1.04 ind/km<sup>2</sup> para la provincia de La Pampa (Argentina), 1.8 ind/km<sup>2</sup> en Bañados del Izozog del Chaco Boliviano y 0.64 grupos/km<sup>2</sup> en el Chaco Paraguayo. Además, en la provincia de Corrientes, si bien no se efectuaron estudios de estos parámetros poblacionales, Di Bitetti *et al.* (2009), han destacado la obtención de altas tasas de registro de *L. gymnocercus* en

pajonales (Tabla 1).

Con respecto a las densidades estimadas en el PNM de *C. thous*, fueron menores a las obtenidas por Maffei y Taber (2003) con 0.7 a 1 ind/ km<sup>2</sup>, por Rocha (2006) con una densidad estimada de 0.8 ind/km<sup>2</sup> y por Faría-Correa *et al.* (2009) con 0.78 ind/km<sup>2</sup> (Tabla 1). Para Argentina, Di Bitetti *et al.* (2012a) estimaron una densidad de 0.5 a 4.0 ind/km<sup>2</sup> dentro de áreas de mayor calidad de hábitat en comparación con áreas antropizadas del nordeste argentino. Si bien, en el PNM la estimación de densidad promedio fue baja, en los bosques mesófilos la densidad de 0.35 ind/km<sup>2</sup> fue cercana a lo planteado por Di Bitetti *et al.* (2012a).

En relación a la modelización de la función de detectabilidad y estimación de los parámetros poblacionales, se detectó efectos de algunas de las covariables para la detección de *C. thous*, pero no así en *L. gymnocercus*. En el caso de *L. gymnocercus* su detección no estuvo relacionada a ninguna de las covariables, pero las detecciones de *C. thous* estuvieron relacionadas con el número de estratos vegetales, y la detección de individuos solitarios o en parejas. Este último aspecto fue analizado en el Pantanal da Nhecolândia (18°59'S, 56°39'W, Brasil), por medio del monitoreo con radiocollares de 5 individuos de esta especie. En este estudio se estimó el uso de área de machos y hembras que utilizaron el espacio de forma similar, con un solapamiento frecuente entre un macho y otro y entre parejas, no así entre hembras, las cuales solapaban sus áreas de acción sólo en las zonas limítrofes (Rocha 2006). En el PNM se han observado parejas reproductoras, individuos que andaban juntos y eran del mismo sexo (machos adulto y subadulto) y grupos familiares a lo largo de los muestreos. Además, se ha observado que los integrantes de estos grupos mantienen contacto visual mientras se desplazan, o contactos auditivos que realizan mediante el aullido denominado de "sirena" cuando uno de los miembros está separado, que serviría de seguimiento durante las actividades de forrajeo (Lemos y Gomes Facure 2011). En conjunto estos resultados sugieren la tolerancia de los individuos cuando se desplazan y sostiene el comportamiento de forrajeo de a pares registrado comúnmente para esta especie (Courtenay y Maffei 2004). Comportamiento frecuentemente observado en el PNM.

En relación a la metodología empleada en esta tesis, si bien la implementación de transectas de línea a pie requirió un gran esfuerzo (Luengos 2003), la ventaja fundamental de esta metodología fue posibilitar el ingreso a sectores no habilitados para el ingreso de vehículos. Esto permitió el desplazamiento de los observadores con el mínimo ruido posible, facilitó la detección de movimientos o vocalizaciones de los cánidos y posiblemente disminuyó la distancia de fuga. Como evidencia de esta situación fueron las detecciones próximas a la línea central de las transectas entre intervalos de distancia de 0 a 15 m. En Brasil, a partir de recorridos nocturnos a pie – en la Reserva Indígena Parabubure (14°17'S, 52°56'W) y en 12 propiedades privadas cercanas a Campinápolis (14°33'S, 52°46'W) en el centro-oeste de Brasil- las detecciones de *L. vetulus* fueron escasas en cercanías a la transecta, que podría ser un indicio de fuga de los animales antes de ser detectados por el observador (Rocha *et al.* 2008). Es posible que la detectabilidad de los cánidos mejore cuando la cobertura vegetal es escasa (Luengos 2003). Sin embargo, en el PNM los ambientes tienen una vegetación muy densa, incluso ambientes considerados abiertos como los pajonales cuyos estratos pueden llegar hasta los 2 o 2.5 m de altura, con una cobertura del suelo cercana al 90% en el caso de las matas de *Andropogon lateralis*. La estructura general de los ambientes en este parque, explicaría los modelos de curvas de detección con un 100 a 50 % de las detecciones ubicadas en los primeros intervalos de distancia perpendicular (cero a 10 metros) de las transectas de muestreo. Por lo tanto, los recorridos a pie en estos ambientes de vegetación cerrada fueron una elección apropiada para la detección de estos al disminuir las fugas a corta distancia de los individuos.

#### **4.2 Caracterización de la organización social de las especies en el PNM y otras áreas de distribución**

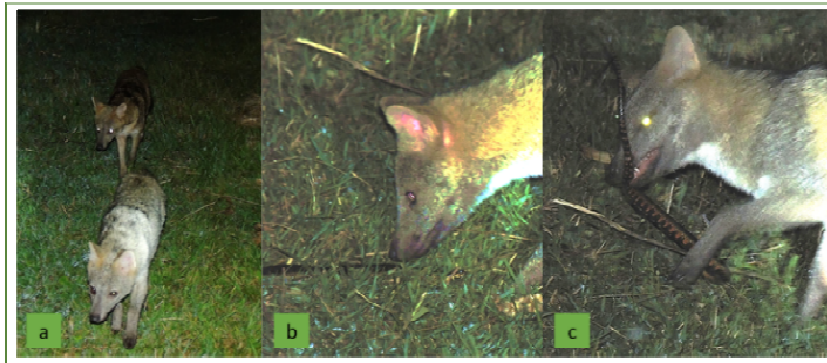
En relación a la organización social, el tipo de asociación observada de *C. thous* como *L. gymnocercus* fue de “grupo”, que consiste en un agregado de parejas reproductivas monogámicas junto a sus crías y subadultos. Además, fueron observados para ambas especies, en distintos meses,

individuos solitarios (adultos y juveniles), en parejas o grupos familiares (Fig. 23 a 26). Lemos y Gomes Facure (2011) han evaluado la variación estacional de los grupos de forrajeo de *C. thous* y *L. vetulus* en la municipalidad de Cumari de la Región de Cerrado (Brasil, 18°22'S, 48°07'W). La primera especie fue vista con mayor frecuencia forrajeando en grupos familiares o parejas durante la estación húmeda y generalmente los individuos solitarios han sido detectados en la estación seca (Lemos y Gomes Facure 2011). Además, Courtenay y Maffei (2004) han caracterizado a esta especie por la formación de pequeños grupos familiares conformados por una pareja y sus crías. En el PNM, la observación de parejas grupos familiares e individuos solitarios fue frecuente a lo largo de los períodos de muestreo, con un predominio de individuos solitarios en el mes de julio, momento previo a la temporada de apareamiento. En relación a *L. gymnocercus*, Lucherini *et al.* (2004) determinaron cierto comportamiento solitario de esta especie. En el PNM, se ha observado con mayor frecuencia individuos solitarios adultos y juveniles, pero en la mayor parte de los períodos de muestreo fue posible detectar parejas y grupos familiares y, aunque la frecuencia fue menor, posiblemente está relacionada al cuidado prolongado de los juveniles por parte de esta especie.

Como observación adicional a los comportamientos de forrajeo, Lemos y Gomes Facure (2011) han destacado que a pesar de haber visto con frecuencia a *C. thous* forrajear en pareja, nunca los vieron cazar de forma cooperativa. En coincidencia con este dato, en el PNM durante un recorrido nocturno en febrero de 2015 se registró la captura, manipulación y posterior ingestión de un ejemplar de *Helicops leopardinus* (culebra acuática overa, primer registro de *C. thous* alimentándose de esta especie de culebra) por un macho adulto el cual estaba acompañado por su pareja, y en ningún momento han compartido la presa capturada (Fig. 27). Incluso la hembra se mantuvo al margen durante este evento. Otro evento de depredación en esta área protegida, pero relacionada a la manipulación de una presa por parte de *L. gymnocercus*, fue registrado por Chatellenaz y Guzmán (2015). Estos autores han descripto el traslado de un ejemplar adulto de *Mazama gouazoubira*, aparentemente herido, por dos zorros pampeanos en la ruta provincial que

atraviesa el parque, sin certeza de que esta presa sea producto de la cacería cooperativa por esta especie de zorro.

**Figura 27:** Pareja de *Cerdocyon thous* en actividades de forrajeo, Febrero 2015, PNM (Corrientes, Argentina). Referencia: a) macho adulto seguido de la hembra, b) el macho detectó a la culebra, c) manipulación de la presa.



#### 4.3 Reproducción de *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM: comparación con datos reproductivos obtenidos en otras áreas de estudio

A partir de los registros obtenidos en muestreos comprendidos entre enero de 2009 a diciembre de 2010 (P<sub>1</sub>) y diciembre de 2014 noviembre de 2015 (P<sub>2</sub>) se obtuvieron datos reproductivos de *C. thous* y *L. gymnocercus* dentro del PNM. Existen algunos trabajos relacionados a la biología reproductiva de estas especies o recopilaciones de observaciones efectuadas a campo. Faria-Corrêa *et al.* (2009), a partir de la combinación de observación y captura de individuos (12 hembras, ocho machos) obtuvieron datos reproductivos de *C. thous* en el Parque Estatal Itapuã (Brasil). En este estudio, las parejas, los nacimientos y el cuidado de las crías fueron observados durante la primavera, y los juveniles acompañaron a los adultos hasta su independencia, dato que coincidió con el nuevo estro de la madre. Para Faria-Corrêa y colaboradores (2009), la reproducción de estos zorros se produciría una vez al año, debido al clima frío y el corto fotoperíodo de invierno, siendo la productividad baja en el ambiente por las altas altitudes de este parque en comparación con otras regiones tropicales.

En información recopilada por Courtenay y Maffei (2004) sobre datos reproductivos de *C. thous*, se destacó la duración de la gestación de 52 a 59 días; un consumo de alimento sólido suministrado por los padres a las crías entre los 16 - 20 días; y la permanencia de las crías hasta los 28 días en proximidades de la madriguera; la adquisición de pelaje similar a los adultos a los 45 días; el período de lactación de 90 días; la dispersión a los 18 - 24 meses de edad y la maduración sexual a los nueve meses. Durante las observaciones efectuadas en esta tesis, se registraron juveniles solitarios durante P<sub>1</sub>, y hembras preñadas, otras con crías, o crías próximas a la madriguera y un macho al cuidado de dos juveniles de distinta edad en P<sub>2</sub>. A partir de estos registros más la contrastación con información bibliográfica, posiblemente la reproducción de *C. thous* en el PNM se produciría dos veces al año, como lo citado para individuos en cautividad con intervalos de 7 - 8 meses (Coimbra-Filho 1966 citado por Courtenay y Maffei 2004).

En base a estos datos reproductivos más las observaciones efectuadas en esta tesis, se propone un esquema de ciclo reproductivo para *C. thous* dentro del parque, con una primera etapa reproductiva próxima al mes de febrero con nacimientos en mayo, y una segunda etapa en el mes de agosto con nacimientos en noviembre, con un margen de un mes de diferencia (Fig. 28a). De esta manera los grupos familiares serían más frecuentes en los meses estivales e invernales, incluso con juveniles de distinta edad. Posiblemente, la participación del grupo en el cuidado de las crías, sería una adaptación que permitiría a la hembra cuidar de sus crías al mismo tiempo que está protegida por lo juveniles/subadultos de la acción de otros depredadores. Este comportamiento ocurre en otros grupos de cánidos (Kleiman y Eisenberg 1973 citado en Boitani y Ciucci 1995), la fuerte afiliación social de los adultos y los juveniles que retornan al grupo sugeriría un rol importante de los ayudantes en la crianza de nuevas camadas (Macdonald y Courtenay 1996 citado en Courtenay y Maffei 2004). En el Parque Estatal Itapuã (Brasil), Faria-Corrêa *et al.* (2009) encontraron que los juveniles permanecieron un largo tiempo con los parentales (seis y ocho meses), lo que estaría relacionado con la marcada estacionalidad de recursos tróficos. Este tipo de cohesión en el grupo produciría un retraso en la dispersión, y ofrecería ciertos beneficios para la pareja reproductora

como a los juveniles, entre ellos una fuente adicional de comida mientras los movimientos de los padres están restringidos a la inmovilidad de las crías (Patterson y Messier 2001). En PNM la estacionalidad de frutos carnosos, concentrados en su mayor parte durante la estación estival, podría generar cierta influencia sobre la permanencia de los juveniles con los parentales de *C. thous*, por ser una fuente estable de alimento, lo que posibilitaría un aumento en el tamaño del grupo familiar. En la estación invernal, la oferta de este alimento es menor, lo que involucra un aumento en el consumo de ítems animales, lo cual requerirá un mayor desplazamiento en la búsqueda de las presas, en coincidencia con una mayor movilidad de las crías. Por lo tanto, la permanencia de los juveniles se extendería más allá de la maduración sexual que acontece aproximadamente a los nueve meses. Esto permitiría explicar las observaciones de parejas acompañadas por juveniles de distintas edades en enero de 2015. Estudios de largo plazo permitiría confirmar o refutar esta hipótesis.

Con respecto a *L. gymnocercus*, Lucherini *et al.* (2004) a partir de una recopilación de información han considerado a esta especie como solitaria por comportamientos de forrajeo y reproductivos encontrados. En otros puntos de distribución de Argentina, entre los meses de octubre y diciembre se citaron la observación de crías para el centro de nuestro país, las que permanecieron los primeros tres meses de vida próximas a su madriguera, llegaron a la maduración sexual entre los 8 – 12 meses de edad, y tuvieron un período de gestación de 55 – 60 días (Lucherini *et al.* 2004). En la provincia de La Pampa también se la consideró una especie monoéstrica, con una época reproductiva que va desde agosto a noviembre (Crespo 1971 citado en Medel y Jaksic 1988). En el caso de *L. griseus* – nombre considerado sinonimia de *L. gymnocercus* (Lucherini y Zapata 2012, Prevosti *et al.* 2013)- la cópula se produciría entre agosto y septiembre, y la hembra permanecería los primeros 3 y 4 días en la madriguera, siendo provista de alimento por el macho (González del Solar y Rau 2004). Además, los juveniles salen de este sitio al mes de edad y dejan de ser lactantes a los 4 - 5 meses (González del Solar y Rau 2004). Pero, en el PNM *L. gymnocercus* al igual que *C. thous*, presentó detecciones de grupos familiares y parejas en varios momentos del período

analizado en esta tesis. Por lo tanto, teniendo en cuenta la información existente más las observaciones efectuadas en esta tesis, se propone un esquema de ciclo reproductivo (Fig. 28 b) en el cual las cópulas se produciría al menos una vez al año. Probablemente, este suceso reproductivo sucedería a mitad del año, cercano al mes de agosto, con nacimientos en noviembre, y un cuidado parental de las crías extendido en el tiempo, por lo menos hasta el año de edad, cuando estas lleguen a la maduración sexual. Esto explicaría la ausencia de detecciones de parentales con juveniles de distintas edades, y la observación de juveniles solitarios o moviéndose de a pares sin individuos adultos, contrario a lo encontrado para *C. thous*. Probablemente, los juveniles de *L. gymnocercus* dispersen al llegar a la madurez sexual, pero, los juveniles de *C. thous* podrían optar por permanecer en el grupo por más tiempo, a pesar de haber nuevas camadas.



## 5. CONCLUSIONES

---

En este capítulo se estudio la abundancia y densidad y se exploró la organización social y reproducción de *C. thous* y *L. gymnocercus* en un área de simpatría por primera vez para Argentina.

Las principales conclusiones son:

- En esta área protegida del nordeste argentino viven *C. thous*, *L. gymnocercus* y *C. brachyurus* en simpatría. Por otro lado, se ha detectado la presencia esporádica de cánidos domésticos *Canis lupus familiaris*, los cuales ingresan desde zonas periféricas del parque. Las observaciones de las dos últimas especies fueron bajas y no permitieron el cálculo de abundancias ni estimaciones de densidad poblacional, pero alerta sobre un problema de conservación para especies silvestres.

- Durante la estación invernal de 2015, *C. thous* presentó una densidad promedio de 0.15 ind/km<sup>2</sup> y una abundancia promedio de 0.62 ind/km, en cambio, *L. gymnocercus* tuvo una densidad promedio de 0.21 ind/km<sup>2</sup> y una abundancia de 0.58 ind/km.

- En relación a los factores que influyen sobre la densidad y abundancia y aquellos que inciden en la detectabilidad de estos cánidos en el PNM, se llegó a las siguientes conclusiones:

- La detectabilidad de *C. thous* varía al azar, pero la densidad y la abundancia depende de la cobertura en hectáreas del ambiente dentro del PNM. Aquellos ambientes con mayor cobertura como los bosques mesófilos, tendrán mayores densidades (0.35 ind/km<sup>2</sup>) y abundancias (1.17 ind/km<sup>2</sup>) dentro del área protegida.

- En cambio, para *L. gymnocercus* los modelos nulos fueron explicaciones plausibles (half-normal), por lo cual no hubo un efecto de una covariable más importante que otra sobre la detectabilidad y densidad de esta especie.

- Con respecto a la organización social, el tamaño del grupo de ambas especies de cánidos estuvo comprendida entre dos y cuatro individuos en grupos familiares, formados por la pareja reproductora y sus crías.

- En este capítulo se propuso un esquema reproductivo de *C. thous* y *L. gymnocercus* para el área de estudio. La primera especie se reproduciría dos veces al año, en cambio, la segunda especie solo una vez. *Cerdocyon thous* tendría una primera etapa reproductiva en febrero y los nacimientos en mayo y, una segunda etapa en el mes de agosto y nacimientos en noviembre. En contraste, *L. gymnocercus* tendrían un solo evento reproductivo con cópulas en agosto, nacimientos en noviembre. Por lo tanto, los eventos reproductivos de la estación invernal serían coincidentes en ambas especies, pero la diferencia estaría dada en la permanencia de los juveniles en el grupo, sin evidencias de ayudantes en *L. gymnocercus*, lo que en parte influenciaría en el número de reproducciones anuales posibles.

- Con respecto a las comparaciones intraespecíficas de los datos reproductivos entre lo encontrado en el PNM y otros sitios de estudio, se observó una flexibilidad reproductiva mayor de *C. thous* respecto a *L. gymnocercus*, que podría deberse a características de historia de vida particulares de cada especie.

## CAPÍTULO IV

### **Factores que favorecen la coexistencia de cánidos simpátricos en el PNM (Corrientes, Argentina)**

En esta tesis se estudió la dieta, el uso de hábitats, la abundancia y densidad como así también la organización social y temporadas reproductivas de dos especies de cánidos (*C. thous* y *L. gymnocercus*) en el PNM (Corrientes, Argentina), por 14 meses entre los años 2009 a 2010 y seis meses desde diciembre de 2014 a noviembre de 2015. Si bien se contempló el estudio de *C. brachyurus*, los datos colectados durante el período de estudio han sido insuficientes para realizar comparaciones con *C. thous* y *L. gymnocercus*.

Los estudios de cánidos en general, y de *C. thous* y *L. gymnocercus* particularmente, son escasos para la Región (Luengos 2003, Farias y Kittlein 2008, Varela *et al.*2008, Di Bitetti *et al.*2009, Luengos *et al.* 2012). En este sentido, los bosques mesófilos, pajonales y palmares de *B. yatay* del PNM presentaron una oportunidad para evaluar las poblaciones de estos cánidos. El objetivo general de este trabajo fue generar información sobre estas especies y explorar si la coexistencia de ambas esta dada por posibles mecanismos que particionan los recursos, en el caso de que existan posibles solapamientos en los distintos aspectos biológicos y ecológicos analizados.

A continuación, se discuten una serie de factores que posiblemente influyen en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus*. Estos factores pueden ser extrínsecos como el tipo, tamaño, diversidad y abundancia temporal y espacial de las presas o intrínsecos de los individuos (edad, tamaño corporal, sexo) (Beck *et al.* 2007). Este desarrollo explicativo relacionará la dieta con el uso de los ambientes, los parámetros poblacionales estimados, la organización social y las características reproductivas de cada cánido, y aportará nuevas líneas a investigar dentro del PNM.

## 1. ¿Qué importancia tienen las proteínas en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus*?

### 1.1 Importancia del consumo de invertebrados

Algunos estudios han analizado el contenido energético y nutricional en los cánidos. Al evaluar la dieta de *Lycalopex culpaeus* basada principalmente en roedores, Silva *et al.* (2005) han obtenido un alto contenido de agua, cenizas, nitrógeno y lípidos, lo que proporcionaría mayor energía con un balance positivo de la masa del cuerpo, en comparación con una dieta basada en frutos (*Schinus molle*), cuyo balance fue negativo. De la misma forma, los invertebrados que tienen un porcentaje de ocurrencia alto en la dieta de los cánidos podrían aportar una fuente energética y nutricional importante. A pesar del tamaño pequeño, estas presas contienen una gran cantidad de energía, proteínas y ácidos grasos esenciales por unidad de masa, y su consumo es señalado como complemento, suplemento o reemplazo de ítems cuando la dieta está basada en plantas, por ejemplo, en primates no-humanos (Rothman *et al.* 2014). En el caso de *C. thous* y *L. gymnocercus*, el consumo de invertebrados, principalmente insectos, puede estar sesgado hacia los períodos de primavera o verano al ser una fuente de biomasa fácilmente disponible en este período del año. Por ejemplo, se registró el consumo de larvas de coleópteros por *L. gymnocercus* en la Reserva de Biósfera Mar Chiquita al sudeste de la provincia de Buenos Aires (Farias y Kittlein 2008), o la ingesta de Acrididae por parte de *C. thous* en la Estación experimental de Itapetinga al sudeste de Brasil (Bueno y Motta-Junior 2004) (Tabla 1). En el PNM, se encontraron formas inmaduras (larvas y ninfas) y maduras de insectos, principalmente ortópteros y coleópteros, cuyo consumo variable puede trasladarse a diferencias nutricionales y de preferencia específica, cuya captura y consumo puede estar afectado por la disponibilidad ambiental y la composición nutricional (Rothman *et al.* 2014). En este sentido, resultó llamativo el alto consumo de Acrididae por parte de *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM, incluso durante la estación invernal cuando estos aparentemente fueron escasos. En ortópteros adultos el contenido de proteínas fue estimado entre  $49 \pm 23$  % y los coleópteros entre  $42.2 \pm 20.2$  % en adultos y  $37.3 \pm 13.3$  % en larvas, y en general, en los insectos adultos de varios ordenes la concentración de proteínas varía entre el 20 al 80 % (Rothman *et al.*

2014). Del mismo modo, la concentración de ácidos grasos esenciales (omega 3, omega 6, ácido linoleico) puede ser alta comparable a lo encontrado en peces y aves (Rothman *et al.* 2014). Por lo tanto, son considerados una fuente de energía superior, en algunos casos, a ítems vegetales como frutos y hojas (Rothman *et al.* 2014). Posiblemente este ítem alimentario sea un complemento y un suplemento en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM. En este sentido, los insectos como complemento suplen aquellos nutrientes que no están disponibles en cantidades suficientes en otras porciones de la dieta, particularmente cuando otros ítems animales pueden ser escasos en el ambiente. Por ejemplo, *L. gymnocercus* consumió porcentajes mayores al 30 % de insectos cuando su dieta tuvo una fuerte correlación entre el consumo de frutos carnosos y su disponibilidad en la época estival (Fig. 13), lo que posiblemente representó un balance entre proteínas e hidratos de carbono (Rothman *et al.* 2014). Además, el consumo de insectos puede ser usado como un suplemento de proteínas para hembras lactantes o preñadas (Rothman *et al.* 2014). Los dos picos de consumo de invertebrados encontrados en la dieta de *C. thous* fueron coincidentes con la observación de hembras lactantes en noviembre 2014 y hembras preñadas en mayo 2015 (Fig. 13, Fig. 25).

## **1.2 Consumo de carroña: una fuente importante de proteínas**

Otra fuente alternativa de proteínas en la dieta de los zorros del PNM fue el consumo de carcasas de mamíferos, que si bien no se representó en los análisis de dieta de esta tesis, posiblemente los fragmentos y pelos de mesomamíferos encontrados sean resultado del comportamiento de carroñeo. La ingesta de carroña ha sido citada en la dieta de estas especies. Courtenay y Maffei (2004) mencionan el consumo de carroña y carcasas por parte de *C. thous*, al igual que Lucherini *et al.* (2012) para *L. gymnocercus*. En la laguna Mar Chiquita (Buenos Aires) Farias y Kittlein (2008) sugirieron que la presión ejercida por la ganadería influyó en la dieta de *L. gymnocercus*, el cual suplantó el consumo de otros alimentos por carcasas de ungulados, comunes en el área de estudio.

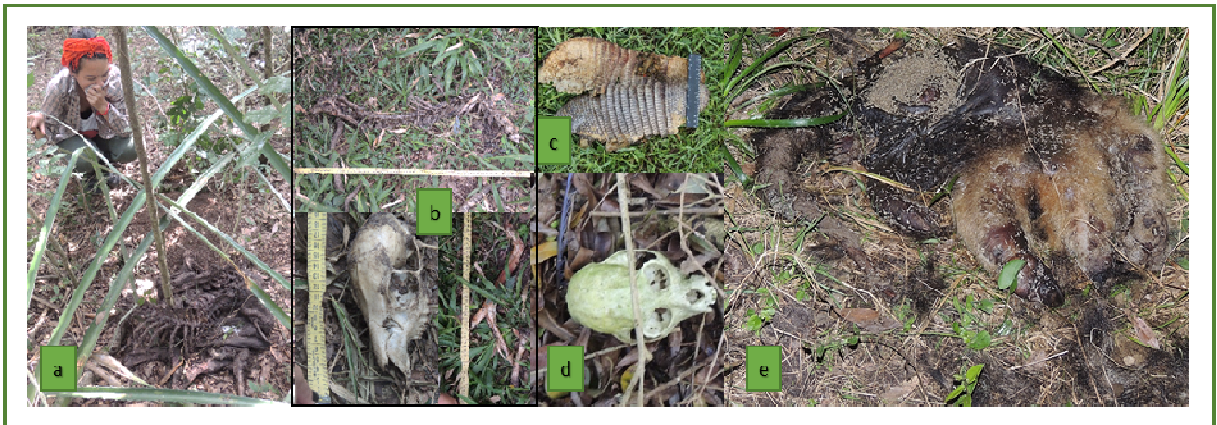
La carroña es una fuente valiosa de proteínas, pero un número de factores ecológicos y heteroespecíficos pueden afectar la detectabilidad de las carcasas y las oportunidades de ser consumidas (Hunter 2002). En el PNM fue frecuente la observación de carcasas de mamíferos de mediano porte considerados abundantes como carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*), guazunchos (*Mazama gouazoubira*), tatúes (*Dasyus novemcinctus*, *Euphractus sexcinctus*) y monos aulladores (*Alouatta caraya*), y de otras especies poco frecuentes como el osito melero (*Tamandua tetradactyla*) (Fig. 29). Además, durante los muestreos se han observado individuos de *C. thous* y *L. gymnocercus* merodeando y/o consumiendo estos restos, principalmente de carpinchos y tatúes. Sin embargo, se describió un evento de depredación de dos individuos adultos de *L. gymnocercus* sobre una hembra adulta de *M. gouazoubira* en esta área protegida. Este evento ocurrió en noviembre de 2011 sobre la ruta provincial 86, en el cual se logró registrar la cooperación de los zorros para arrastrar al venado (aún con vida) hacia un parche de bosque próximo a la banquina, pero no se ha podido detectar el proceso de persecución y captura de esta presa (Chatellenaz y Guzmán 2015). Además, guardaparques han observado la captura de crías de tatúes y carpinchos por parte de esta especie de cánido en el área de estudio, por lo que el consumo de mesomamíferos puede ser por carroñeo o persecución y captura de estadios inmaduros o animales heridos de algunas especies.

### **1.3 Los cambios en la dieta y la plasticidad fenotípica en Cánidos**

Estas evidencias en el consumo de diferentes alimentos ricos en proteínas son valiosas y sostienen una forma alternativa para conseguir una dieta de alta calidad, desde la captura y consumo de insectos, micromamíferos, mesomamíferos hasta el comportamiento de carroñeo por *C. thous* y *L. gymnocercus*. Los cambios en la dieta son generalmente complejos e incluyen interacciones directas e indirectas entre los distintos niveles tróficos, y en este sentido, la presencia de los cánidos, con su comportamiento depredador y de hábitos oportunistas, juegan un papel fundamental

en las comunidades que integran (Martínez *et al.* 2013 a). Además, algunos cánidos pueden mostrar cierta plasticidad fisiológica y morfológica para sobrevivir en una gran diversidad de ambientes, incluso agrícolas y con ganado poblaciones (Martínez *et al.* 2013 a), que posiblemente explique su flexibilidad dietaria, permitiendo el mantenimiento de sus poblaciones, como es el caso de *C. thous* y *L. gymnocercus*.

**Figura 29:** Carcasas de especies de mamíferos de mediano porte, PNM (Corrientes, Argentina). Referencia: a) *H. hydrochaeris* adulto en bosque mesófilo, julio 2015; b) carcasa de hembra de *M. gouazoubira* en bosque mesófilo, julio 2015; c) carcasa de adulto de *D. novemcinctus* en casco histórico, enero 2015; d) cráneo de adulto de *A. caraya* en bosque mesófilo, agosto 2015; e) carcasa de *T. tetradactyla* en peridomicilio de casa de guardaparque, agosto 2015.



## 2. El dimorfismo sexual, ¿influye en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus*?

En este trabajo se obtuvo una generalización del consumo estacional efectuado por los cánidos en estudio (capítulo II). Los resultados sugieren la existencia de variaciones que podrían estar relacionadas por un lado a los requerimientos nutricionales de las distintas etapas de desarrollo de las especies, y por el otro, a una diferencia en el tamaño corporal entre adultos e inmaduros (Becket *et al.* 2007). Existen hipótesis relacionadas a decisiones reproductivas atribuidas a los diferentes sexos en el comportamiento de forrajeo y los distintos costos-beneficios entre el forrajeo y otras actividades como eludir depredadores, provisionar a las crías, la adquisición de pareja, que serían

llevadas a cabo por cada sexo para maximizar su *fitness* individual (Clutton-Brock y Parker 1992 en Beck *et al.* 2007). Por lo tanto, los requerimientos reproductivos sexo-específicos aparecen como un primer factor que generaría la variación intraespecífica en los cambios estacionales del forrajeo (Becket *al.* 2007), y a su vez influenciaría en la composición de la dieta.

Bianchi *et al.* (2014) colectaron 164 heces de 64 individuos capturados de *C. thous* en el Pantanal (Brasil), y no encontraron diferencias en la dieta entre los sexos, por lo que esta similitud quizás se deba al tamaño corporal similar de los adultos que, además, forrajean en parejas (Bianchi *et al.* 2014). El forrajeo en parejas, fue una co-variable explicatoria para algunos de los modelos con AICc bajos obtenido en los análisis de detectabilidad de *C. thous* durante la estación invernal de 2015. El desplazamiento en parejas que podría influir en similitudes de la dieta de individuos adultos que forrajean de a pares dentro del PNM, al capturar las mismas presas durante esta actividad. De todos modos, este aspecto no ha sido comprobado hasta el momento. Sólo se obtuvo una observación de un evento de captura y manipulación de una culebra por un miembro de una pareja de *C. thous*, pero el comportamiento de compartir el alimento no se efectuó (Fig. 27). En el caso de *L. gymnocercus*, el resultado podría ser diferente debido al dimorfismo sexual existente en esta especie. Según Beck *et al.* (2007), las diferencias sexuales en la diversidad de la dieta sugiere que los requerimientos energéticos sean distintos y afecten a la amplitud del nicho dietario. Zapata *et al.* (2008) evaluaron la existencia de dimorfismo sexual a partir de la morfometría externa de *L. griseus* (n = 17), y encontraron diferencias significativas por ser los machos de mayor tamaño, con un nivel de dimorfismo sexual promedio bajo (1.6) en seis variables: peso, largo de la cabeza, cola, pie posterior y oreja. A futuro, sería interesante evaluar si las diferencias en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus* se deben a un mecanismo para reducir la posible competencia entre estas especies, o bien son el resultado de las diferencias debido al dimorfismo sexual o las distintas etapas de desarrollo dentro de cada especie.

### 3. Las etapas de desarrollo y los cambios en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus*

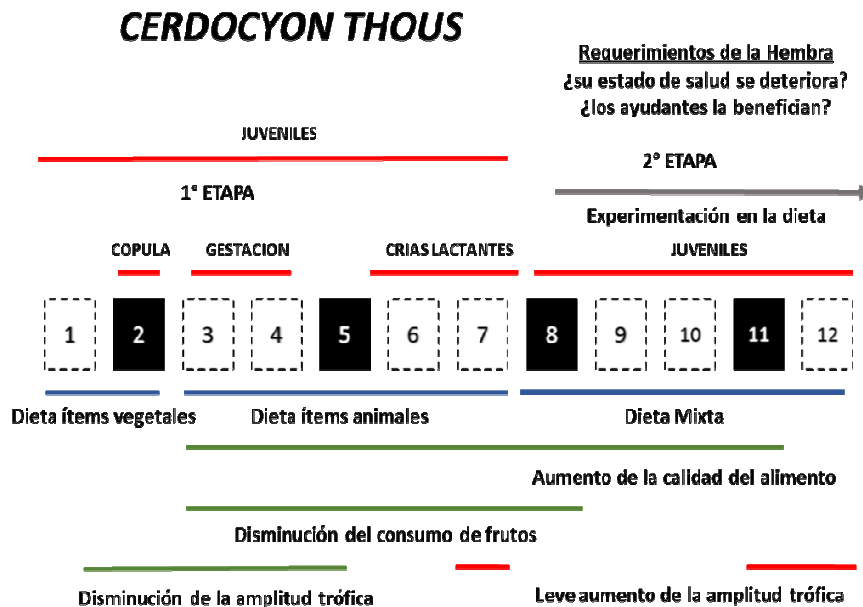
Luego de la etapa reproductiva, la condición del cuerpo de las hembras está directamente correlacionada con los sucesos de implantación y preñez en varias especies de mamíferos, y deben cubrir sustancialmente sus bajas reservas de proteínas y energía de forma relativamente rápida (Beck *et al.* 2007). Silva *et al.* (2005), realizaron un estudio de ecología nutricional en cánidos silvestres, donde se evaluó la alternancia de la dieta de *L. culpaeus* al ingerir comida compuesta por roedores (alta energía) o una dieta mixta de frutos de *Schinus molle* y roedores, o de frutos exclusivamente (baja energía). Estos autores analizaron los efectos de la calidad del alimento sobre los procesos digestivos, la nutrición y el balance de la masa en animales en cautiverio y lo compararon con poblaciones silvestres para evaluar las implicancias en la supervivencia de esta especie en el norte de Chile. En estado silvestre, los frutos de *Schinus molle* constituyeron entre el 82 y 98 % del total de frutos consumidos en los períodos de baja disponibilidad de presas animales (Silva *et al.* 2005). Entre los resultados, se determinó que una dieta mixta fue la mejor opción cuando la disponibilidad de mamíferos presas era baja, por tener un mejor balance entre energía ( $52.7 \pm 1.7$  %, 1500 KJ por día) y masa consumida (materia seca  $53.4 \pm 1.3$  %, 210 g por día; nitrógeno  $73.9 \pm 0.7$  %, 25 g por día). Teniendo en cuenta que la variación temporal y espacial de los nutrientes, energía y agua contenida en las presas disponibles dentro de un hábitat podría ser un factor importante sobre la nutrición, uso de energía y balance de la masa corporal (Silva *et al.* 2005), se analizó a grandes rasgos las variaciones en la composición de la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM. Particularmente, se prestó atención a la detección de juveniles, ya que consumirían más presas que los adultos por una mayor experimentación en la actividad de forrajeo (Beck *et al.* 2007). A partir de estas observaciones, a continuación y cada especie de cánido se sugiere una explicación posibles a las variaciones observadas en el PNM.

### 3.1 *Cerdocyon thous*

En el caso de *C. thous* (Fig. 30), se observó un cambio sustancial entre el consumo de frutos e ítems animales en el PNM, probablemente relacionado, en parte, a la gestación y lactancia durante la primera etapa reproductiva del año, la cual coincide con un aumento en el consumo de invertebrados y micromamíferos, siendo estos últimos los que mayor biomasa aportaron a la dieta de esta especie (Fig. 13). Los resultados de esta tesis sugieren que el aumento en la calidad del alimento (mayor consumo de ítems animales) estaría abarcando las dos etapas de reproducción (agosto y noviembre), hasta la estación estival cuando comienza el mayor consumo de ítems vegetales (Fig. 13), evidenciando un comportamiento oportunista de esta especie por frutos en la estación estival (diciembre 2014), y posiblemente por una mayor disponibilidad de carcasas y otros ítems animales durante la estación invernal (julio 2015). El consumo de frutos (alimento de baja calidad) por *C. thous* en el PNM podría responder a la escasa disponibilidad de sus presas y a la necesidad de cubrir sus necesidades básicas nutricionales (Silva *et al.* 2005). Sin embargo, se detectó una leve disminución de la amplitud trófica, en los últimos meses estivales hasta mayo 2015 (Fig. 13), lo que eventualmente se deba a la incorporación de frutos e invertebrados en altas frecuencias. Y los aumentos de la amplitud trófica de diciembre de 2014 como julio y noviembre de 2015, posiblemente se deba a la etapa reproductiva y/o la experimentación en la dieta por los juveniles (Beck *et al.* 2007). En este esquema (Fig. 30), la dieta mixta iniciaría en la segunda etapa reproductiva del año (estación invernal), siendo llamativa la disminución en la amplitud trófica al incorporar con mayor frecuencia determinados ítems alimenticios (frutos, invertebrados y micromamíferos). Una explicación factible sería el comportamiento de búsqueda activa de frutos de palmeras, escasos en el ambiente, junto a la incorporación de determinados frutos de la estación invernal, y un aumento puntual en el porcentaje de ocurrencia de algunos ítems animales (invertebrados y micromamíferos). Pues bien, ¿a qué se debería este comportamiento? Una de las razones sería los requerimientos nutricionales de la hembra, que al tener dos camadas en el año, esta necesite posiblemente alimentos de mayor calidad y de alta energía (Beck *et al.* 2007). Esta

situación, quizás estimule la permanencia de los juveniles en el grupo familiar, los cuales ayudarían al cuidado de las crías mientras adquieren protección y nuevos aprendizajes junto a sus parentales (Boitani y Ciucci 1995). Resultados similares se reportaron para coyotes (*C. latrans*) del este de Canadá, donde la territorialidad y la cohesión del grupo sirvió para aumentar el fitness genético de la pareja reproductora, al mejorar la supervivencia de las crías inmóviles durante el verano y de los juveniles antes de la dispersión (Patterson y Messier 2001). En *C. brachyurus*, especie presente en el PNM, se infirieron comportamientos sociales mediante datos de áreas de acción con radio collares en la Reserva Galherios al este del Estado Minas Gerais (Brasil), en el cual se establecieron a las relaciones espaciales entre un adulto y un juvenil dentro del área de acción de una hembra adulta, principalmente luego del nacimiento de la cría (Bandeira de Melo *et al.* 2007). Esto sugeriría el cuidado parental del macho y un rol de asistencia de la hembra juvenil, en este suceso reproductivo. Incluso, habría una etapa de aprendizaje de la juvenil, relacionada a la distribución espacial de los recursos en el territorio (memoria espacial), y posiblemente estimulada por la interacción con sus parentales (Bandeira de Melo *et al.* 2007).

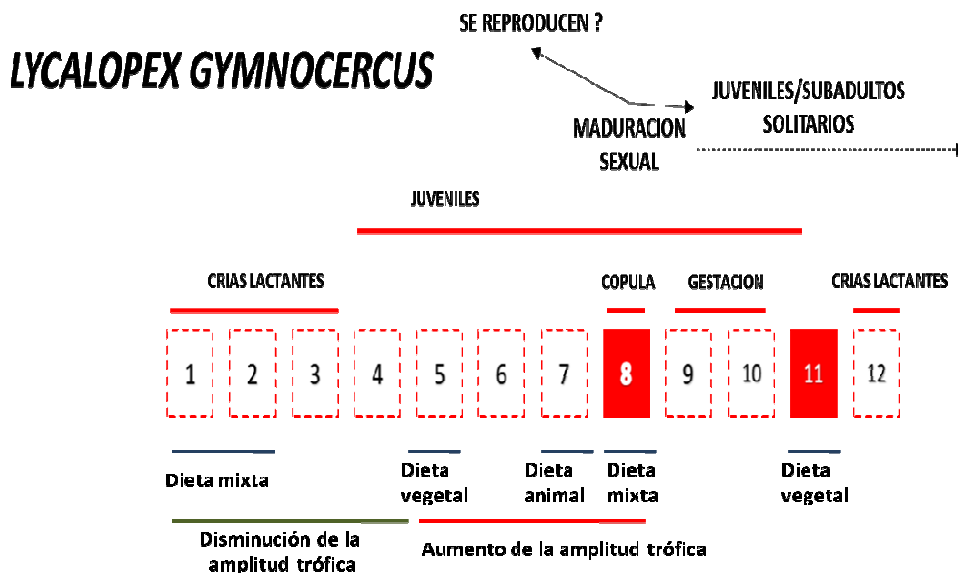
**Figura 30:** Esquema de la dieta en relación al esquema reproductivo propuesto para *Cerdocyon thous*, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: los números del 1 al 12 representan los meses de un año, las líneas el tiempo de duración de las etapas y procesos.



### 3.2 *Lycalopex gymnocercus*

Con respecto a la dieta de *L. gymnocercus*, el consumo de frutos ha representado un comportamiento oportunista durante la estación estival (Fig. 14), y el porcentaje de ocurrencia de los mismos fue mayor a otros ítems gran parte del año (Fig. 13). Posiblemente, dado el mayor consumo de frutos, habría una disminución de la calidad del alimento en mayo y noviembre de 2015 debido al mayor consumo de ítems vegetales. Al igual que *C. thous*, el consumo de ítems animales y vegetales coincidiría con el tiempo estipulado de lactancia de las crías (enero y febrero) y antes del momento de la cópula (julio). El leve aumento de la amplitud trófica de *L. gymnocercus*, se relacionaría con la presencia de crías y juveniles, y la disminución de la amplitud trófica, con la gestación, lactancia y presencia de crías. Para esta especie no se han observado grupos familiares con juveniles de distinta edad, por lo que no se confirma la presencia de ayudantes. Pero, dado el estado sanitario general óptimo observado en muchos individuos adultos, posiblemente la pareja reproductora sea capaz de llevar la camada adelante con éxito, sin ayuda de juveniles, debido al alto consumo de ítems animales a lo largo del año.

**Figura 31:** Esquema de la dieta en relación al esquema reproductivo propuesto para *Lycalopex gymnocercus*, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: los números del 1 al 12 representan los meses de un año, las líneas el tiempo de duración de las etapas y procesos.



#### 4. El estado sanitario según la reproducción propuesta para *C. thous* y *L. gymnocercus*

En este trabajo se colectó información acerca del estado sanitario de determinados individuos durante los muestreos (n= 7). Particularmente, una hembra de *C. thous* tuvo un aspecto deteriorado con el pelaje corporal escaso o ausente, un ojo blanco, y presentaba comportamientos de acicalamientos excesivos en comparación con otros individuos de la misma especie (Fig. 32). Esta hembra estaba al cuidado, junto a un macho, de tres crías de más de cuatro meses, evento que generó la posibilidad de considerar una relación entre el estado sanitario de las hembras y la relación con la supervivencia de las crías de las dos camadas anuales, postuladas para esta especie. Esto se comparó con el estado sanitario de la mayoría de los individuos de *L. gymnocercus*, entre los cuales sólo un adulto presento cierto deterioro. Esta situación, ¿es un factor que influiría en la abundancia y/o densidad de *C. thous* en el PNM?. Tener dos camadas anuales, ¿es un factor que influiría en el estado sanitario de *C. thous*, predisponiendo a esta especie a otras enfermedades?

**Figura 32:** Estado sanitario de adultos de *L. gymnocercus* (a) y *C. thous* (b), PNM (Corrientes, Argentina). Este último ejemplar fue una hembra adulta con tres crías, febrero de 2015.



Según Boitani y Ciucci (1995), existen factores que afectarían a las especies que presentan una organización de grupo familiar, entre ellos: i) limitaciones potenciales en la eficiencia y funcionalidad de la unidad social cuando se incrementa el tamaño del grupo (por ejemplo, un posible deterioro de las hembras de *C. thous* al tener dos camadas al año, lo que influya en la supervivencia de las crías), ii) fluctuaciones potencialmente drásticas de la población (por ejemplo,

enfermedades parasitarias u otras), iii) la no disponibilidad de “auxiliares” no-reproductores (por ejemplo, en el caso de *C. thous* ausencia de ayudantes por la mortandad de una camada anterior), iv) los balances energéticos negativos en las hembras reproductoras, v) altas tasas de mortalidad de crías y juveniles, vi) bajas tasas de reclutamiento. Probablemente, las diferencias encontradas en *C. thous* y *L. gymnocercus* (estado sanitario de algunos adultos reproductores, presencia de juveniles de distinta edad en el grupo social, número de camadas por año, una tendencia a una mayor densidad de una especie sobre otra) estén influidas por la estructura social de los grupos familiares, más allá de una posible competencia interespecífica dentro del PNM.

##### **5. Relaciones entre los ambientes y la composición de la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus***

En el PNM las superficies que ocupan bosques mesófilos (2700 ha) y los pajonales (2500 ha) son relativamente similares en comparación con los palmares de *B. yatay* (1010 ha), pero, este último ambiente se intercala con los primeros formando un mosaico de paisajes que explicaría, en parte, el amplio solapamiento del uso de los ambientes y los ítems alimentarios comunes entre *C. thous* y *L. gymnocercus*. Sin embargo, *L. gymnocercus* ha sido más generalista en el uso de estos ambientes que *C. thous*, resultado que fue diferente a otros trabajos efectuados para ambos cánidos en simpatria (Vieira y Port 2007, Faria-Corrêa *et al.* 2009). Por ejemplo, Vieira y Port (2007) hallaron un porcentaje bajo de frutos en la dieta de *C. thous* y *L. gymnocercus* que estaría relacionado con la proporción de pastizales, hábitat dominante del Parque Nacional Aparados da Serra (Brasil). Además, en este parque el consumo de lagomorfos - común en la dieta de los zorros pampeanos (Farias y Kittlein 2008) - no fue encontrado como presa, debido a la abundancia de roedores nativos presentes en los pastizales (Vieira y Port 2007). Según estos autores, las principales diferencias estuvieron relacionadas al uso de los ambientes, sugiriendo que *C. thous* es más generalista que *L. gymnocercus*, y hubo una separación temporal, siendo la primera especie más activa durante la noche. Según García y Kittlein (2005), al comparar la dieta de *L. gymnocercus* entre distintos

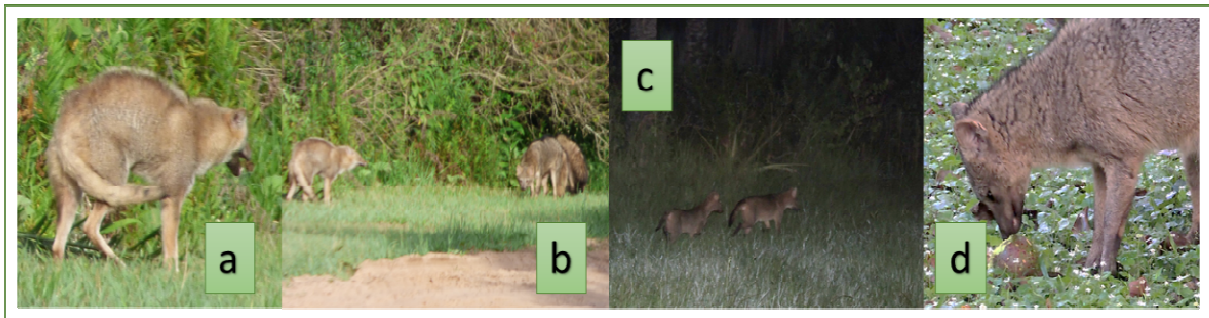
estudios concluyeron que los cambios en la importancia relativa de determinados ítems alimentarios, como frutos y micromamíferos, posiblemente se relacionen al ambiente dominante del área evaluada. Teniendo en cuenta esta hipótesis, en el PNM el ambiente dominante está constituido por vegetación acuática de los bañados, el Estero Santa Lucía y las lagunas que permanecen anegados gran parte del año, por lo tanto, la proporción ocupada por tierras no inundables como los bosques mesófilos, los pajonales y los palmares son relativamente similares entre sí, lo que en parte explicaría la proporción equitativa o casi equitativa de los ítems de origen vegetal y animal tanto de *L. gymnocercus* como de *C. thous*, respectivamente.

## **6. Interacciones entre *C. thous* y *L. gymnocercus* en el PNM**

En cuanto a las interacciones entre *C. thous* y *L. gymnocercus*, Vieira y Port (2007) y Di Bitetti *et al.* (2009) sugieren una limitación en la actividad de esta última especie debido al mayor tamaño de *C. thous*. En el PNM se han registrado encuentros, pero no fueron de contacto, solo demostraciones como erizar los pelos del dorso, las orejas hacia atrás, enseñar los dientes, gruñidos, marcados de orina y heces o persecuciones cortas (Fig. 33). Incluso, fueron observaciones en lugares específicos, en general, cercanos a las casas o cascos históricos del parque, donde frecuentaron distintos grupos de ambas especies. El recurso que posiblemente estas especies pudieran estar disputando sería de origen antrópico, como alimento provisto por los turistas, residuos orgánicos o frutos de plantas exóticas que crecen en esos sectores (Fig. 32). Incluso, tanto en sectores próximos a la estancia Santa Teresa como Santa María se ha detectado la presencia de otros carnívoros, entre ellos *Puma concolor* (puma), *Leopardus geoffroyi* (gato montés), *C. brachyurus*, *P. yaguarondi* (yaguarundí), *Procyon cancrivorus* (aguará popé), *Galictis cuja* (hurón menor) y *Conepatus chinga* (zorrino). Por lo tanto, comprobar que las diferencias encontradas en las dimensiones de dieta y el uso de los hábitats, como los cambios en la abundancia y/o densidad de una especie sea un efecto de la presencia de otra especie por competencia, es difícil de

comprobar. Además, no hubo evidencias que un recurso para una especie de cánido se agote ante la interferencia de la otra especie, tampoco hubo encuentros agonísticos que terminen en la muerte de alguno de los individuos o heridas severas. Inclusive, en áreas de ocupación casi permanente de una especie, al momento de retirarse esta, la otra aparece y se alimenta en el mismo lugar, indicando posiblemente que los parches de alimento no se han agotado. De este modo, en base a los resultados, se debe diseñar una metodología adecuada para identificar aquellos parches que contengan recursos (alimento y/o refugios) limitados en el PNM, cuyos cambios especiales o temporales impliquen variaciones en las interacciones intraespecíficas e interespecíficas y en los cuales se puedan evidenciar comportamientos agonísticos o una limitación de la ocupación de una especie por otra, que finalmente afecta al *fitness* de la misma. Y si bien, los micromamíferos podrían ser considerados un recurso limitante, sus datos de abundancia han sido escasos (anexo 3).

**Figura 33:** Comportamiento agonísticos y forrajeo en sectores antropizados, PNM (Corrientes, Argentina). Referencias: a y b) encuentro entre *L. gymnocercus* (izquierda) y pareja de *C. thous* (derecha), sendero Che Roga (foto: B. Natalini); pareja de *C. thous* durante persecución de dos zorros pampeanos, febrero 2015; d) hembra de *C. thous* consumiendo palta en camping, julio 2015.



## 7. Consideraciones finales

*Cerdocyon thous* y *L. gymnocercus* tienen determinadas características similares, sus abundancias y densidades no fueron significativamente diferentes, sus dietas tienen ítems alimentarios comunes y el uso de los ambientes, principalmente los bosques y pajonales, fueron semejantes, con amplios solapamientos en estas dimensiones del nicho ecológico, y una

organización social en grupos familiares. Pero, las diferencias encontradas en las estrategias reproductivas y los comportamientos implicados en la búsqueda y consumo de los distintos alimentos (representados por los cambios desde una dieta de baja calidad, mixta o alta calidad) estarían influenciados por las etapas de desarrollo de cada especie, sin necesariamente comprobar un efecto de competencia entre ambas. De este modo, las variaciones interespecíficas encontradas estarían en función de los ciclos reproductivos planteados para *C. thous* y *L. gymnocercus*, y la capacidad propia de estas especies de adaptarse a la disponibilidad del alimento y la heterogeneidad ambiental presente en el PNM.

#### **8. Problemas de Conservación de cánidos: Una aproximación a la situación actual del PNM**

Las escasas detecciones de *C. brachyurus* obtenidas en el PNM posiblemente se debieron a la baja abundancia y densidad de esta especie dentro del área de estudio. Con respecto a *C. lupus familiaris*, se detectaron cuatro individuos distintos en sectores próximos a la periferia (que limita con caseríos) o en sectores cercanos a la ruta provincial 86, lugares que podrían ser puntos de acceso o áreas de exploración de sus dominios vitales. Hasta el momento no hay datos definitivos que esclarezcan la permanencia de estos animales domésticos dentro del PNM, y actualmente se está realizando estudios que evalúan las transmisiones de enfermedades zoonóticas por cánidos teniendo en cuenta a *C. thous* y *L. gymnocercus* como especies centinelas (*com. pers.* Belén Natalini, Proyecto doctoral CONICET-UNNE).

Al sudeste de Brasil, en la Estación Biológica de Santa Lucía (19°57'10''S, 40°31'30''W) se evaluó la presencia de perros mediante cámaras trampa y se determinó el ingreso en anual de 16 perros, con una permanencia predominante durante el día (Srbek-Araujo y Chiarello 2008). El aumento del contacto entre los perros con especies silvestres, y la posibilidad del contagio o incremento en la transmisión de potenciales enfermedades zoonóticas, como así también la depredación y posibles competencias con especies nativas son de interés para un área bajo

protección (Srbek-Araujo y Chiarello 2008). Orozco *et al.* (2015) manifestaron que las enfermedades, particularmente las transmitidas por perros, serían una de las amenazas que afectaría a la población de *C. brachyurus*, y mencionaron tres casos de sintomatología nerviosa registrados en Berón de Astrada e Ita Ibaté (Corrientes, Argentina). Además, los cánidos domésticos han sido observados en otras reservas de esta provincia como la Reserva Natural Iberá (Di Bitetti *et al.* 2009), la estancia privada Rincón del Socorro (Di Bitetti *et al.* 2009) y la Reserva Natural Provincial Rincón Santa María (González *et al.* 2013, Pasian *et al.* 2015).

En relación a la presencia de *C. brachyurus* en el PNM, entre los años 2003 a 2009 se han efectuado estudios de campo tanto en el PNM como zonas rurales de amortiguamiento, principalmente relacionadas con la dieta y uso de hábitat de este cánido (Orozco *et al.* 2015). Además, en muestreos efectuados para las estimaciones de densidad de guazunchos (Romero y Chatellenaz 2013a), de carpinchos (Romero y Chatellenaz 2013b) y durante los muestreos previos y los descriptos en esta tesis (2008-2015), se han obtenido escasos indicios de esta especie, siendo de utilidad la identificación de sitios de uso intensivos y un método de monitoreo periódico diferente al utilizado en esta tesis. En 2010, dos guardaparques encontraron un ejemplar de *C. brachyurus* macho adulto muerto en proximidades de la ruta 86 (28°1'5.58"S, 58°1'44.73"W), cuya necropsia no dio indicios de causa de muerte (Fig. 34). Posiblemente, dada la ubicación del individuo su deceso pudo haber sido producto de una colisión (González *et al.* 2013). En diciembre de 2014 en el casco histórico Santa Teresa, cercana al camping turístico, en recorridos fuera del muestreo de transectas de esta tesis, se detectó un ejemplar adulto, que posteriormente fue visto por un turista mientras merodeaba el sector de los tachos de basura orgánica (*com. pers.* González JC).

En el Parque Nacional Emas (18°19'S, 52°45'W, Goiás, Brasil), Silverio *et al.* (2009) han estimado para *C. brachyurus* una densidad de 5.2 individuos/100 km<sup>2</sup>, mediante registros de captura en un tiempo reducido de muestreo fuera de la época reproductiva de la especie. Debido a las características de *C. brachyurus* y sus bajas densidades, Rumíz y Sainz (2002) han efectuado una sencilla estimación en base al ambiente disponible y el dominio vital promedio que utiliza una

pareja de la especie. Esta estimación se aplicó al PNM. Si el parque tiene una extensión total de 177.6 km<sup>2</sup>, asumiendo que una pareja de *C. brachyurus* ocuparía aproximadamente 30 km<sup>2</sup> (Silveira *et al.* 2009), y sólo considerando la superficie que ocupan los ambientes muestreados en esta tesis con 62.30 km<sup>2</sup> (Saibene y Montanelli 1997), se estimó como mínimo la presencia de dos parejas en el área de estudio. En el PNM debe evaluarse el tamaño del territorio, la densidad y ocupación o no de los parches de los ambientes por *C. brachyurus*. Las probabilidades de ocupación principalmente harían que este valor estimado varíe en el tiempo (Rumíz y Sainz 2002).

**Figura 34:** Necropsia efectuada a macho adulto de *Chrysocyon brachyurus*, agosto de 2010, Facultad de Ciencias Veterinarias (UNNE, Corrientes). Foto izquierda se observa la crin de color negruzco típico en machos de esta especie; a la derecha, toma de medidas morfométricas del ejemplar.



# CAPÍTULO V

## Conclusiones generales

En esta tesis se exploraron aspectos biológicos, ecológicos y de comportamiento de *C. thous* y *L. gymnocercus* en un área protegida del nordeste de Argentina, el Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes). A continuación se destacan las principales conclusiones:

En relación a la dieta, ambos cánidos presentan una dieta omnívora, de tipo generalista, con un amplio solapamiento del nicho trófico en la estación estival 2015 (índice de Pianka = 0.9) e invernal 2015 (índice de Pianka = 0.8) e ítems alimentarios comunes (frutos carnosos, micromamíferos, insectos y otros invertebrados, aves, reptiles y peces). En relación a las categorías alimentarias identificadas, se obtuvieron nuevas citas de especies de plantas para *C. thous* (siete especies y un género) y *L. gymnocercus* (nueve especies y un género). Además, de nuevas citas de especies de animales para *C. thous* (reptiles: *Helicops leopardinus*) y para *L. gymnocercus* (invertebrados: *Pomacea cuniculata*, *Trichodactylus kensleyi*, cf. *Bothriurus*; reptiles: *Phrynosoma hilarii*).

Las variaciones en la amplitud trófica de estos cánidos respondieron a cambios en la preferencia por determinados ítems, que fueron ligeramente diferentes. Ambas especies tienen similitudes en la disminución de la amplitud trófica a finales de la estación estival, en coincidencia con un aumento del porcentaje de ocurrencia de frutos y un comportamiento oportunista para esa época dada la mayor oferta de este recurso alimenticio. Amplitud trófica que aumenta en la estación invernal, de forma relativamente distinta en ambos cánidos, al disminuir el consumo de ítems de origen vegetal junto a una mayor incorporación de ítems animales (invertebrados, micromamíferos, mesomamíferos, otros). Estos cambios en la amplitud trófica y la proporción de ítems vegetales y animales, han determinado momentos de dietas con predominio de vegetales, animales o mixta a lo largo del muestreo que posiblemente se relacionen con los esquemas reproductivos propuestos, desde dietas con baja calidad a alta según las distintas etapas de cópula, nacimientos crianza de lactantes o juveniles.

Las preferencias por los bosques y pajonales fueron en la franja diurna de la estación invernal 2015, y durante las horas de oscuridad las diferencias estuvieron dadas por un rechazo de los pajonales por *C. thous* y un uso según la disponibilidad de todos los ambientes por *L. gymnocercus*. Si bien, en esta estación la preferencia por los bosques mesófilos no estuvo relacionada con la mayor disponibilidad de frutos carnosos, algunas plantas de este ambiente han estado en fructificación como *Bromelia serra* y *Syagrus romanzoffiana*, y posiblemente, otros ítems de origen animal no medidos en el campo. Además, durante la estación invernal 2015, si bien diferencias estadísticas entre densidades o abundancias de los cánidos no fueron significativas, si hubo una tendencia de *C. thous* a una mayor abundancia y densidad en los bosques mesófilos (0.35 ind/km, 1.17 ind/km), y una mayor tendencia de *L. gymnocercus* por los palmares (0.29 ind/km, 0.68 ind/km) y pajonales (0.19 ind/km, 0.60 ind/km). Ambientes que han presentado durante la estación estival o invernal diferencias en el uso según la disponibilidad de los mismos, principalmente en la franja nocturna. Pero, el lapso de tiempo analizado, debido a un requerimiento metodológico, fue corto sin poder evidenciar fluctuaciones de este parámetro poblacional, lo que no pudo ser relacionado con factores ambientales como las precipitaciones o temperaturas medias mensuales. Sin embargo, los resultados obtenidos demuestran semejanzas en estos parámetros durante la estación invernal 2015, momento que se estipula que ambas especies estarían en una etapa reproductiva. En este lapso de tiempo fue posible detectar parejas, y algunas de ellas (dos parejas de *C. thous*) con comportamientos de cortejo. De ser así, los nacimientos de crías de ambas especies serían en el mes de noviembre, luego de dos meses de gestación, por lo que a mediados de la estación estival se desplazarían en grupos familiares, en coincidencia con observaciones en diciembre, enero y febrero de 2015 para ambas especies. En este aspecto, posiblemente una diferencia entre *C. thous* y *L. gymnocercus* sea la permanencia de los juveniles en los grupos de la primera especie como ayudantes en la crianza de una nueva camada de la pareja reproductora. Por lo tanto, uno de los factores que influya en el estado sanitario de individuos adultos de *C. thous*

sería la supervivencia y permanencia de estos ayudantes juveniles en el grupo familiar. Particularidad no observada en *L. gymnocercus*.

### **5.1 Propuesta de investigación a futuro**

En conclusión, a pesar de encontrar semejanzas entre *C. thous* y *L. gymnocercus* en sus dietas omnívoras y generalistas y el uso de los ambientes, con un amplio solapamiento, como así también estimaciones de abundancia y densidad similares, posiblemente las diferencias interespecíficas estén influenciadas por la organización social estas especies y por los ciclos reproductivos propuestos para ambas. Hasta el momento, no habría evidencias que sustenten interacciones de competencia. No obstante, algunas de las variaciones interespecíficas podrían ser mecanismos que favorezcan la coexistencia en simpatria. De todas maneras, se requiere poner a prueba otras hipótesis y comprobar distintas predicciones para determinar la existencia de competencia interespecífica o no. A futuro, en el PNM se podría realizar investigaciones para contestar estas preguntas, y estudios que evalúen estos esquemas de reproducción propuestos, y corroboren si los cambios en la calidad de la dieta (ecología nutricional) y el uso de los ambientes siguen estos patrones reproductivos. A su vez, se debe evaluar hasta qué punto las limitaciones postuladas para los grupos familiares por Boitani y Ciucci (1995) se cumplen en *C. thous* y *L. gymnocercus*, y como distintos factores abióticos y bióticos- eventos estocásticos (inundaciones, incendios), factores antrópicos (atropellamientos, turismo) o biológicos (enfermedades parasitarias)- influyen sobre la estructura de este tipo de organización social. En este sentido, se debe replantear metodologías de muestreo que tengan como objeto de estudio grupos familiares, entre ellos métodos de radiotelemetría que permitan establecer el dominio vital y uso de los ambientes, como análisis genéticos que posibiliten establecer las relaciones parentales existentes entre los integrantes de esta unidad social. Estos y otros estudios puntuales (entre ellos, composición nutricional de la dieta, dispersión de semillas) son relevantes, y contribuyen en la ampliación del conocimiento de estos cánidos en ambientes naturales del nordeste argentino.

# ANEXOS

## Anexo 1

---

### Identificación específica de las muestras de heces

#### Procedimiento de obtención de patrones de la microestructura cuticular y medular

---

Además de la técnica de TLC, se optó por otro método mayormente empleado en los trabajos de dieta de cánidos en Sudamérica, que consistió en la identificación de heces mediante análisis de la microestructura cuticular y médular de pelos-guarda encontrados en las heces, a partir de la técnica sugerida por Quadros y Monteiro-Filho (2006a, 2006b). La combinación entre un método con un mayor poder de resolución (análisis de ácidos biliares) con otro de menor costo y de requerimientos simples (tricología), pueden resultar de gran ayuda y eficiencia para la identificación de las muestras (Cazón *et al.* 2009, Godoy Graeff 2008).

La obtención de pelos-guarda de los cánidos en estudio se efectuó en el marco de proyectos de investigación dentro de la provincia de Corrientes. Entre ellos, se colectaron muestras de pelos guarda de *L. gymnocercus* y *C. thous* en los proyectos: “Genética aplicada a la conservación de especies amenazadas y su hábitat, estudio del Aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) y el venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) en dos humedales para la realización de un diagnóstico ambiental” (2010) a cargo de la Dra. Vanina Raimondi, “Comunidades vegetales reófilas y húmedas y fauna asociada en el área de la futura represa hidroeléctrica Garabí (Provincias de Corrientes y Misiones)” (2010) a cargo del Dr. José Luis Fontana, y un proyecto de beca (2013) “Ecología alimentaria de dos especies simpátricas de zorros (*Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*) del noroeste de Corrientes, Argentina”, otorgado por la Secretaria General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste. Además, se obtuvieron muestras de dos especímenes de *C. brachyurus* encontrados muertos, un adulto macho del PNM (Mburucuyá,

28°1'5.58"S, 58°1'44.73"W) y una hembra adulta del Parque Provincial Rincón de Santa María (Ituzaingó, 27°31'46.80"S, 56°36'8.66"W). Todos los ejemplares de las tres especies fueron encontrados muertos por atropellamientos en rutas provinciales y nacionales de la provincia de Corrientes. En total se colectaron dos muestras de heces de *C. brachyurus*, cuatro de *C. thous* y tres de *L. gymnocercus*.

La técnica utilizada fue la recomendada por Quadros y Monteiro-Filho (2006 a), debido a sencillez y bajo costo. Los pelos fueron colectados a la altura de la cintura escapular de los cánidos, preservados en sobres de papel y rotulados. En laboratorios de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE), Laboratorio de Biología de los Parásitos y de Ornitología, y en laboratorio de la EBCo-MACN se procedió al análisis de estas muestras, las cuales se encuentran depositadas en la Estación Biológica de Corrientes (San Cayetano, Corrientes).

## **Resultados**

La microestructura cuticular y medular fueron distintas entre las especies de cánidos, *C. brachyurus* presentó una cutícula transversal ondeada con escamas de bordes incompletos y una médula uniseriada escaleriforme, *C. thous* tuvo una cutícula de escamas alargadas y estrechas con una medula trabecular, y *L. gymnocercus* una cutícula ondeada transversal con escamas de bordes ornamentados de médula fusiforme.

## **Consideraciones sobre la técnica**

La colecta de los pelos-guarda fue sencilla de realizar en los especímenes muertos, teniendo cuidado de tomar las muertas completas incluido el bulbo capilar. La técnica de análisis en laboratorio fue sencilla y los elementos requeridos de bajo costo (Quadros y Monteiro-Filho 2006 b). Pero, el hallazgo de estos pelos-guarda en las heces no fue un trabajo sencillo de efectuar por

dos cuestiones: 1) la presencia de pelos de las presas o restos de fibras de frutos de palmera, que en algunas muestras se hallaron en gran proporción, y 2) la baja frecuencia de pelos-guarda de los cánidos en las muestras de heces. En el primer caso, si los pelos eran de micromamíferos la tarea no fue tan compleja como en aquellas muestras con restos de pelos de mamíferos de mediano porte o restos de fibras de frutos de palmera, las cuales ocupaban hasta el 90 % del volumen de una muestra, siendo muy similares a pelos. En el segundo caso, los hallazgos de pelos-guarda de un “posible canido” fueron del 32 % en 352 heces, muestras que al ser evaluadas mediante la técnica de ácidos biliares resultaron ser del 84.4%.

En este sentido, Godoy Graeff (2008) comparó la identificación de muestras de heces de carnívoros brasileros con técnicas de secuencias de ADN y microscopía óptica de pelos, y concluyó que el número de muestras identificadas con análisis de pelos-guarda fue inferior a los análisis genéticos, y subrayó que una de las limitaciones de esta técnica sería el hallazgo de pelos aislados del depredador entre los restos de pelos de sus presas. Además, destacó que el comportamiento de acicalamiento puede ser diferente entre especies de carnívoros, incluso dentro de las especies, el cual puede variar entre estaciones, lo que posiblemente afecte el número de pelos del depredador en las muestras colectadas (Godoy Graeff 2008).

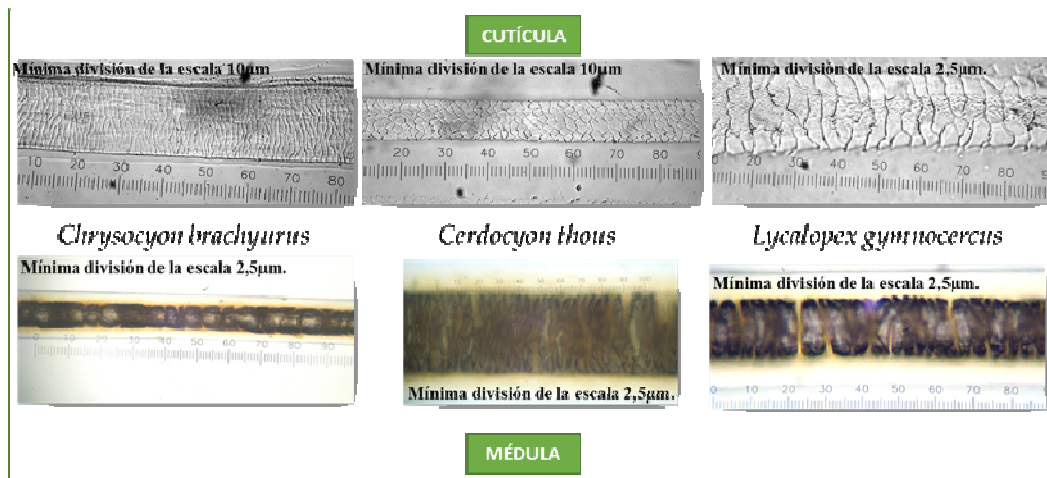
### **Conclusiones:**

- El hallazgo de ejemplares muertos o toma de pelos de ejemplares vivos requiere de la participación y/o colaboración, o proyecto para la colecta de este tipo de muestras.
- En Corrientes, los análisis de tricología de carnívoros no han sido llevados a cabo todavía, y es una línea interesante de investigación. Los métodos de tricología son útiles, y pueden ser complementarios a los análisis genéticos o de ácidos biliares, principalmente en muestras colectadas a campo que no cumplan con los requisitos para estas últimas técnicas de reconocimiento.

Colecta de pelos-guarda en especies de cánidos del nordeste argentino. a) *C. thous*, ruta provincial 5, macho adulto; b) *L. gymnocercus*, camino interno, Ituzaingó; c) Necropsia de *C. brachyurus*, ejemplar hallado muerto en el PNM, diciembre 2010; d) *C. thous*, hembra adulta, ruta nacional 12. Fotografías: V Raimondi, ML Chatellenaz, CA González.



Patrones cuticulares y medulares de pelos-guarda de tres especies de cánidos del nordeste argentino. Fotografías: CA González.



## Anexo 2

### LISTADO DE ESPECIES VEGETALES DE LOS AMBIENTES DEL PARQUE NACIONAL MBURUCUYÁ (CORRIENTES, ARGENTINA)

#### Bosque Mesófilo Fisionomía y Composición florística

ESTRATO ARBOREO ALTO			
FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE VULGAR	ALTURA (m)
Fabaceae	<i>Entorolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Timbo, oreja de negro	20
Lauraceae	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees.) Mez.	Laurel Blanco	20
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Higuerón	20

ESTRATO ARBÓREO BAJO			
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Ñangapirí, pitanga	8
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Camboatá	7-9
Apocinaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.	Palo víbora	3-7
Lauraceae	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees.) Mez.	Laurel Blanco	20
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. var. <i>sylvestris</i>	Camboatá, catigua verde	4-6
Fabaceae	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> (Benth.) Barneby & JW Grimes	Tatané, Tataré, espinillo	15
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Higuerón	20
Cecropiaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Ambay	3-10
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & JS Mill.	Guayaibí	¿?

ESTRATO ARBUSTIVO				
FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE VULGAR	TC	Alt.(m)
Annonaceae	<i>Rollinia emarginata</i> Schltldl.	Arachichú	A	5-10
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Pindó	Pl	10-12/20
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & JS Mill.	Guayaibí	A	¿?
Cactaceae	<i>Cereus argentinensis</i> Britton & Rose	Cardon del monte	A	12
Celtidaceae	<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	Tala	A/Ar	4-7
Fabaceae	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub. var. <i>amorphoides</i>	Espina corona	A	12-15
Lauraceae	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees.) Mez.	Laurel Blanco	A	20
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	Catiguá	A	3-8
Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	Guabiyú	A	10/20
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Ñangapirí, pitanga	A	8
	<i>Psidium guajava</i> L.	guayabo	A/Ar	2-7
Phytolaccaceae	<i>Petiveria alliacea</i> L.	Chipi, Ajillo, Anemú	H	-2

<b>Piperaceae</b>	<i>Piper amalago</i> L.	Pimienta	Ar	2
<b>Rubiaceae</b>	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	¿?	Ar	2-3
<b>Salicaceae</b>	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. var. <i>syvestris</i>	Camboatá, catigua verde	A	4-6
<b>Sapindaceae</b>	<i>Allophylus edulis</i> (A. St-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. Ex Niederl	Cocú	A/Ar	4-7
<b>Sapotaceae</b>	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Aguái	A	6-15
	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook & Arn.) Radlk ssp. <i>marginatum</i>	Aguái, picazú, basuriña	A/Ar	10-12
<b>Solanaceae</b>	<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	Jazmín paraguayo	Ar	3

ESTRATO HERBÁCEO				
FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE VULGAR	TC	ALTURA (m)
<b>Arecaceae</b>	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Pindó	PI	10-12/20
<b>Asteraceae</b>	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	Lengua de vaca	H	
	<i>Mikania</i> sp.		H/T	
<b>Bromeliaceae</b>	<i>Bromelia serra</i> Griseb.	Caraguatá	H	0.6
<b>Cactaceae</b>	<i>Cereus argentinensis</i> Britton & Rose	Cardon del monte	A	12
<b>Commelinaceae</b>	<i>Commelina erecta</i> L.	Santa Lucía	H	
<b>Fabaceae</b>	<i>Entorolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Timbo, oreja de negro	A	20
	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub. var. <i>amorphoides</i>	Espina corona	A	12-15
	<i>Desmodium affine</i> Schldtl	Pega-pega	H	
	<i>Acacia bonariensis</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Espinillo, Ñapindá	Ar/A	
<b>Myrtaceae</b>	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Ñangapirí, pitanga	A	8
<b>Orchidaceae</b>	<i>Oeceoclades maculata</i> Lindl.		H	
	<i>Sarcoglottis grandiflora</i> (Hook.) Klotzsch		H	
<b>Phytolaccaceae</b>	<i>Petiveria alliacea</i> L.	Chipi, Ajillo, Anemú	H	-2
<b>Piperaceae</b>	<i>Piper amalago</i> L.	Pimienta	Ar	2
<b>Poaceae</b>	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv.	Pastito	H	
	<i>Pharus lappulaceus</i> Aubl.	Pega perro	H	
	<i>Panicum</i> sp.		H	
<b>Pteridaceae</b>	<i>Doryopteris concolor</i> (Langsd. & Fisch.) Kuhn		H	
	<i>Doryopteris lorentzii</i> (Hieron.) Diels		H	
	<i>Adiantopsis chlorophylla</i> (Sw.) Fée		H	
<b>Rubiaceae</b>	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	¿?	Ar	2-3
<b>Rutaceae</b>	<i>Citrus</i> sp.	Naranja	A	
<b>Salicaceae</b>	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. var. <i>syvestris</i>	Camboatá, catigua verde	A	4-6
<b>Sapindaceae</b>	<i>Allophylus edulis</i> (A. St-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. Ex Niederl	Cocú	A/Ar	4-7
<b>Sapotaceae</b>	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Aguái	A	12-17
	<i>Pouteria</i> sp.		A	
	<i>Chrysophyllum</i> sp.		A	
<b>Solanaceae</b>	<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	Jazmín paraguayo	Ar	3

TREPADORAS		
FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE VULGAR
Apocynaceae	<i>Forsteronia glabrescens</i> Müll. Arg.	Enredadera lechosa, jazmín del monte
Bignoniaceae	<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) LG Lohmann	Uña de gato
Curcubitaceae	¿?	----
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i> sp.	----
Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	Guabiyú (A)
Passifloraceae	<i>Passiflora misera</i> Kunth	Mburucuyá mariposa
Sapindaceae	<i>Paullinia elegans</i> Cambess.	Ojo de muñeca, Isipó moroti
Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i> Griseb.	Zarzaparrilla blanca

TREPADORAS		
FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE VULGAR
Apocynaceae	<i>Forsteronia glabrescens</i> Müll. Arg.	Enredadera lechosa, jazmín del monte
Bignoniaceae	<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) LG Lohmann	Uña de gato
Curcubitaceae	¿?	----
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i> sp.	----
Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	Guabiyú (A)
Passifloraceae	<i>Passiflora misera</i> Kunth	Mburucuyá mariposa
Sapindaceae	<i>Paullinia elegans</i> Cambess.	Ojo de muñeca, Isipó moroti
Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i> Griseb.	Zarzaparrilla blanca

## Pajonal Mesófilo

### Fisionomía y Composición florística

ESTRATO SOBRESALIENTE (3-4 m de altura)		
FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE VULGAR
Asteraceae	<i>Baccharis</i> L.	Chilca
Lamiaceae	<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.	
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> L.	Lecheron

ESTRATO ALTO (2 m de altura)		
Poaceae	<i>Andropogon lateralis</i> Nees	Paja Colorada
	<i>Andropogon bicornis</i> L.	Cola de Zorro
	<i>Schizachyrium bimucronatum</i> Roseng., B. R. Arrill. & Izag.	Cola de Zorro
	<i>Setaria geminata</i> (Forssk.) Veldkamp	
Lamiaceae	<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.	
Pteridaceae	<i>Adiantopsis</i> Fée.	
Euphorbiaceae	<i>Bernardia</i> Mill.	
	<i>Euphorbia</i> L.	
	<i>Croton</i> L.	
Amaranthaceae	<i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken	
Asteraceae	<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Vara de oro
	<i>Eupatorium subhastatum</i> Hook. & Arn.	
	<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	
Fabaceae	<i>Stylosanthes</i> Sw.	

ESTRATO MEDIO (1 m de altura)	
FAMILIA	ESPECIE
Apiaceae	<i>Eryngium horridum</i> Malme
Asteraceae	<i>Eupatorium macrocephalum</i> Less.
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> L.
Fabaceae	<i>Chamaecrista</i> (L.) Moench
	<i>Desmodium incanum</i> DC.
	<i>Zornia</i> J.F. Gmel.
Pteridaceae	<i>Adiantopsis</i> sp.

ESTRATO BAJO (0.5 m de altura)	
FAMILIA	ESPECIE
Amaranthaceae	<i>Pfaffia tuberosa</i> (Spreng.) Hicken
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.
Fabaceae	<i>Trifolium</i> sp.
	<i>Arachis</i> L.
	<i>Chamaecrista</i> (L.) Moench
Lamiaceae	<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.

## Anexo 3

---

### Disponibilidad de micromamíferos en el PNM

Para determinar la presencia y abundancia de los micromamíferos mediante detección directa se requiere la utilización de un dispositivo de captura (Steinmann *et al.* 2003). En este estudio se utilizaron trampas Sherman, permitidas para su uso dentro del área protegida por la Delegación del Nordeste de Parques Nacionales (DNEA).

Desde diciembre de 2014 a agosto de 2015, se efectuaron muestreos de micromamíferos ( $\leq 500$  g de masa corporal) dentro del PNM. Las campañas de muestreo tuvieron una duración de 10 días, y se efectuaron durante la estación estival (diciembre 2014, enero y febrero 2015) y la estación invernal (mayo, julio y agosto de 2015). El método de captura empleado fue la línea de trampas (Pereira *et al.* 2005, Santos-Filho *et al.* 2006, Becker *et al.* 2007). Cada punto de muestreo, consistió en tres líneas de transectas paralelas de trampas (dispositivo de muestreo de líneas), con una separación de 50 m una línea de otra, de 10 estaciones de trapeo cada 15 m. Cada punto de muestreo tuvo 30 de estaciones de trapeo y una superficie de 13500 m<sup>2</sup> (135 m x 100 m). En capturas positivas, se tomaron medidas corporales convencionales, masa en gramos, sexo, estado reproductivo y datos del sitio de captura. Por cada captura positiva, y de acuerdo al permiso obtenido dentro del área, se efectuó la liberación de los especímenes capturados en el lugar

### Resultados

En total se efectuó un esfuerzo de muestreo de 3630 noches/trampa, distribuidos en 1890 noches/trampa en la estación estival y 1740 noches/trampa en la estación invernal. Solo se capturó un ejemplar del género *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) en el sitio de muestreo Pj<sub>3</sub> en julio de 2015 (éxito de trapeo en el sitio = 1.1 %), el cual fue liberado inmediatamente a su captura (Fig. 23). Por lo tanto, el éxito de trapeo en todo el período de muestreo fue muy bajo de 0.03 %.

### **Dificultades encontradas durante la metodología de captura**

Debido a fuertes lluvias, hubo meses en los que los muestreos fueron parciales. En febrero 2015, el tercer sitio de bosque no fue colocado debido a la abundancia de avispas conocidas en la zona como cavalazán (guaraní) del género *Polistes* sp., famosas por su agresividad y fuertes picaduras que impidieron el ingreso al sitio y obligó la elección de otro en su reemplazo. También hubo variaciones en el esfuerzo de muestreo debido principalmente a la interacción de animales con las trampas a causa de los cebos. En orden de importancia, las hormigas, las interacciones de los zorros *C. thous* con las trampas en el bosque y *L. gymnocercus* en pajonales y palmares, los cuales manipulaban a las trampas para obtener el cebo, las desactivaban y/o las marcaban con orina e incluso heces. Otras especies de mamíferos en busca del cebo fueron los tatúes que directamente desactivaron y rompieron varias trampas en palmares y pajonales.

### **Observaciones de micromamíferos fuera de los sitios de captura**

Dentro del PNM, se registró la presencia de *Cavia aperea* a partir de un avistaje en julio de 2010 de un individuo cruzando la ruta 86, y un ejemplar hallado muerto ese mismo mes en un pajonal conocido como 2-Grande, próximo al Estero Santa Lucía. En el parque, fue considerada una especie común y abundante, principalmente detectada cruzando los senderos o cortafuegos en invierno (*com. pers.* gpque Alcides). En marzo de 2011, un ejemplar de *Oxymycterus rufus* fue hallado atropellado en la ruta que atraviesa el parque y registrado por la gdque. G. Müller (Fig. 25).

### **Consideraciones de la captura de micromamíferos en el PNM**

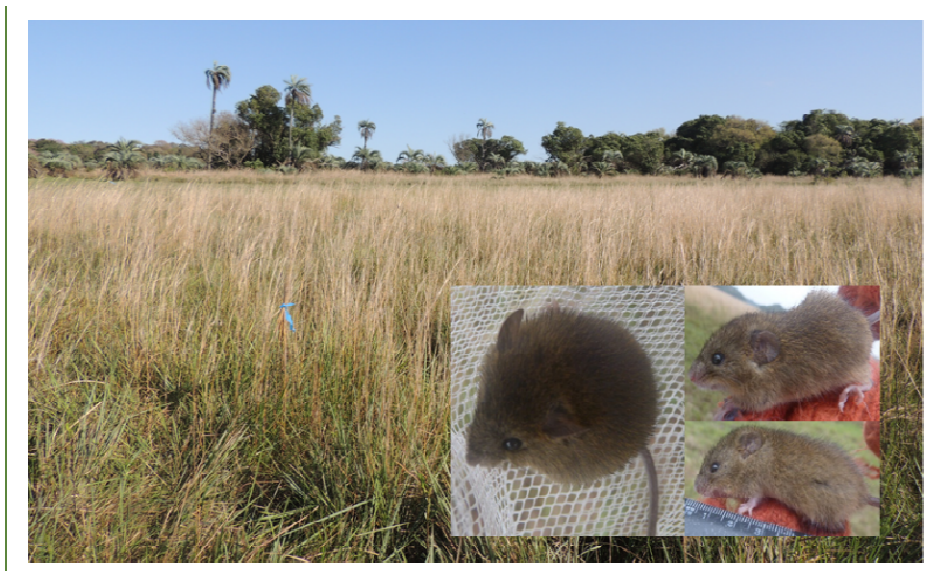
El éxito de captura en el PNM, fue contrastante con datos obtenidos en los Esteros de Iberá (Corrientes), donde las capturas con trampas Sherman son bajas, pero rondan entre los 10 ejemplares capturados por campaña de 10 días de muestreo con este tipo de trampas Sherman pero no son trampas de aluminio sino en rejillas (*com. pers.* Gómez Muñóz) y lo reportado por Di Benedetto y Oscherov (2014) en el Parque Provincial San Cayetano (San Cayetano, Corrientes).

Sería recomendable realizar un estudio similar para evaluar trampas dentro del PNM. De acuerdo a lo señalado por Steinmann *et al.* (2003), el estudio de este grupo no es sencillo debido a las variaciones de comportamiento intra e interespecíficas, el tamaño pequeño que poseen o sus hábitos crípticos. En el PNM, además se deben considerar reducir o evitar la interacción de zorros o tatúes con las trampas, como así también cuestiones metodológicas relacionadas al tipo de cebo y su efectividad, teniendo en cuenta las limitaciones reglamentarias con el tipo de trampas permitidas.

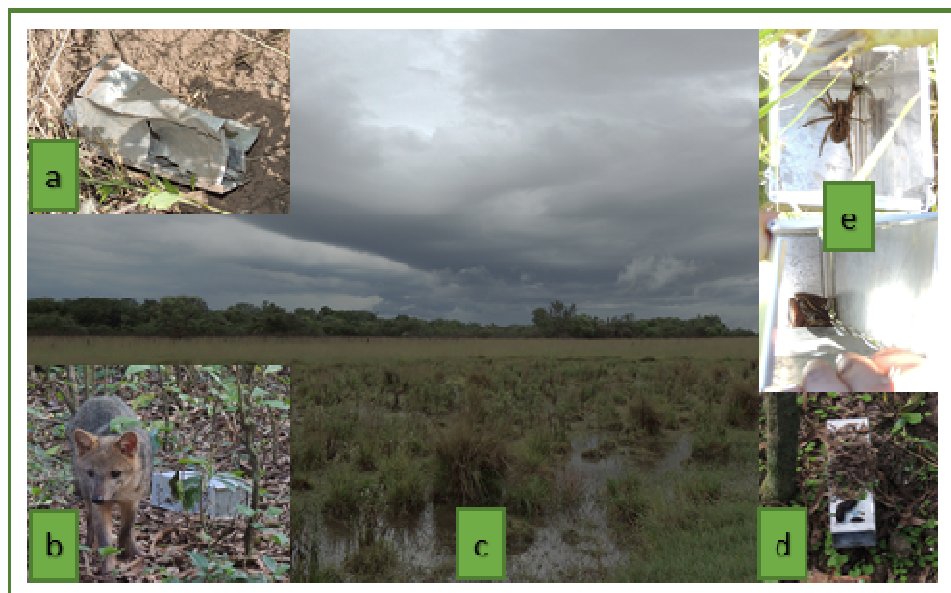
Actividades en los sitios de muestreo de micromamíferos del PNM (2014-2015). Referencias: a, colocación de trampas; b, líneas de trampas en sitio B<sub>1</sub>; c revisión de trampas y renovación de cebos; d, anotación de datos de trampeo.



Roedor capturado en el sitio Pj<sub>3</sub>, *Oligoryzomys* sp. (Cricetidae), PNM.  
Determinación: Dr. P Teta (Museo Argentino de Ciencias Naturales, CONICET).



Problemas que se presentaron durante los muestreos de micromamíferos. Referencias: a, trampas dañadas por tatúes; b, hembra de *C. thous* en busca de cebos; c, intensas precipitaciones; d, trampas marcadas con heces de zorro; e, arácnidos y anfibios dentro de las trampas.



*Oxymycterus rufus* atropellado en ruta pcial 86 que atraviesa el parque en marzo 2011.  
Foto gentileza: gdque. G Müller. Determinación: Dr. P Teta (Museo Argentino de Ciencias Naturales, CONICET).



## Anexo 4

### Covariables estandarizadas para los cálculos de densidad de cánidos, PNM

Covariables de los sitios de muestreo que corresponden a la estación invernal del 2015. Referencias: Km: kilómetros recorridos, p.n: proporción de recorridos nocturnos, p.d: proporción de recorridos diurnos, E: estratos vegetales, Cbm: cobertura del estrato vegetal superior, Almx: altura máxima del estrato vegetal superior, CbH: cobertura de los ambientes en el PNM, CpH<sub>2</sub>O: número de cuerpos de agua próximo al sitio de muestreo, distH<sub>2</sub>O: distancia mínima al cuerpo de agua, Est.: valores estandarizados.

Sitios de Muestreo	Covariables_invierno 2015														
	Km	p.n	p.d	E	Cbm		Almx		CbH		CpH <sub>2</sub> o		distH <sub>2</sub> o		
				Est.	%	Est.	m	Est.	%	Est.	Est.	m	Est.		
1	4.3	1.00	0.00	4	1,386	80	4,382	20	2,996	2720	7,908	4	1,386	45	3,807
2	10	0.40	0.60	4	1,386	80	4,382	30	3,401	2720	7,908	2	0,693	50	3,912
3	15.6	1.00	0.00	4	1,386	90	4,500	30	3,401	2720	7,908	15	2,708	95	4,554
4	15	0.50	0.50	3	1,099	95	4,554	2	0,693	2500	7,824	3	1,099	50	3,912
5	4.5	0.67	0.33	3	1,099	95	4,554	2	0,693	2500	7,824	3	1,099	65	4,174
6	17.6	1.00	0.00	3	1,099	85	4,443	2	0,693	2500	7,824	2	0,693	75	4,317
9	13.6	0.50	0.50	4	1,386	70	4,248	4.5	1,504	1010	6,918	0	0,000	600	6,397
8	7.5	0.50	0.50	4	1,386	65	4,174	4	1,386	1010	6,918	1	0,000	250	5,521
10	9	1.00	0.00	4	1,386	90	4,500	30	3,401	2720	7,908	7	1,946	20	2,996
11	9.6	1.00	0.00	4	1,386	75	4,317	4.5	1,504	1010	6,918	2	0,693	55	4,007
12	26.2	0.42	0.58	4	1,386	70	4,248	4.3	1,459	1010	6,918	3	1,099	80	4,382
13	9	0.42	0.58	4	1,099	85	4,443	2	0,693	2500	7,824	2	0,693	80	4,382

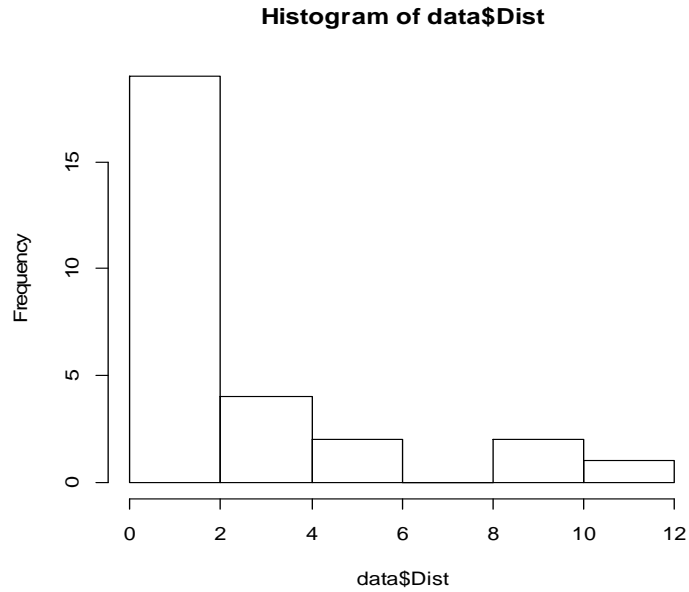
Proporción de parejas e individuos solitarios de *Cerdocyon thous* y *L. gymnocercus* en la estación invernal 2015, PNM. Referencias: Ap: parejas, As: individuos solitarios, -: sin registro.

Tipos de Asociación de Cánidos del PNM (2015)				
Transectas (2015) P <sub>2</sub>	<i>C. thous</i>		<i>L. gymnocercus</i>	
	Ap	As	Ap	As
1	-	-	0	1
2	0	1	0.25	0.75
3	-	-	0.25	0.75
4	0	1	-	-
5	-	-	-	-
6	0	1	0	1
8	0.25	0.75	0	1
9	0	1	0	1
10	-	-	0	1
11	-	-	0	1
12	0.25	0.75	0.11	0.89
13	-	-	1	0

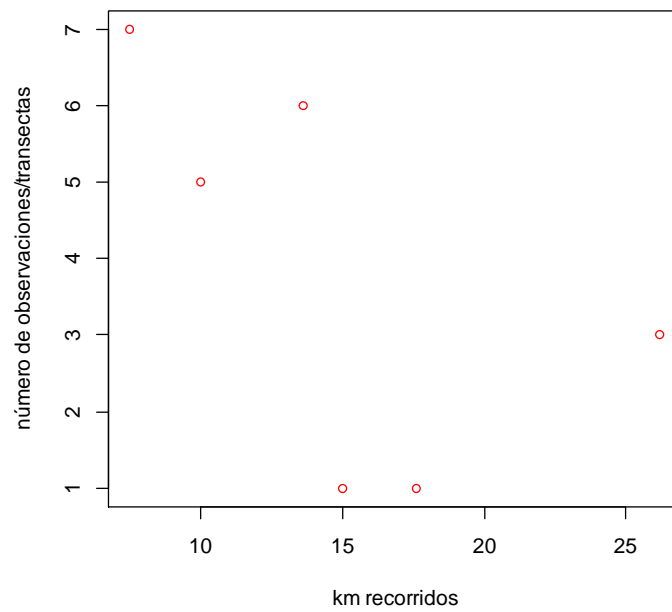
## Anexo 5

### Histogramas de densidad de *Cerdocyon thous* - invierno 2015, PNM

Distancias perpendiculares de zorro de monte con una truncación del 10% de los datos.



Regresión lineal entre n observaciones de *C. thous* y los km recorridos por sitio de muestreo.



## Anexo 6

### Selección de Modelos, Densidad de *Cerdocyon thous* para la estación invernal 2015, PNM

Modelos para estimar las curvas de detección de *Cerdocyon thous*, PNM. Referencias: \* modelos seleccionados con el AICc y el  $w_i$ ; \*\* modelo seleccionado para las curvas de detección

- a) FitsDSmodel de *L. gymnocercus* estación invernal 2015  
 \*Modelo seleccionado para graficar curvas de detección

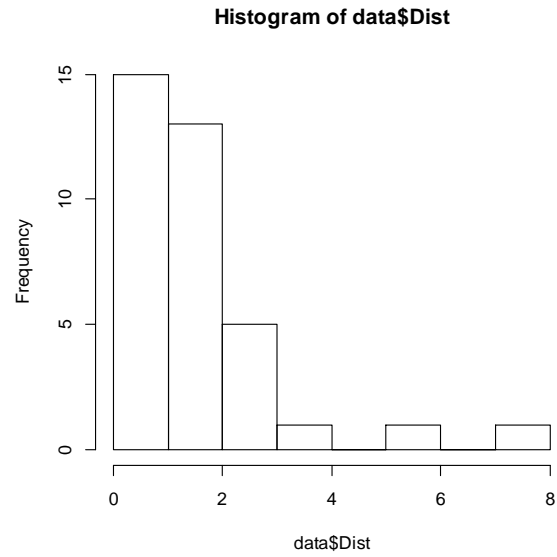
FitsDSmodel_ <i>Cerdocyon thous</i>						
Estación invernal 2015						
Modelos	K	AICc	AICc $\Delta_i$	exp(-0,5) $\Delta_i$	AICcwi	
**Dsexp_89 ~1~CbH	3	105.8	0	1.00	0.10	
DShz_45 ~1~CbH	4	109.1	0	1.00	0.10	
DShz_60 ~As~CbH	5	113.9	0	1.00	0.10	
Dsexp_104 ~As~CbH	5	113.9	0	1.00	0.10	
DShn_17 ~E~CbH	4	111.0	0	1.00	0.10	
DShz_61 ~E~CbH	4	111.0	0	1.00	0.10	
Dsexp_105 ~E~CbH	4	111.0	0	1.00	0.10	
DShz_59 ~Ap~CbH	5	115.3	0	1.00	0.10	
Dsexp_103 ~Ap~CbH	5	115.3	0	1.00	0.10	
Dsexp_90 ~1~CbH+Almx+Cbm	5	115.6	0	1.00	0.10	
				10.00		

- b) Importancia relativa de los parámetros

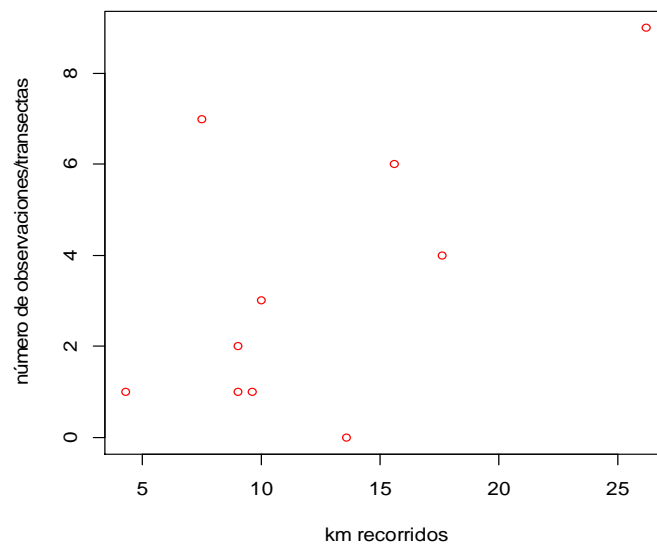
Modelos	Parámetro detección			Parámetro densidad		
	As	Ap	E	CbH	Almx	Cbm
Dsexp_89				0.1		
DShz_45				0.1		
DShz_60	0.1			0.1		
Dsexp_104	0.1			0.1		
DShn_17			0.1	0.1		
DShz_61			0.1	0.1		
Dsexp_105			0.1	0.1		
DShz_59		0.1		0.1		
Dsexp_103						
Dsexp_90				0.1	0.1	0.1
<b>Importancia del Parámetro</b>	0.2	0.1	0.3	0.9	0.1	0.1

## Anexo 7

### Histogramas de Densidad de *Lycalopex gymnocercus*\_ estación invernal 2015, PNM Distancias perpendiculares de *L. gymnocercus* con una truncación del 10% de los datos



Regresión lineal entre n observaciones de *L. gymnocercus* y los km recorridos por sitio de muestreo,



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARBO MM. 2004. Flórlula del Parque Nacional Mburucuyá. *INSUGEO, Miscelánea* 12: 117-124.
- AYALA J and A NOSS. 2000. Censo por transectas en el Chaco Boliviano: limitaciones biológicas y sociales de la metodología. Pp: 29. In: Cabrera E, C Mercolli and R Resquin (eds), Manejo de fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica. Ricor Grafic SA, Asunción, Paraguay.
- BAGNOULS F y H GAUSSEN. 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Géographiques*, 66: 193-220.
- BANDEIRA DE MELO LF, MA LIMA SÁBATO, EM MAGNI, RJ YOUNG and CM COELHO. 2007. Secret lives of maned wolves (*Chrysocyon brachyurus* Illiger 1985): as revealed by GPS tracking collars. *Journal of Zoology* 271: 27-36.
- BARDIER G. 2011. La Teoría Evolutiva de la Coexistencia Pacífica. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*. 20: 34 - 56.
- BARQUEZ R, M DÍAZ Y R OJEDA (Editores). 2006. Mamíferos de Argentina. Sistemática y Distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos. 330 pp. Mendoza, Argentina.
- BECK CA, SJ IVERSON, WD BOWEN and W BLANCHARD. 2007. Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behavior and reproductive expenditure: evidence from quantitative fatty acid signature analysis. *Journal of Animal Ecology* 76: 490-502.
- BERNARDOS JM. 2016. Muestreo de Distancias Distance Sampling. Apuntes: Curso de Posgrado "Métodos cuantitativos de detección imperfecta para el análisis de poblaciones y comunidades de fauna silvestre", Dpto. de Ciencias Naturales UNCR, Río Cuarto, Córdoba.
- BEYER HL, DT HAYDON, JM MORALES, JL FRAIR, M HEBBLEWHITE, M MITCHELL and J MATTHIOPOULOS. 2010. The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2245 - 2254.
- BIANCHI RC, RC CAMPOS, NL XAVIER-FILHO, N OLIFIERS, ME GOMPPER and G MOURÃO. 2014. Intraespecific, interspecific, and seasonal differences in the diet of three mid-sized carnivores in a large Neotropical wetland. *Acta Theriol.* 59: 13 – 23.
- BOITANI L and P CIUCCI. 1995. Comparative social ecology of feral dogs and wolves. *Ethology Ecology and Evolution* 7: 49 – 72.
- BRUNIARD ED. 1966. Bases fisiogeográficas para una división regional de la provincia de Corrientes. Editorial UNNE, Facultad de Humanidades Resistencia.
- BRUNIARD ED. 1981. El clima de las planicies del norte argentino, Facultad de Humanidades, UNNE. Dirección de Impresiones. Resistencia, Chaco, Argentina
- BUCKLAND ST, DR ANDERSON, KP BURNHAM KP and JL LAAKE. 2001. Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations. Oxford University Press, Oxford.
- BUCKLAND ST, CS OEDEKOVEN and DL BORCHERS. 2015. Model-Based Distance Sampling. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. DOI: 10.1007/s13253-015-0220-7.
- BUENO AA and JC MOTTA-JUNIOR. 2004. Food habits of syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 5-14.
- BUENO AA and JC MOTTA-JUNIOR. 2006. Small mammal selection and functional response in the diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), in Southeast Brazil. *Mastozoología Neotropical* 13 (1): 11-19.
- BURGOS JJ. 1970. El clima de la región noreste de la República Argentina en relación con la vegetación y el suelo. *Bol. Soc. Arg. Bot.* XI (supl.): 37-101.
- BURNHAM KP and DR ANDERSON. 2002. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Second Edition, Springer-Verlag, New York.
- BURNHAM KP. 2015. Multimodel Inference: Understanding AIC relative variable importance values.
- CABRERA AL. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Ganadería II. 1. Ed. *Acme*, Segunda edic. Bs, As, Argentina.
- CANEVARI M y O VACCARO. 2007. Guía de Mamíferos del sur de América del Sur. *L.O.L.A.* Buenos Aires.

- CARNEVALI R. 1994. Fitogeografía de la provincia de Corrientes. Ed. del autor, Corrientes, Argentina.
- CASTILLO DF, DE BIROCHIO, M LUCHERINI and EB CASANAVE. 2011. Diet of adults and cubs of *Lycalopex gymnocercus* in Pampas grassland: a validation of the Optimal Foraging Theory? *Ann. Zool. Fennici* 48: 251-256.
- CASTRO SA, SI SILVA, PL MESERVE, JR GUTIERREZ, LC CONTRERAS y FM JAKSIC. 1994. Frugivoría y dispersión de semillas de pimiento (*Schinus molle*) por el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) en el Parque Nacional Fray Jorge (VI Región, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 169-176.
- CAVIA R, A ANDRADE, ME ZAMERO, MS FERNÁNDEZ, E MUSCHETTO, GR CUETO and OV SUÁREZ. 2008. Hair structure of small rodents from central Argentina: A tool for species identification. *Mammalia* 72: 35-43.
- CAZÓN AV and S. SÜHRING. 1999. A technique for extraction and Thin Layer Chromatography visualization of fecal bile acids applied to Neotropical felid scats. *Rev. Biol. Trop.* 47 (1-2): 245-249.
- CAZÓN AV, VD JUAREZ, JA MONJEAU y M LILIENFELD. 2009. Discriminación de heces de Puma (*Puma concolor*) y Jaguar (*Panthera onca*) por identificación de sus ácidos biliares: una técnica para el monitoreo de carnívoros silvestres. *Mastozoología Neotropical* 16 (2): 449-453.
- CHAME M. 2003. Terrestrial Mammal Feces: a Morphometric Summary and Description. Mem Inst Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, vol. 98 (1): 71-94.
- CHATELLENAZ ML and AE GUZMAN. 2015. Predation on a brown brocket by pampas foxes. *Canid Biology and Conservation* 18(1): 1-2.
- CHATELLENAZ ML, PD CANO, C SAIBENE y HA BALL. 2010. Inventario de las aves del Parque Nacional Mburucuyá (Provincia de Corrientes, Argentina). *Acta Zoológica Lilloana*, 54 (1-2): 139-160.
- CHERRY S. 1996. A comparison of confidence interval methods for habitat use-availability studies. *J. Wildl. Manage.* 60 (3): 653 - 658.
- COLWELL RK and DJ FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52 (4): 567 – 576.
- COURTENAY O and L MAFFEI. 2004. Crab-eating fox *Cerdocyon thous* (Linnaeus 1766) Least Concern (2004). Pp: 32-38. In: Sillero-zubiri C, Hoffmann M and DW Macdonald (eds). *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs*. Status Survey and Conservation Action Plan, Switzerland and Cambridge.
- DI BENEDETTO IMD y EB OSCHEROV 2014. Ectoparásitos de roedores sinantrópicos y silvestres de la ciudad de Corrientes y zonas periféricas. XX Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas UNNE, Corrientes.
- DI BITETTI MS, YE DI BLANCO, JA PEREIRA, A PAVIOLO and IJ PÉREZ. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric Crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and Pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90 (2): 479-490.
- DI RIENZO JA, F CASANOVES, MG BALZARANI, L GONZALEZ, M TABLADA y CW ROBLEDO. 2008. *InfoStat, versión 2008*, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- EISENBERG JF and KH REDFORD. 1999. Mammals from the Neotropics. The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. *University of Chicago press*, Chicago.
- FARIAS AA and MJ KITTLEIN. 2008. Small-scale spatial variability in the diet of pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*) and human-induced changes in prey base. *Ecol Res.* 23: 543-550.
- FARIA-CORREA, RA BALBUENO, EM VIEIRA and TRO de FREITAS. 2009. Activity, habitat use, density, and reproductive biology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and comparison with the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in a Restinga area in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian Biology* 74: 220 - 229.
- FUENTES-GONZÁLEZ JA y J MUÑOZ-DURÁN. 2012. Filogenia de los cánidos actuales (Carnivora: Canidae) mediante análisis de congruencia de caracteres bajo parsimonia. *Actual Bio*34 (96): 85-102.
- GATTI A, R BIANCHI, CRX ROSA and SL MENDES. 2006. Diet of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora, Canidae) in Paulo Cesar Vinha State Park, Espírito Santo State, Brasil. *Mammalia*. 153-155.
- GANZHORN JU, J RAKOTONDRANARY and YR RATOvonAMANA. 2011. Habitat description and phenology. Pp: 51-68. In: Field and Laboratory Methods in Primatology: A Practical Guide. Setchell JM and DJ Curtis (ed.). Published by Cambridge University Press.

- GLANZ WE. 1990. Fauna de mamíferos terrestres de la isla de Barro Colorado: censos y cambios a largo plazo. Pp. 523-536. En: EG Leigh, A Stanley Rand y DM Windsor (Eds.) Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa.
- GODOY GRAEFF V. 2008. Identificação de espécies de carnívoros brasileiros (Mammalia: Carnivora) a partir de amostras de fezes utilizando sequências de DNA e microscopia óptica de pelos. Dissertação de Mestrado, Porto Alegre, Brasil.
- GOIJMAN AP. 2016. Introducción y repaso de métodos de detección imperfecta. Apuntes: Curso de Posgrado "Métodos cuantitativos de detección imperfecta para el análisis de poblaciones y comunidades de fauna silvestre", Dpto. de Ciencias Naturales UNCR, Río Cuarto, Córdoba.
- GRENIER MB, SW BUSKIRK y R ANDERSON-SPRECHER. 2008. Population Indices versus Correlated Density Estimates of Black-footed ferret Abundance. *The Journal of Wildlife Management* 73 (5): 669-676.
- HADIK-BARKOCZY LB. 2013. First camera trap record of crab-eating fox on Auyan Tepui, Venezuela. *Canid Biology and Conservation*: 12-15.
- HURLBERT SH. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59(1): 67 - 77.
- HUNTER JS. 2002. Adaptations to Intraguild Competition in Mesocarnivores. Dissertation of Doctor of Philosophy, University of Washington, Seattle.
- JÁCOMO ATA, L SILVEIRA and JAF DINIZ-FILHO. 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology* 262: 99-106.
- JUAREZ KM and J MARINHO-FILHO. 2002. Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal Mammalogy* 83: 925-933.
- KIE JG. 1988. Performance in wild ungulates: measuring population density and condition of individuals. Gen. Tech. Rep. PSW-106. Berkeley, Calif.: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- LEMONS FG, KG FACURE and AN Da COSTA. 2007. Interference competition between the crab-eating fox and the hoary fox. *Canid New* 10.3 [online].
- LEMONS FG and K GOMES FACURE. 2011. Seasonal variation in foraging group size of Crab-eating foxes and Hoary foxes in the Cerrado Biome, Central Brazil. *Mastozoología Neotropical* 18 (2): 239 – 245.
- LEVINS R. 1968. Evolution in a changing environment. Princeton University Press, New Jersey.
- LOCKIE JD. 1959. The estimation of the food of foxes. *Journal of Wildlife Management*, 23 (2): 224-227.
- LUCHERINI M, M PESSINO and AA FARIAS. 2004. Pampas fox *Pseudalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814) Least Concern. Pp: 63-68. In: Sillero-zubiri C, Hoffmann M and DW Macdonald (eds). *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs*. Status Survey and Conservation Action Plan, Switzerland and Cambridge.
- LUCHERINI M and EM LUENGOS VIDAL. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian species* 820: 1-9.
- LUCHERINI M y S ZAPATA. 2012. *Lycalopex culpaeus* (Molina) Zorro colorado. Pp.: 89. En: Ojeda, RA, V Chillo y GB Díaz Isenrath (eds). *Libro rojo, mamíferos amenazados de la Argentina*. Ed. Sociedad Argentina para el Estudio de los mamíferos (SAREM), Argentina.
- LUCHERINI M. 2012. *Lycalopex griseus* (Gray) Zorro gris, zorro chillá. Pp.: 90-91. En: Ojeda, RA, Chillo V y GB Díaz Isenrath (eds). *Libro rojo, mamíferos amenazados de la Argentina*. Ed. Sociedad Argentina para el Estudio de los mamíferos (SAREM), Argentina.
- LUENGOS VIDAL E, C SILLERO-ZUBIRI, J MARINO, E CASANAVE and M LUCHERINI. 2012. Spatial Organization of the Pampas fox in a grassland of central Argentina: a flexible system. *Journal of Zoology* 287: 133-141.
- LUENGOS VIDAL EM. 2003. Estudio comparado de metodologías de captura y de estimación de las poblaciones de zorro pampeano *Pseudalopex gymnocercus*. Tesis Magister en Biología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- MAFFEI L y AB TABER. 2003. Área de acción, actividad y uso de hábitat del zorro patas negras, *Cerdocyon thous*, en un bosque seco. *Journal Neotropical of Mammalogy* 10(1): 154-160.

- MAFFEI L, R PAREDES, A SEGUNDO and A NOSS. 2007. Home range and activity of two sympatric fox species in the Bolivian Dry Chaco. *Canid News* 10.4 (online). Disponible en: [http://www.canids.org/canidnews/10/Sympatric\\_foxes\\_in\\_Bolivia.pdf](http://www.canids.org/canidnews/10/Sympatric_foxes_in_Bolivia.pdf).
- MANDUJANO S. 1997. Densidad poblacional de la ardilla gris del Pacífico (*Sciurus colliae*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 90-96.
- MARTINEZ DR, JR RAU and FM JAKSIC. 1993. Respuesta numérica y selectividad dietaria de zorros (*Pseudalopex* spp.) ante una reducción de sus presas en el norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 195-202.
- MARTINEZ PA, JP ZURANO, WF MOLINA and J BIDAU. 2013a. Applications and implications of phylogeography for canid conservation. *Mastozoología Neotropical* 20 (1): 61 – 74.
- MARTINEZ PA, DA MARTI, WF MOLINA and CJ BIDAU. 2013b. Bergmann's rule across the equator: a case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). *Journal of Animal Ecology* 82: 997 – 1008.
- MARUCCO F, DH PLETSCHER and L BOITANI. 2008. Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: Wolves in the Alps as a case study. *Journal of Mammalogy* 89 (3): 665 – 673.
- MAZEROLLE MJ. 2016. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q) AIC(c). R package version 2.0-4. <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>.
- MEDEL RG y FM JAKSIC. 1988. Ecología de los cánidos de Sudamérica: Una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 67-79.
- MICHALSKI F, JR PG CRAWSHAW, T GOMES DE OLIVEIRA and ME FABIAN. 2006. Notes on home range and habitat use of three small carnivore species in a disturbed vegetation mosaic of southeastern Brazil. *Mammalia*: 52-57.
- MONTENEGRO AJ, A ACOSTA y AD REIMER. 2014. HaviStat© v2.2: Application to estimate preference for habitat and resources. *Universitas Scientiarum* 19 (3): 333-337.
- OJEDA RA, V CHILLO y GB DIAZ ISENATH. 2012. Libro rojo, mamíferos amenazados de la Argentina. Ed. Sociedad Argentina para el Estudio de los mamíferos (SAREM), Argentina.
- OROZCO M, P GONZALEZ CICCIA y L SOLER. 2015. El aguará guazú = *Chrysocyon brachyurus* en Argentina. Primera Edición, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires.
- PARROT D, A PRICKETT, S PIETRAVALLE, TR ETHERINGTON and M FLETCHER. 2011. Estimates of regional population densities of badger *Meles meles*, fox *Vulpes vulpes* and hare *Lepus europaeus* using walked distance sampling. *Eur J Wildl Res* DOI 10.1007/s10344-011-0536-8.
- PASIAN C, YE DI BLANCO, JL FONTANA y N FARIÑA. 2015. Composición de mamíferos medianos y grandes de la Reserva Natural Provincial Rincón de Santa María (Corrientes, Argentina): Comparación con su zona de amortiguamiento y estado de conservación. *Mastozoología Neotropical* 22 (1): 187-194.
- PATTERSON BR and F MESSIER. 2001. Social organization and space use of coyotes in eastern Canada relative to prey distribution and abundance. *Journal of Mammalogy* 82 (2): 463 – 477.
- PAUTASSO AA. 2008. Mamíferos de la provincia de Santa Fé, Argentina. *Com. Mus Prov., Ciencia Naturales Florentino Ameghino* 13(2): 60-77.
- PEDÓ, E., A. C. TOMAZZONI, S. M. HARTZ y A. U. CHRISTOFF. 2006. Diet of crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnivora, Canidae), in a suburban area of southern Brazil. *Revist. Brasil. de Zool.* 23 (3):637-641.
- PEREIRA J, TETA P, FRACASSI N, JOHNSON A, MOREYRA P. 2005. Sigmodontinos (Rodentia, Cricetidae) de la reserva de vida silvestre Urugua-i (provincia de Misiones, Argentina), con la confirmación de la presencia de *Akodon serrensis* en la Argentina. *Mastozoología Neotropical* 12(1):83-89.
- PIANKA ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- PIANKA ER. 1986. Ecology and natural history of desert lizard. Princeton University Press, Princeton.
- PLAN DE MANEJO DEL PARQUE NACIONAL MBURUCUYÁ. 2002. Delegación Técnica Regional Nordeste Argentino Parque Nacional Mburucuyá, Administración de Parques Nacionales. Puerto Iguazú.
- POPOLIZIO E. 1989. Algunos elementos geomorfológicos condicionantes de la organización espacial y las actividades del NEA. *Geociencias* 17: 3-12.

- PREVOSTI FJ, V SEGURA, G CASSINI and GM MARTIN. 2013. Revision of the systematic status of Patagonian and Pampean gray foxes (Canidae: *Lycalopex griseus* and *L. gymnocercus*) Using 3D Geometric Morphometrics. *Mastozoología Neotropical* 20 (2): 289-300.
- QUADROS J y ELA MONTEIRO-FILHO. 2006a. Colecta e preparação de pêlos de mamíferos para identificação em microscopia óptica. *Revista Brasileira de Zoologia* 23 (1): 274-278.
- QUADROS J y ELA MONTEIRO-FILHO. 2006b. Revisão conceitual, padrões microestruturais e proposta nomenclatória para ospelos-guarda de mamíferos brasileiros. *Revista Brasileira de Zoologia* 23 (1): 279-292.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- ROCHA FL. 2006. Áreas de uso e seleção de habitats de três espécies de carnívoros de médio porte na fazenda nhumirim e arredores, Pantanal da Nhecolândia. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Brasil.
- ROCHA EC, E SILVA, RN FEIO, SV MARTINS y G LESSA. 2008. Densidade populacional de raposa-do-campo *Lycalopex vetulus* (Carnivora, Canidae) em áreas de pastagem e campo sujo, Campinápolis, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 98 (1): 78-83.
- ROCHA-MENDES F, S BOS MIKICH, J QUADROS and WA PEDRO. 2010. Feeding ecology of carnivores (Mammalia, Carnivora) in Atlantic Forest remnants, Southern Brazil. *Biota Neotropica* 10 (4): 000-000.
- ROCHA VJ, LM AGUIAR, JE SILVA-PEREIRA, RF MORO-RIOS and FC PASSOS. 2008. Feeding habits of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae), in a mosaic area with native and exotic vegetation in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25 (4): 594-600.
- RODDEN M, F RODRIGUES and S BESTELMEYER. 2008. *Chrysocyon brachyurus*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/>.
- RODRIGUES FHG, A HASS, ACR LACERDA, RLSC GRANDO, MA BAGNO, AMR BEZERRA and WR SILVA. 2007. Feeding habits of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) in the Brazilian Cerrado. *Mastozoología Neotropical* 14(1): 37-51.
- ROMERO VL y ML CHATELLENAZ. 2013a. Densidad de *Mazama gouazoubira* (Artiodactyla, Cervidae) en un Parque Nacional del Nordeste de Argentina. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 29 (2): 388-399.
- ROMERO VL y ML CHATELLENAZ. 2013b. Estructura social y densidad poblacional de carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*, Rodentia: Caviidae) en el Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes, Argentina). *FACENA* 29: 39-51.
- ROTHMAN JM, D RAUBENHEIMER, MAH BRYER, M TAKAHASHI and C GILBERT. 2014. Nutritional contributions of insects to primate diets: implications for primate evolution. *Journal of Human Evolution* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.02.016>
- ROYLE JA and RM DORAZIO. 2006. Hierarchical models of animal abundance and occurrence. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 11 (3): 249-263.
- RUETTE S, P STAHL and M ALBARET. 2003. Applying distance-sampling methods to spotlight counts of red foxes. *Journal of Applied Ecology* 40, 32-43.
- RUMIZ D y LA SAINZ. 2002. Estimación del hábitat útil y la abundancia potencial del lobo de crin o borochi (*Chrysocyon brachyurus*) en Huanchaca, Santa Cruz, Bolivia. *Rev. Bol. Ecol.* 11: 3 – 16.
- SAIBENE CS y SB MONTANELLI. 1997. Mapeo de las comunidades vegetales leñosas del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. *Facena* 13: 49-57.
- SANCHEZ-LALINDE C y J PEREZ-TORRES. 2008. Uso de hábitat de carnívoros simpátricos en una zona de Bosque Seco tropical de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 5(1): 67-74.
- SANTOS-FILHO M., DA SILVA y TM SANAIOTTI. 2006. Efficiency of four trap types in sampling small mammals in forest, Mato Grosso, Brazil. *Mastozoología Neotropical* 13(2): 217-225.
- SCHOENER TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SCOTT A. 2004. Estimating Population Abundance. Chapter Outline.
- SILLERO-ZUBIRI C, M HOFFMANN and DW MACDONALD. 2004. Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Switzerland and

Cambridge.

- SILVA JA and SA TALAMONI. 2003. Diet adjustments of maned wolves, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) (Mammalia, Canidae), subjected to supplemental feeding in a private natural reserve, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(2): 339-345.
- SILVA SI, FM JAKSIC and F BOZINOVIC. 2005. Nutricional ecology and digestive response to dietary shift in the large South American fox, *Pseudalopex culpaeus*. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 239 – 246.
- SILVEIRA L, M MALZONI FURTADO, N MUMDIM TORRES, R SOLLMANN, G UHL and AT ALMEIDA JACOMO. 2009. Maned Wolf Density in a Central Brazilian Grassland Reserve. *Journal of Wildlife Management* 73 (1): 68 – 71.
- SRBEK-ARAÚJO AC and AG CHIARELLO. 2008. Domestic dogs in Atlantic forest preserves of southeastern Brazil: a camera-trapping study on patterns of entrance and site occupancy rates. *Braz. J. Biol.* 68 (4): 771-779.
- STEINMANN, AC PROVENSAL y E CASTILLO. 2003. Métodos de Censo de las poblaciones de roedores. En: POLOP, J. et al. Manual de control de roedores en municipios. Serie Enfermedades Transmisibles, Fundación Mundo Sano.
- THOMAS L, JL LAAKE, S STRINDBERG, FFC MARQUES, ST BUCKLAND, DL BORCHERS, DR ANDERSON, KP BURNHAM, SL HEDLEY, JH POLLARD, JRB BISHOP and TA MARQUES. 2005. Distance 5.0. Release “x”1. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. Disponible en: <<http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>>.
- TROVATI RG, BA BRITO e JM BARBANTI DUARTE. 2007. Area de uso e utilização de habitat de cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous* linnaeus, 1766) no cerrado da regio central tocantins, Brasil. *Mastozoología Neotropical* 14, (1): 61 – 68.
- UCHOA T y M MOURA-BRITTO. Hábito alimentar e uso do habitat por canídeos no Parque Estadual do Cerrado: avaliação da situação atual da família Canidae no limite sul do bioma Cerrado no Brasil. *Cad. Biodivers* 4 (2): 59-65.
- VARELA O and EH BUCHER. 2006. Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *Journal of Arid Environments* 67: 566-578.
- VARELA O, A CORMENZANA-MENDEZ, L KRAPOVICKAS and EH BUCHER. 2008. Seasonal diet of the Pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*) in the Chaco dry woodland, Northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy* 89 (4): 1012-1019.
- VIDUS-ROSIN A, A MERIGGI, E CARDARELLI, S SERRANO-PEREZ, MC MARIANI, C CORRADELLI and A BARBA. 2011. Habitat overlap between sympatric European hares (*Lepus europaeus*) and Eastern cottontails (*Sylvilagus floridanus*) in northern Italy. *Acta Theriol* 56: 53 – 61.
- VIEIRA EM and D PORT. 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *Journal of Zoology* 272: 57-63.
- VILLALBA, R. Y A. YANOSKY. 2000. Guía de Huellas y Señales. Fauna Paraguaya. Fundación Moisés Bertoni.
- YANOSKY AA y C MERCOLLI. 1990. Uso del Bañado por mamíferos nocturnos, con especial referencia a *Cerdocyon thous* Linnaeus 1766 y *Procyon cancrivorus* Cuvier 1798. *Spheniscus* (8) 11-20.
- ZAPATA SC, DE PROCOPIO, R MARTÍNEZ-PECK, JI ZANON y A TRAVAINI 2005. Morfometría externa y reparto de recursos en zorros simpátricos (*Pseudalopex culpaeus* y *Pseudalopex griseus*) en el sureste de la Patagonia Argentina. *Mastozoología Neotropical* 15 (1): 103 – 111.