



Laboratorio de Ecología de Poblaciones  
Departamento de Ecología, Genética y Evolución  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Universidad de Buenos Aires

Tesis para optar por el título de Licenciado en Ciencias Biológicas

**DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y HORARIOS DE ACTIVIDAD DE LA  
FAUNA NATIVA Y EXÓTICA DE MEDIANO Y GRAN TAMAÑO EN  
EL PARQUE NACIONAL EL PALMAR, ENTRE RÍOS, ARGENTINA**

**Tesista: Ilán Shalom**

Directora: Dra. Isabel Elisa Gómez Villafaña  
Directora asistente: Dra. Eliana Florencia Burgos  
Tutora de estudios: Dra. Valeria Paula Carreira

Ciudad Autónoma de Buenos Aires, abril de 2023

## RESUMEN

Las áreas protegidas son espacios de gran valor por los bienes y servicios que brindan a la sociedad, pero, además, porque permiten la conservación de la biodiversidad. Para esto, es necesario evitar los procesos que amenacen su persistencia como, por ejemplo, la introducción de especies invasoras. Para confeccionar un plan de manejo de especies exóticas invasoras es necesario conocer la biología de la especie problemática, monitorear su población en el tiempo y el espacio, y conocer sus posibles interacciones con especies nativas. El objetivo general de esta Tesis es evaluar la distribución y superposición espacial y temporal de la fauna nativa y exótica de mediano y gran tamaño en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. Se colocaron cámaras-trampa en 27 sitios del Parque desde abril de 2017 hasta marzo de 2019. Con un esfuerzo de 2673 días-cámara, se obtuvieron 33.064 registros de 9 taxones animales terrestres. El 80% de estos registros fueron de ciervo axis *Axis axis* y de carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, mientras que el 20% restante fueron registros de ñandú *Rhea americana*, jabalí *Sus scrofa*, corzuela parda *Subulo gouazoubira*, gato montés *Leopardus geoffroyi*, zorros, armadillos e inambú *Nothura maculosa* (un registro). Al ciervo axis se lo encontró en el 96,3%, al carpincho en el 66,7%, a los zorros en el 51,9%, a los armadillos y a la corzuela parda en el 44,4%, al ñandú en el 37,0%, al jabalí el 33,3% y al gato montés en el 25,9% de los sitios muestreados. La actividad del ciervo axis fue principalmente nocturna y crepuscular, mientras que la del jabalí fue casi completamente nocturna. Los carpinchos y las corzuelas pardas tuvieron actividades catemerales. Los zorros, los armadillos y el gato montés muestran mayor actividad durante el ocaso y la noche temprana. El ñandú resultó completamente diurno. El ciervo axis, el carpincho y el jabalí variaron sus patrones de actividad en las distintas estaciones del año mientras que el resto de los taxones no. El solapamiento espacial entre los taxones nativos y las especies exóticas no difirió de lo esperado por azar. Los patrones de actividad diaria de los taxones nativos resultaron significativamente diferentes a los de las especies exóticas menos el del gato montés que resultó igual al de las dos especies exóticas. Contrariamente a lo esperado, los taxones nativos que tuvieron los mismos patrones de actividad que las especies exóticas, no presentaron una segregación espacial. La mayoría de los taxones nativos que compartieron espacios con las especies exóticas, se diferenciaron en los patrones de actividad. A pesar de que las dos especies exóticas invasoras están presentes en el Parque y comparten los mismos lugares con los taxones nativos, no hay evidencias claras de que les causen perjuicios a las nativas en las dimensiones estudiadas.

Palabras claves: Conservación, especies exóticas invasoras, fauna, mamíferos, nicho ecológico, Parque Nacional El Palmar, patrones de actividad diaria, segregación.

## ABSTRACT

Protected areas are spaces of important value, not only because of the goods and services they provide to society, but also because they allow the conservation of biodiversity. For this, it is necessary to avoid processes that threaten their persistence, such as the introduction of invasive species. In order to develop a management plan for invasive alien species, it is necessary to know the biology of the problematic species, monitor its population in time and space, and know its possible interactions with native species. The general objective of this Thesis is to evaluate the spatial and temporal distribution and overlap of native and exotic fauna of medium and large size in El Palmar National Park, Entre Ríos, Argentina. Camera-traps were placed at 27 sites in the Park from April 2017 to March 2019. With an effort of 2673 camera-days, 33.064 records of 9 terrestrial animal taxa were obtained. Eighty percent of these records were of axis deer *Axis axis* and capybara *Hydrochoerus hydrochaeris*, while the remaining twenty percent were records of greater rhea *Rhea americana*, wild boar *Sus scrofa*, gray brocket *Subulo gouazoubira*, Geoffroy's cat *Leopardus geoffroyi*, foxes, armadillos, and inambú *Nothura maculosa* (one record). Axis deer were found in 96.3%, capybara in 66.7%, foxes in 51.9%, armadillos and gray brocket deer in 44.4%, greater rhea in 37.0%, wild boar in 33.3% and Geoffroy's cat in 25.9% of the sites sampled. Axis deer activity was mainly nocturnal and crepuscular, while wild boar activity was almost entirely nocturnal. Capybaras and gray brocket deer had cathemeral activities. Foxes, armadillos and Geoffroy's cat showed greater activity during dusk and early evening. The greater rhea was completely diurnal. Axis deer, capybara and wild boar varied their activity patterns in the different seasons of the year while the rest of the taxa did not. The spatial overlap between native taxa and exotic species did not differ from that expected by chance. The daily activity patterns of the native taxa were significantly different from those of the exotic species except for the Geoffroy's cat, which was the same as those of the two exotic species. Contrary to expectations, native taxa that had the same activity patterns as the exotic species did not show spatial segregation. Most of the native taxa that shared spaces with the exotic species differed in activity patterns. Although the two invasive exotic species are present in the park and share the same places with the native taxa, there is no clear evidence that they cause damage to the native species in the dimensions studied.

Key words: Conservation, invasive alien species, fauna, mammals, ecological niche, El Palmar National Park, daily activity patterns, segregation.

*A un año,  
para el Viejo.*

## AGRADECIMIENTOS

A mi tan querida Facultad de Ciencias Exactas y Naturales por abrirme sus puertas, por ser mi segunda casa durante todos estos años y por facilitarme conocer a un montón de personas tan interesantes. A la Universidad de Buenos Aires y a la educación pública por permitirme tener una formación de calidad, aún en situaciones un poco complicadas.

A mis directoras Isa y Eli por integrarme en este laboratorio y transmitirme tantos conocimientos. A toda la gente del labo, a Rodri, Male, Santi y Mili por estar ahí, bancarme en las desesperaciones y ayudarme siempre que pudieron. A Laura, Lara, Male y Mile por recolectar y procesar los datos que usé para mi tesis. A Aristóbulo Marantas, a la intendencia, guardaparques y brigadistas del Parque Nacional El Palmar por el acompañamiento y apoyo logístico. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a Idea Wild por financiar este proyecto.

A mi mamá y a mi papá que me apoyaron siempre en todas mis decisiones. Gran parte de lo que soy se lo debo a ellos y no se los digo muy seguido. Me acercaron a las bellezas de la naturaleza desde que nací y durante toda la carrera estuvieron con ojos y oídos bien abiertos para escuchar lo que había aprendido ese día aunque no entendieran mucho. Yo ya estoy acostumbrado, pero son dos personas muy geras.

A Enzito y Lari que están desde siempre, escuchando y respondiendo con la palabra justa; que me orientan cuando estoy perdido y me desconectan un poco cuando saben que lo necesito.

Al hermosísimo grupo de Ixs Platys, que desde que los conozco me dan esa cuota de nerdismo que necesito para vivir. Agradezco las risas, los viajes, las millones de horas de estudio y la contención.

A mi otro hermosísimo grupo, la Micro Ofi. Aquel grupo que se formó con algunas personas que estábamos ingresando a la carrera y con otras que la estaban terminando. Compartir tanto tiempo con ellxs fue algo muy especial y que me hizo encarar esta etapa de una manera muy distinta.

A Yae por estar, por escucharme, apoyarme, enseñarme y por ser como es cada día. Estar durante tanto tiempo con alguien que me entienda tanto, hizo que este camino sea más fácil de transitar. Por todo lo que me da y por todo lo que me deja darle.

A mi primo Diego, el primer científico que conocí y quien me enseñó a sorprenderme con todos los detalles de este mundo. A Bartolo, aquel oriundo de las profundidades del Amazonas ecuatoriano, que decidió abrir las puertas de su casa para que otras personas puedan conocer realmente cómo es vivir en la selva. Gracias a estas dos personas decidí estudiar biología y es algo de lo que nunca me voy a olvidar.

Definitivamente sin cualquiera de las personas que nombré (y de tantas otras que seguro no estoy nombrando) no estaría acá ni sería como soy. Gracias.

# ÍNDICE

|  |           |
|--|-----------|
| <b>1. INTRODUCCIÓN</b>                   | <b>8</b>  |
| 1.1. Objetivos                           | 15        |
| 1.2. Hipótesis y predicciones            | 15        |
| <b>2. METODOLOGÍA</b>                    | <b>16</b> |
| 2.1. Área de estudio                     | 16        |
| 2.2. Registro de la fauna                | 17        |
| 2.3. Procesamiento y análisis de datos   | 19        |
| <b>3. RESULTADOS</b>                     | <b>21</b> |
| 3.1. Distribución espacial               | 23        |
| 3.2. Patrones de actividad diaria        | 28        |
| <b>4. DISCUSIÓN</b>                      | <b>39</b> |
| <b>5. BIBLIOGRAFÍA</b>                   | <b>47</b> |
| <b>6. ANEXOS</b>                         | <b>66</b> |
| 6.1. Intensidad de uso                   | 66        |
| 6.2. Curvas de rarefacción y completitud | 67        |

## 1. INTRODUCCIÓN

Las áreas protegidas han experimentado una gran expansión en las últimas décadas, no solo geográfica sino también conceptualmente (Watson et al., 2014). Inicialmente, estas áreas estaban diseñadas casi únicamente para conservar paisajes icónicos y la vida silvestre, pero actualmente además de conservar el patrimonio natural que representa la biodiversidad, se espera que logren un conjunto cada vez más diverso de objetivos económicos y sociales brindando bienes y servicios a la sociedad (Bezaury-Creel, 2009; Watson et al., 2014). Así, la definición de un Área Protegida según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) es un área de tierra o mar especialmente dedicada a la protección y mantenimiento de la diversidad biológica y de los recursos naturales y culturales asociados, y manejada a través de medios legales u otros medios efectivos (IUCN, 1994). Según la Comisión Mundial de Áreas Protegidas dichas áreas se clasifican según el nivel de protección en Reserva Natural Estricta y Parque Nacional, que refieren a áreas administradas principalmente para la conservación de la biodiversidad y, Monumento Natural, Área de Manejo de Hábitat, Paisaje Protegido y Área Protegida con Recursos Manejados, que son áreas administradas principalmente para el uso sustentable de los recursos, con menores grados de restricción que las primeras (Naughton-Treves et al., 2005). En Argentina actualmente existen 49 áreas protegidas terrestres, que ocupan más de 5.000.000 de hectáreas (casi el 2% de la superficie terrestre del país; SIB, 2023).

Para poder conservar la biodiversidad, es necesario evitar los procesos que amenacen su persistencia como la pérdida y fragmentación del hábitat, la caza ilegal y el tráfico de especies, los incendios forestales y/o la presencia de especies exóticas invasoras (Margules & Pressey, 2000). Este último es un problema que está presente en muchos Parques Nacionales de Argentina (Merino et al., 2009), por lo que es necesario generar planes de manejo adecuados. Los objetivos principales de esta clase de manejo involucra prevenir el ingreso de especies exóticas, contener su expansión (si es que ingresaron), y mitigar los daños que puedan ocasionar (si es que efectivamente se establecieron poblaciones, Simberloff et al., 2013). En este último caso, la biología de la especie problemática y el monitoreo de su población en el tiempo y en el espacio son fundamentales para un control efectivo (Sanguinetti & Pastore, 2016).

La amplia variedad de términos y conceptos en la ecología de las invasiones biológicas contribuye sin duda a ralentizar el avance del conocimiento científico (Colautti & MacIsaac, 2004). Por un lado, un mismo término puede ser usado para describir diferentes estados del proceso de invasión; por otro, diferentes términos pueden ser usados para describir el mismo estado de este proceso (Davis & Thompson, 2001). Por esto, es

importante definir cómo se va a utilizar cada término en cada trabajo. En esta Tesis de Licenciatura se utilizarán los conceptos de especie exótica y especie introducida como sinónimos que refieren a una especie que está presente por fuera de su rango geográfico nativo debido a la translocación de individuos por acción del ser humano. También se utilizará el concepto de especie establecida como aquella que está presente por fuera de rango geográfico nativo (no necesariamente translocada por el humano) y que logra sobrevivir y reproducirse sin la ayuda del humano. Finalmente, se va a definir una especie invasora como aquella que amplía su área de distribución geográfica (ocupando regiones en las que antes no estaba presente, sin la necesidad de que la translocación sea mediada por el humano), que se convierte en abundante y que modifica negativamente al ecosistema (Kolar & Lodge, 2001; Zavaleta et al., 2001). Cabe remarcar que, a partir de estas definiciones, pueden existir especies invasoras que no son exóticas debido a que su expansión del área de distribución no fue mediada por el ser humano.

Las expansiones del área de distribución geográfica pueden producirse de varias formas, dependiendo estrechamente del modo de dispersión de los organismos y de la presencia de barreras espaciales (Jaksic & Castro, 2021). Por un lado, el área de distribución puede crecer gradualmente mediante la dispersión a corta distancia, en la que los individuos ocupan progresivamente el espacio a partir del borde de distribución. Por otro lado, si los organismos pueden dispersarse a grandes distancias, la expansión del área de distribución mostrará una dinámica saltacional, de modo que ahora podría crecer desde varios frentes simultáneamente. Por supuesto, ambos tipos de dispersión pueden darse de forma combinada. A su vez, las barreras que impiden la dispersión pueden ser de distinta naturaleza, algunas permeables, otras semipermeables y otras totalmente impermeables (Jaksic & Castro, 2021). Otro factor importante a tener en cuenta es la escala temporal en la que se producen las expansiones de área. Puede tratarse de escalas temporales largas (por ejemplo, miles de años) asociadas, por ejemplo, a cambios en las condiciones geográficas o geológicas que, tras eliminar las barreras físicas, acaban facilitando el crecimiento del rango de dispersión (Jaksic & Castro, 2021). Pero la escala temporal en la que una especie expande su área de distribución también puede ser corta (decenas de años), y esto suele estar relacionado con la translocación de especies que suceden a partir de las actividades de intercambio de bienes y servicios que el ser humano empezó a desarrollar hace tiempo y se fue acrecentando en el Antropoceno (Malhi, 2017). La translocación de especies por el humano puede ser tanto intencional (por ejemplo para la caza o la explotación de cultivos) pero también puede ser involuntaria, como ocurre con muchas especies introducidas accidentalmente (Heywood, 1989). Independientemente del mecanismo, alguna de las

especies exóticas se van a lograr establecer y van a tener la posibilidad de convertirse en invasoras (Kolar & Lodge, 2001; Lockwood et al., 2005). La “Regla de 10” (Williamson & Fitter, 1996), adaptada al proceso de invasión que se explicó anteriormente, postula que una de cada diez especies exóticas logran establecerse y una de cada diez especies establecidas logran convertirse en invasoras (aunque estos valores rondan entre el 5% y el 20% según Williamson, 1999). Es importante entender que, aunque la mayoría de las especies exóticas pueden coexistir con la diversidad de especies nativas, un pequeño número de las primeras puede modificar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas invadidos, a veces con resultados no deseados (Williamson, 1996). Globalmente, la lista de las especies introducidas por humanos va en aumento, y también lo hace el número de especies que se vuelven invasoras y tienen un efecto ecológico, económico y cultural significativo (Mooney & Hobbs, 2000). En Sudamérica, similarmente al resto del mundo, las invasiones biológicas son una seria amenaza contra la biodiversidad y ecosistemas (Vilà et al., 2011) donde ya están establecidas 41 de las 100 especies más invasoras del mundo (Ballari et al., 2016; Speziale et al., 2012). Es relevante remarcar la importancia de la colonización europea en la relación del continente americano con las especies invasoras. Desde dicho evento, que lleva algo más de 500 años, se ha facilitado la llegada de flora y fauna de regiones tan distantes como Europa, Asia, África y Australia (Ballari et al., 2016; Ziller et al., 2005), situación que no podría haber ocurrido sin la ayuda humana. Muchas de estas especies fueron traídas para usarse como ganado, animales de compañía, comensales o para la caza deportiva (Long, 2003). En el caso de los mamíferos en Argentina, el 61% de las especies introducidas se convirtieron en invasoras (Merino et al., 2009), valores lejanos a los esperados por la Regla de 10. Este porcentaje tan alto puede ser debido a la alta proporción de ungulados (50%) entre las especies introducidas en el territorio. Este grupo es particularmente escaso en Sudamérica y en Argentina; y, consecuentemente, estos ungulados exóticos son capaces de utilizar recursos subexplotados, mientras que al mismo tiempo enfrentan presiones más bajas de parásitos, depredadores y enfermedades (Merino et al., 2009). Una consideración adicional es el hecho de que la primera etapa de una invasión biológica consiste en la colonización de nuevos ambientes, lo que exige buenas habilidades de dispersión para el invasor exitoso. En el caso de los ungulados, la mayoría de las especies fueron introducidas como ganado o como recurso cinegético y, en consecuencia, su dispersión se vio directamente favorecida por las actividades humanas. Estos incluían el transporte activo de individuos con la consiguiente creación de nuevos focos de invasión (Merino et al., 2009).

Muchos investigadores perciben las invasiones como acontecimientos intrínsecamente negativos. Este hecho, que fue señalado tempranamente por Rosenzweig

(2001), sigue siendo perceptible en los ámbitos académicos. Davis et al. (2001) identificaron las raíces de esta preconcepción, postulando que se habría gestado bajo la psicología posterior a la Segunda Guerra Mundial, donde el término “invasión” estaba evidentemente asociado al de “amenaza”. Es más probable que los biólogos y las biólogas de la conservación consideren las invasiones como fenómenos perjudiciales, mientras que las personas que gestionan el medioambiente, interesadas en la introducción de una especie para su explotación, lo vean de otro modo. El hecho de que las distintas partes interesadas tengan actitudes y percepciones notablemente diferentes sobre los impactos y beneficios causados por las especies exóticas invasoras debe tenerse en cuenta en cualquier proceso de toma de decisiones relativo a su gestión, especialmente para desarrollar programas educativos e informativos adecuados (García-Llorente et al., 2008). Desde una perspectiva global, parecería prudente considerar las invasiones biológicas como un fenómeno sin valor intrínseco previo. Más bien, sus implicaciones o consecuencias dependerán del marco o contexto en el que se analice el fenómeno (Hettinger, 2001). Por ejemplo, a pesar de que las especies exóticas, una vez establecidas, tienen la capacidad de alterar el ecosistema y reducir la biodiversidad, algunas de ellas tienen usos económicos (Kendle & Rose, 2000). Por ejemplo, el suministro mundial de alimentos se sustenta en casi 20 especies de plantas, la mayoría de las cuales se cultivan lejos de su lugar de origen (Mooney et al., 2005).

Sin embargo, no se puede negar que, aunque se planteen posibles efectos beneficiosos de las especies exóticas invasoras, en general, en el largo plazo, estas invasiones parecerían tener más efectos negativos que positivos. Las invasiones biológicas han sido percibidas como análogas a los desastres naturales y se consideran una de las causas más importantes en la pérdida o cambio global de la biodiversidad (Ricciardi et al., 2011; Sala et al., 2000; Wilcove et al., 1998). Además de la capacidad de desplazar a las especies nativas y de reducir la biodiversidad, desde un punto de vista ecológico, las especies exóticas invasoras tienen la capacidad de causar otros efectos negativos en los ecosistemas como alterar ciclos de nutrientes e incendios (Lovell & Stone, 2006). El impacto de una especie invasora sobre una nueva región depende tanto de la identidad del invasor (factores intrínsecos, por ejemplo el tamaño corporal, locomoción, tasa reproductiva, tamaño de la población) como de la comunidad o ecosistema receptor (factores extrínsecos como por ejemplo, los vectores de transporte, filtros de dispersión local, Valéry et al., 2008). De esta manera, los factores extrínsecos imponen desafíos y oportunidades para las especies invasoras, mientras que las propiedades intrínsecas de los organismos y poblaciones dictan su respuesta a factores extrínsecos a través de mecanismos como la plasticidad fenotípica o la adaptación evolutiva (Simberloff & Rejmánek, 2011).

Los mamíferos son uno de los grupos de invasores biológicos más exitosos, por lo que hay que prestarles particular atención (Jeschke, 2008). Los mamíferos exóticos de Sudamérica representan alrededor del 20% de las introducciones mundiales de mamíferos (Long, 2003) y la mayoría de estas introducciones ocurrieron entre los siglos XVIII y XIX (Novillo & Ojeda, 2008). De las 37 introducciones en Sudamérica, solamente 25 se lograron establecer exitosamente (Long, 2003), y la mayoría de ellas ocupan el cono sur de Argentina y Chile (Novillo & Ojeda, 2008). En ausencia de regulaciones específicas, estas introducciones ocasionaron perjuicios de amplio impacto por la expansión de varias especies, en ciertos casos incontrolables como el jabalí *Sus scrofa* (Barrios-García & Ballari, 2012; Merino et al., 2009; Merino & Carpinetti, 2003), el ciervo colorado *Cervus elaphus* (Flueck, 2010, 2014), el castor *Castor canadensis* (Fasanella et al., 2010), el conejo *Oryctolagus cuniculus* (Bonino & Soriguer, 2009), la liebre *Lepus europaeus* (Bonino et al., 1997), el visón *Neovison vison* (Fasola & Valenzuela, 2014) y la ardilla asiática *Callosciurus* sp. (Guichón & Doncaster, 2008). Actualmente en Argentina hay 23 especies de mamíferos exóticos invasores (Valenzuela et al., 2023). Muchos de los mamíferos introducidos en el país causan impactos negativos tanto en aspectos ambientales como en aspectos económicos y culturales de la región (Ballari et al., 2016; Novillo & Ojeda, 2008; Sanguinetti et al., 2014; Valenzuela et al., 2014). Los daños reportados incluyen cambios en las comunidades de plantas y animales debido al sobrepastoreo (Barrios-García et al., 2012; Relva et al., 2014), depredación, competencia (Ballari et al., 2015a) y transmisión de enfermedades (Flueck & Smith-Flueck, 2012). El hecho de que muchos mamíferos introducidos representen un recurso económico concomitante plantea conflictos de intereses en los que la conservación de la biodiversidad podría verse amenazada. De hecho, los mamíferos invasores introducidos que también son especies de caza, a veces están protegidos por leyes, con el establecimiento de cotas y períodos de caza con el objetivo de mantener y mejorar las poblaciones (Sanguinetti et al., 2014; Speziale et al., 2014). Además, en líneas generales, no existen planes de manejo para la mayoría de las especies exóticas invasoras presentes en Argentina (Lizarralde, 2016). Las liberaciones intencionales, la falta de control y las malas estructuras de los alambrados de los coto de caza facilitan los escapes accidentales de animales y el posterior establecimiento de poblaciones, como ha sucedido con los ungulados invasores en las provincias de La Pampa, Entre Ríos y Neuquén (Ballari et al., 2016; Novillo & Ojeda, 2008).

Las poblaciones de jabalí y de ciervo axis en Argentina están creciendo e invadiendo nuevas áreas (Ballari et al., 2015b; Görtler et al., 2018). Sin embargo, no se han aplicado iniciativas nacionales para controlar sus poblaciones, y se ha encontrado que los esfuerzos

localizados son en su mayoría ineficaces (Ballari et al., 2015a). Ballari y colaboradores (2015a) encontraron que el 54% de las Áreas Protegidas encuestadas aplican algún método de control, aunque estos no fueron llevados a cabo de forma intensiva y sistemática en el marco de un plan de manejo bien consolidado (Ballari, 2014; Ballari et al., 2015a). Uno de los pocos ejemplos de gestión eficaz se desarrolla en el Parque Nacional El Palmar donde, desde 2006, se lleva a cabo un plan de control con remoción letal de individuos para reducir la abundancia tanto del jabalí como del ciervo axis (Gürtler et al., 2017). El método de caza utilizado es con armas de fuego, no selectivo y a partir de plataformas de caza elevadas. Se utilizan cebos de maíz para el jabalí y cebos de sal para el ciervo axis. En cuanto a los resultados del plan de manejo de jabalíes, se logró disminuir la abundancia de esta especie exótica (Gürtler et al., 2017, 2018) y eso podría disminuir sus impactos negativos sobre renovales de palma yatay (*Butia yatay*) y el enraizamiento del suelo del Parque (Ballari, 2014). Sin embargo, aunque el número de ciervos axis cazados por año ha crecido, el plan fracasó con esta especie cuya abundancia relativa siguió creciendo a lo largo de la década (Gürtler et al., 2018).

Cuando una especie exótica convive con especies nativas con las que comparte recursos o dimensiones similares de sus nichos ecológicos, puede generar la aparición de nuevas interacciones de competencia interespecífica (Mooney & Cleland, 2001). El concepto de nicho ecológico se define como un volumen n-dimensional, donde n es el número de dimensiones que componen el nicho (Hutchinson, 1957). Según el principio de exclusión competitiva, se predice que las especies con un nicho ecológico similar no pueden coexistir indefinidamente sin ejercer una fuerte competencia entre sí, ya que esto resultaría en la potencial extinción local de una de las especies (Hardin, 1960; Macarthur & Levins, 1967). Es más, la competencia interespecífica o intergremial es una de los mayores determinantes de la diversidad de una comunidad (Jaksic, 2007). Estas nuevas interacciones se pueden evidenciar en una reducción de la riqueza y abundancia de especies nativas (Blackburn et al., 2004; Gaertner et al., 2009) pero también a través de diferenciaciones morfológicas, variaciones en la distribución (Cruz et al., 2018) o cambios comportamentales (Di Bitetti et al., 2009). En cuanto a las variaciones en la distribución, las especies más grandes y dominantes pueden excluir a las más pequeñas o subordinadas de su territorio a través de la competencia por interferencia. Por su parte, las especies más pequeñas o subordinadas suelen ser desplazadas a hábitats subóptimos, como entornos degradados y menos productivos o aquellos con mayor impacto antropogénico (Polis et al., 1989; Steinmetz et al., 2013; Tannerfeldt et al., 2002). Además, otro posible resultado de la competencia interespecífica es la generación de cambios comportamentales como la segregación

temporal. Esto ocurre cuando una especie subordinada involucrada en una relación competitiva ajusta su patrón de actividad diaria para evitar encuentros con especies dominantes. La intensidad de la competencia aumenta a medida que aumenta la similitud eco-morfológica o la proximidad filogenética entre las especies competidoras (Begon et al., 1988; Di Bitetti et al., 2009; Loveridge & Macdonald, 2003) debido a que los nichos ecológicos son cada vez más similares. Entonces, para poder coexistir, las especies simpátricas y filogenéticamente próximas deben reducir su superposición en al menos una dimensión de su nicho ecológico (Schoener, 1974). La segregación de nicho entre dos especies competitivas es multidimensional, siendo la espacial, la trófica y la temporal las dimensiones de nicho más comúnmente estudiadas (Caruso et al., 2020; Schoener, 1974). Varios estudios han demostrado que una gran superposición en una dimensión del nicho se acompaña de evitación en otra dimensión (Luo & Fox, 1996; Stewart et al., 2002; Wei et al., 2000).

## **1.1. Objetivos**

En base a lo anteriormente expuesto, el objetivo general de este trabajo es evaluar la distribución y superposición espacial y temporal de la fauna nativa y exótica de mediano y gran tamaño en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina con el fin de considerar potenciales interacciones negativas entre ellos.

Los objetivos específicos son:

1. Describir la distribución espacial de la fauna de mediano y gran tamaño (mayor a 2 kilogramos) del Parque Nacional El Palmar.
2. Analizar la superposición espacial entre las especies exóticas y nativas
3. Registrar los patrones de actividad de la fauna de mediano y gran tamaño del Parque Nacional El Palmar y examinar las variaciones estacionales en dichos patrones.
4. Analizar la superposición en los horarios de actividad entre las especies exóticas y nativas.
5. Determinar el establecimiento de las especies presentes en el Parque Nacional El Palmar mediante el registro de crías.

## **1.2. Hipótesis y predicciones**

La hipótesis de este trabajo es:

- Para evitar la competencia por interferencia con especies exóticas invasoras, las especies nativas segregan, al menos, una de las dimensiones de su nicho.

Y sus predicciones son:

1. Los taxones nativos que tengan patrones de actividad diaria similares a los de los exóticos, se diferenciarán en su distribución espacial.
2. Los taxones nativos que tengan distribuciones espaciales similares a las de los exóticos, se diferenciarán en sus patrones de actividad diaria.

## **2. METODOLOGÍA**

### **2.1. Área de estudio**

El Parque Nacional El Palmar (PNEP) se encuentra ubicado en el centro-este de la provincia de Entre Ríos, Argentina (31°51' Sur, 58°17' Oeste) en el departamento de Colón. Fue creado en el año 1965 mediante la Ley N° 16.802 con el objetivo de conservar un sector representativo de los extensos palmares de *Butia yatay*. El área comprende una superficie de 8.500 hectáreas (Expediente N° 12391/11). Pertenece al Sistema de Áreas Protegidas Nacionales de la República Argentina bajo la dirección de la Administración de Parques Nacionales (APN, Ley N° 22.351 Parques Nacionales, Monumentos Naturales y Reserva Nacionales, Plan de gestión de APN, 2015). Los dos principales cuerpos de agua dentro de esta Área Protegida son el Arroyo El Palmar (que llega hasta la Ruta 14, Figura 1) y el Arroyo Los Loros (en la zona Norte del Parque, Figura 1).

El clima es templado-húmedo de llanura. La temperatura media anual es de 17.9° C y varía entre 24.8° C en enero y 11.7° C en junio, con una amplitud térmica de 13.1° C. El valor medio anual de las precipitaciones es de 1.200 mm (Plan de gestión APN, 2015). Según la clasificación de Köppen-Geiger, el clima es templado, sin época seca y con un verano caluroso (tipo Cfa según Peel et al., 2007).

Mediante el análisis de la heterogeneidad fisonómico-funcional de la vegetación del Parque Nacional El Palmar de Ruiz Selmo et al. (2007), se tipificaron 11 comunidades vegetales: selva en galería (648 ha), bosque xerófilo (137 ha), monte (699 ha), arenal (7 ha), pastizal abierto (394 ha), pastizal semidenso (774 ha), pastizal denso (2963 ha), pajonal (816 ha), palmar denso (647 ha), palmar semidenso (895 ha) y palmar abierto (695 ha) (Figura 1). Si bien con densidades muy variables, en todas ellas aparece la palmera *Butia yatay* como un componente conspicuo de la vegetación (Batista et al., 2014). Según este ordenamiento, la fisonomía que caracteriza al PNEP es el pastizal y el palmar de *yatay* (*Butia yatay*), con una variada proporción de leñosas arbustivas y arbóreas (Batista et al., 2014). En las zonas altas predominan los pastizales puros casi sin palmeras. En las zonas intermedias predominan los palmares con densidades variables. En las áreas bajas e inundables aparecen los pajonales, los que constituyen pastizales hidrófilos (Plan de gestión de APN, 2015).

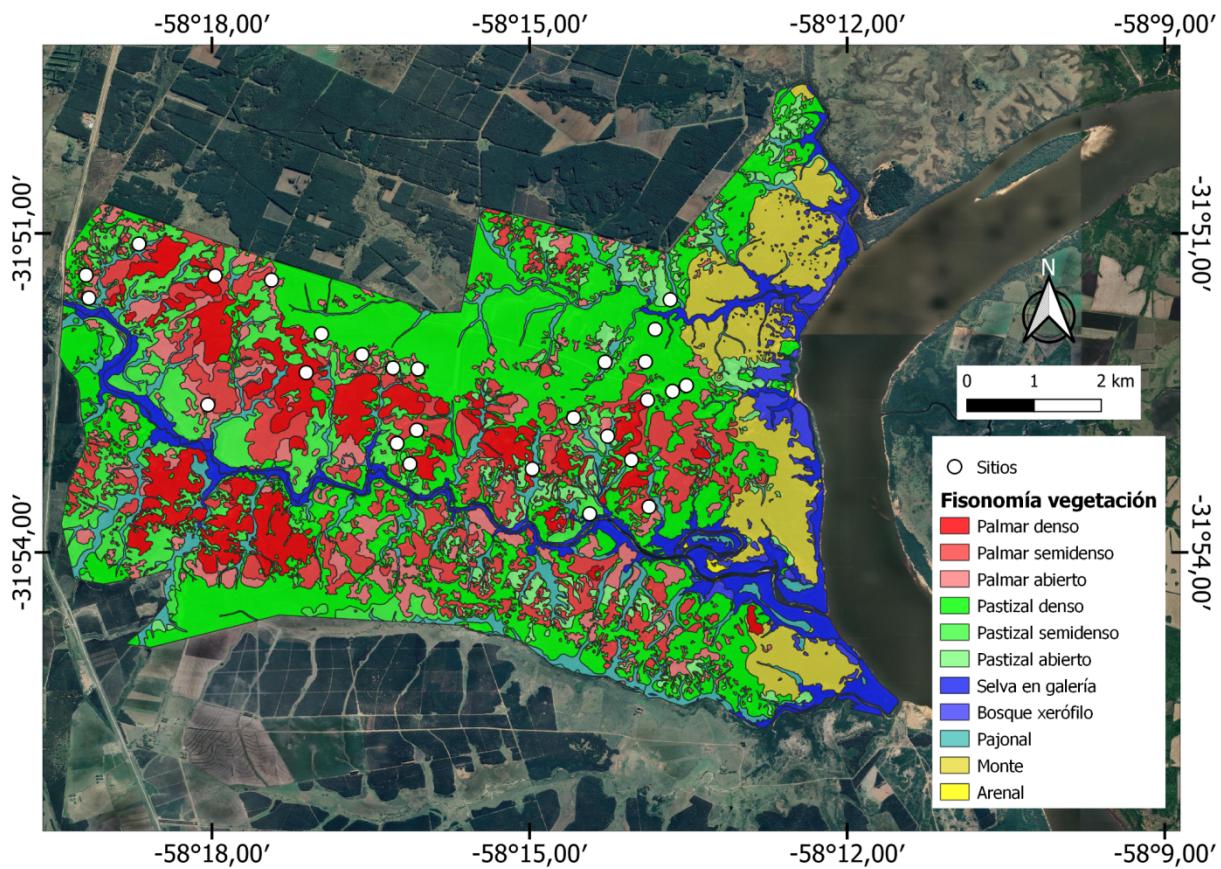


Figura 1: Fisonomía vegetal y ubicación de los sitios estudiados del Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

Adaptado de Ruiz Selmo, 2007.

El Parque cuenta con 23 especies de anfibios (seis familias), 275 especies de aves (13 órdenes y 40 familias), 48 especies de peces, 35 especies de reptiles y 42 especies de mamíferos (siete órdenes y 19 familias), tanto nativas como exóticas (Plan de gestión de APN, 2015). De los mamíferos nativos se destaca el carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, la vizcacha *Lagostomus maximus*, la mulita chica *Dasyurus hybridus*, el tuco tuco *Ctenomys rionegrensis*, la corzuela parda *Subulo gouazoubira* y el zorro de monte *Cerdocyon thous* (Plan de gestión de APN, 2015). En cuanto a su fauna exótica, hay dos grandes mamíferos invasores: el jabalí *Sus scrofa* y el ciervo axis *Axis axis*. El jabalí fue introducido en Entre Ríos en la década de 1950. Uno de los primeros datos de presencia de jabalí en el PNEP es del año 1976 (Crespo, 1982). El ciervo axis fue llevado a la región en 1930 cuando fue liberado en la estancia La Barra de San Juan, Uruguay. Habría cruzado el río Uruguay alrededor de 1988 e ingresado al Parque Nacional El Palmar (Muzzachiodi, 2007).

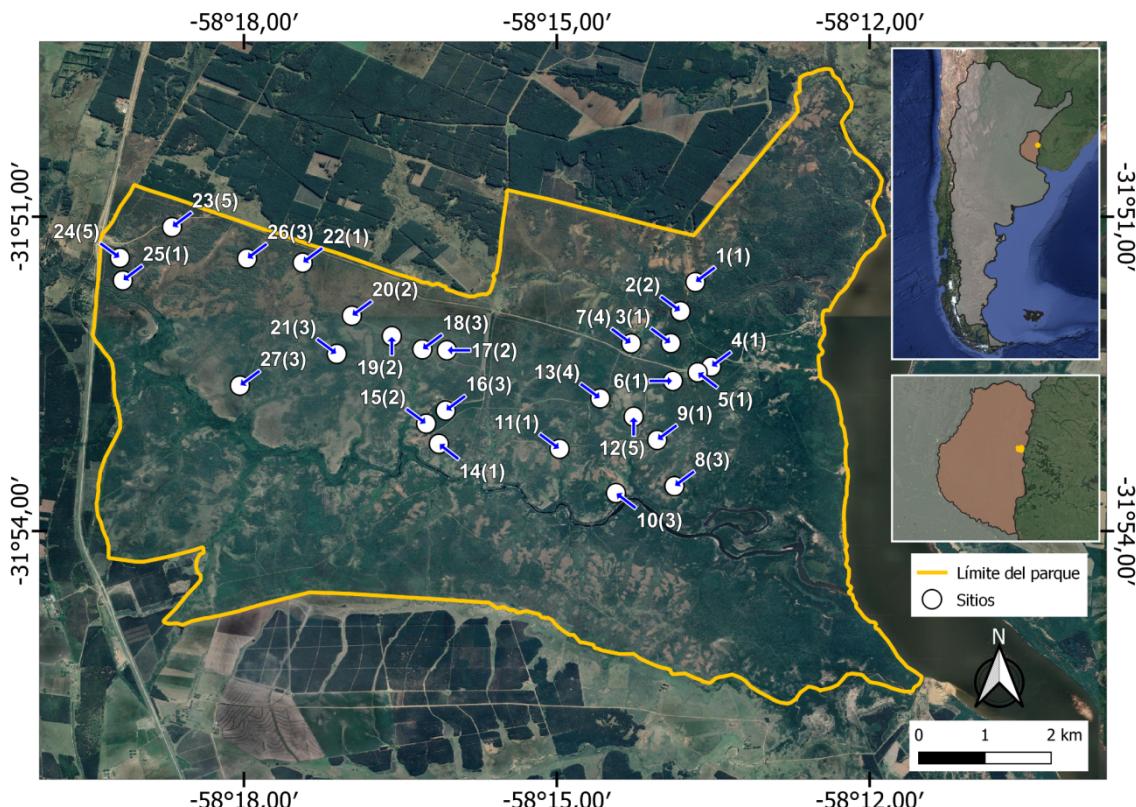
## 2.2. Registro de la fauna

Se estudiaron 27 sitios del PNEP mediante la instalación de siete a 13 cámaras-trampa en forma simultánea desde abril de 2017 hasta marzo de 2019 (Tabla 1 y Figura 2). Cada sitio

fue relevado entre una y cinco veces (muestreos, Figura 2). La ubicación de los sitios fue al norte del Arroyo El Palmar cerca de las carreteras, caminos y cortafuegos (debido a un tema logístico) de modo tal de abarcar el mayor área posible incluyendo los distintos tipos de vegetación presente en el área de estudio (Figura 1).

Tabla 1: Fecha de inicio y de finalización del funcionamiento de las cámaras-trampa, esfuerzo de muestreo y la cantidad de sitios donde se colocaron cámaras en cada muestreo en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

| Muestreo | Primer registro | Último registro | Días-cámara | Cantidad de sitios |
|----------|-----------------|-----------------|-------------|--------------------|
| 1        | 27/4/2017       | 24/5/2017       | 88          | 7                  |
| 2        | 25/7/2017       | 30/8/2017       | 97          | 7                  |
| 3        | 1/11/2017       | 6/12/2017       | 142         | 7                  |
| 4        | 10/2/2018       | 13/3/2018       | 152         | 7                  |
| 5        | 27/4/2018       | 25/7/2018       | 873         | 13                 |
| 6        | 27/7/2018       | 15/10/2018      | 681         | 13                 |
| 7        | 2/12/2018       | 7/3/2019        | 640         | 13                 |



El esfuerzo total de muestreo fue de 2673 días-cámara, con 687 días-cámara en otoño, 905 días-cámara en invierno y 1081 días-cámara en primavera-verano. La distancia mínima entre sitios fue de 229 metros (entre los sitios 4 y 5) mientras que la distancia máxima fue de 9,13 kilómetros (entre los sitios 4 y 24, Figura 2). Las distancias entre sitios fueron calculadas con la página <https://www.sunearthtools.com/es/tools/distance.php>.

### **2.3. Procesamiento y análisis de datos**

Se identificó la fauna registrada en las fotos provenientes de las cámaras-trampa por medio de una inspección visual foto por foto. Se etiquetaron las fotos según la especie (o taxón, cuando la especie no fue posible), utilizando el programa digiKam 7.2.0 (digiKam Development Team, 2021).

Para todos los análisis se definió la presencia de un taxón en un lugar y momento determinado como el registro del taxón en una foto, independientemente de la cantidad de individuos.

Dos registros de una misma especie se consideraron independientes si la diferencia entre fotos era de 60 minutos o más (Di Bitetti et al., 2014; Jiménez et al., 2010; Zúñiga & Sandoval, 2020). Los patrones de actividad se analizaron a partir de histogramas radiales utilizando únicamente los registros independientes.

Como la riqueza de cada sitio depende fuertemente del tamaño de la muestra, para poder comparar la riqueza entre sitios con distinta cantidad de muestreos se realizaron curvas de rarefacción y curvas de completitud (Chao & Jost, 2012) con la página <https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>. Para poder hacer dicha comparación, se utilizó la riqueza estimada por sitio a una completitud del 0,9. Las curvas de rarefacción sirven para expresar la acumulación de especies observadas y estimadas de acuerdo a los individuos registrados en cada sitio (Mendoza Sáenz et al., 2017) mientras que las curvas de completitud sirven para observar si el número de individuos registrados en cada uno de los sitios fue suficiente para describir de manera adecuada la comunidad (Chao & Jost, 2012).

Para evaluar los patrones de actividad se contemplaron tres categorías horarias: diurno, nocturno y crepuscular. Para definir estas categorías se realizó una búsqueda del horario del amanecer y atardecer en todas las fechas de cada muestreo en la página <https://sunrise.maplogs.com>. Una hora fue marcada como diurna si en todas las fechas del muestreo fue de día. De la misma manera, una hora fue marcada como nocturna si en todas las fechas del muestreo fue de noche. Se determinó como crepuscular al resto de las horas, dividiendo en amanecer o atardecer según corresponda.

Para determinar si las diferencias entre los patrones de actividad de las distintas estaciones del año (otoño, invierno y primavera-verano) resultaron significativas, se realizó el test de homogeneidad de Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet, 1981; Mardia, 1972; Mendoza Sagrera, 2020).

Se evaluó el solapamiento espacial entre los taxones nativos y exóticos registrados en el trabajo utilizando el índice de Morisita-Horn (o índice de Morisita simplificado, Krebs, 2014).

Se evaluó la superposición en los patrones de actividad entre cada una de las especies exóticas con el resto de los taxones nativos por medio del coeficiente de solapamiento Dhat. El coeficiente Dhat es una medida cuantitativa que va de 0 (no hay solapamiento) a 1 (patrones de actividad idénticos). Se utilizó el Dhat1 cuando el tamaño de la muestra más pequeña era menor a 50 observaciones, y el Dhat4 cuando el tamaño de la muestra más pequeña era mayor o igual a 50 observaciones (Meredith & Ridout, 2021; Schmid & Schmidt, 2006). Para detectar si los patrones de actividad entre cada par de especies difieren significativamente entre sí, se utilizó el test de Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet, 1981).

Se procesaron, analizaron y graficaron los datos de los taxones que tuvieron 10 o más registros con los paquetes *camtrapR* 2.2.0 (Niedballa et al., 2016), *lubridate* 1.9.0 (Grolemund & Wickham, 2011), *overlap* 0.3.4 (Ridout & Linkie, 2009), *dplyr* 1.0.10 (Wickham et al., 2022a), *tidyverse* 1.3.2 (Wickham et al., 2019), *ggtext* 0.1.2 (Wilke & Wiernik, 2022), *rphylopic* 0.3.0 (Chamberlain & Miller, 2020), *cowplot* 1.1.1 (Wilke, 2020), *png* 0.1-8 (Urbanek, 2022), *magick* 2.7.3 (Ooms, 2021), *iNEXT* (Hsieh et al., 2016), *circular* 0.4-95 (Lund et al., 2022) y *spaa* 0.2.2 (Zhang, 2016) utilizando RStudio 2022.07.02 (RStudio Team, 2022) como entorno de desarrollo integrado de R 4.2.2 (R Core Team, 2022).

Se utilizó el programa QGis 3.22.10-Białowieża (QGis Development Team, 2021) para visualizar la ubicación de los sitios estudiados y su contexto espacial.

### **3. RESULTADOS**

Con un esfuerzo de 2673 días-cámara se obtuvieron un total de 214.826 fotos. Se identificaron 9 taxones animales en 33.064 registros (15,4% del total), siendo 2.829 los independientes (8,6% de los registros de fauna).

El 44,29% de los 2.829 registros independientes fueron de ciervo axis *Axis axis* (Orden Artiodactyla, familia Cervidae), 35,03% fueron de carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris* (Orden Rodentia, familia Caviidae), 5,19% fueron de ñandú *Rhea americana* (Orden Struthioniformes, familia Rheidae), 4,91% fueron de armadillos (Orden Cingulata), 4,84% fueron de zorros (Orden Canidae), 3,00% fueron de jabalí *Sus scrofa* (Orden Artiodactyla, familia Suidae), 1,66% fueron de corzuela parda *Subulo gouazoubira* (Orden Artiodactyla, familia Cervidae, hasta hace poco conocida como *Mazama gouazoubira* (Bernegossi et al., 2022)), 1,03% fueron de gato montés *Leopardus geoffroyi* (Orden Carnivora, familia Felidae) y 0,04% fueron de inambú *Nothura maculosa* (Orden Tinamiformes, familia Tinamidae) (Figura 3). Los cingulados y los cánidos fueron identificados hasta el nivel de Orden (no se logró identificar a nivel de especie).



Figura 3: Registros de los taxones encontrados en este estudio en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.  
 (A) ciervo axis *Axis axis*, (B) carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, (C) ñandú *Rhea americana*, (D) cingulados, (E) cánidos, (F) jabalí *Sus scrofa*, (G) corzuela parda *Subulo gouazoubira*, (H) gato montés *Leopardus geoffroyi*.

### 3.1. Distribución espacial

Los ciervos axis estuvieron presentes en casi la totalidad de los sitios (96,3%), los carpinchos en el 66,7%, los zorros en el 51,9%, los armadillos y las corzuelas pardas en el 44,4%, los ñandúes en el 37,0%, los jabalíes en el 33,3% y, por último, los gatos montés estuvieron presentes en el 25,9% de los sitios (Figura 4). La riqueza media observada por sitio resultó ser de 4,00 taxones con un desvío estándar de 2,45 taxones, un máximo de 8 taxones (sitios 13, 18 y 24, Figuras 2 y 3) y un mínimo de 0 (sitio 25, Figuras 2 y 3). La riqueza media estimada (a completitud 0,9) resultó ser de 2,65 taxones, con un desvío de 1,38 taxones, un máximo de 5,83 taxones (sitio 11, Figura 2 y 4) y un mínimo de 0 taxones (sitio 25, Figura 2 y 4).

No se registró un patrón espacial respecto a la distribución de los valores de riqueza estimada a un 0,90 de completitud, intercalándose sitios con niveles mayores, medios y bajos a lo largo de todo el área (Figura 5).

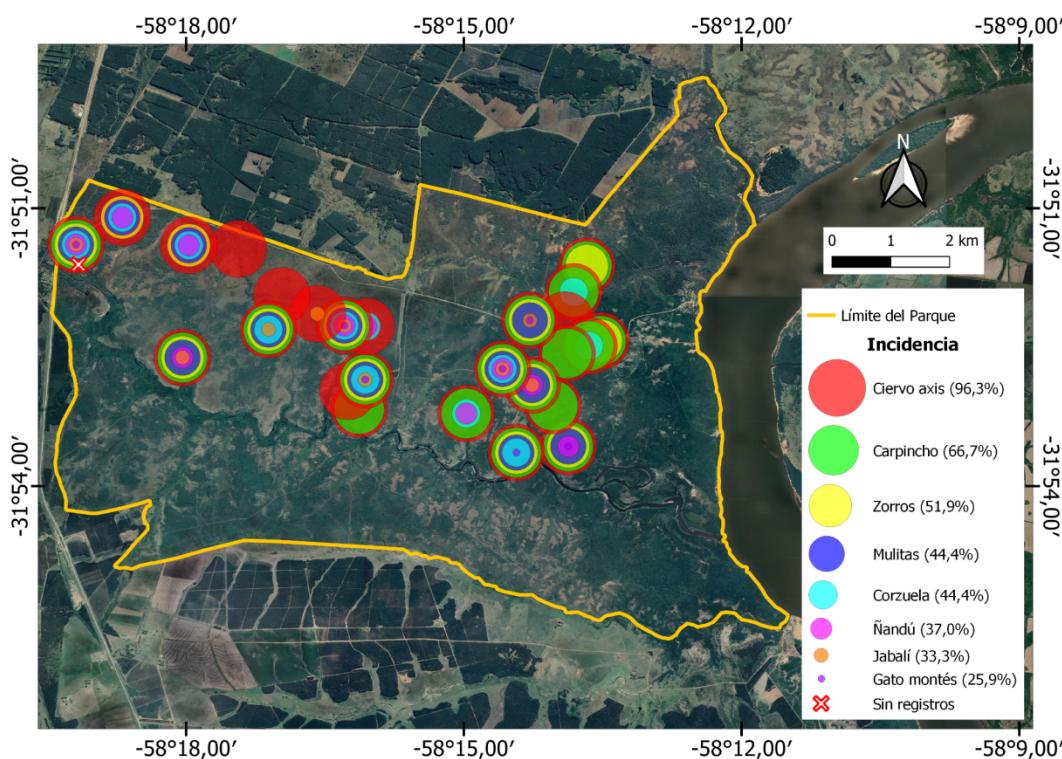


Figura 4: Taxones observados (ver colores) en cada sitio estudiado del Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. El tamaño de los círculos para cada especie está ordenado según el porcentaje de sitios con presencia de esa especie (valor entre paréntesis en la leyenda). Un sitio identificado con una X, se debe a que no se observó ninguna especie.

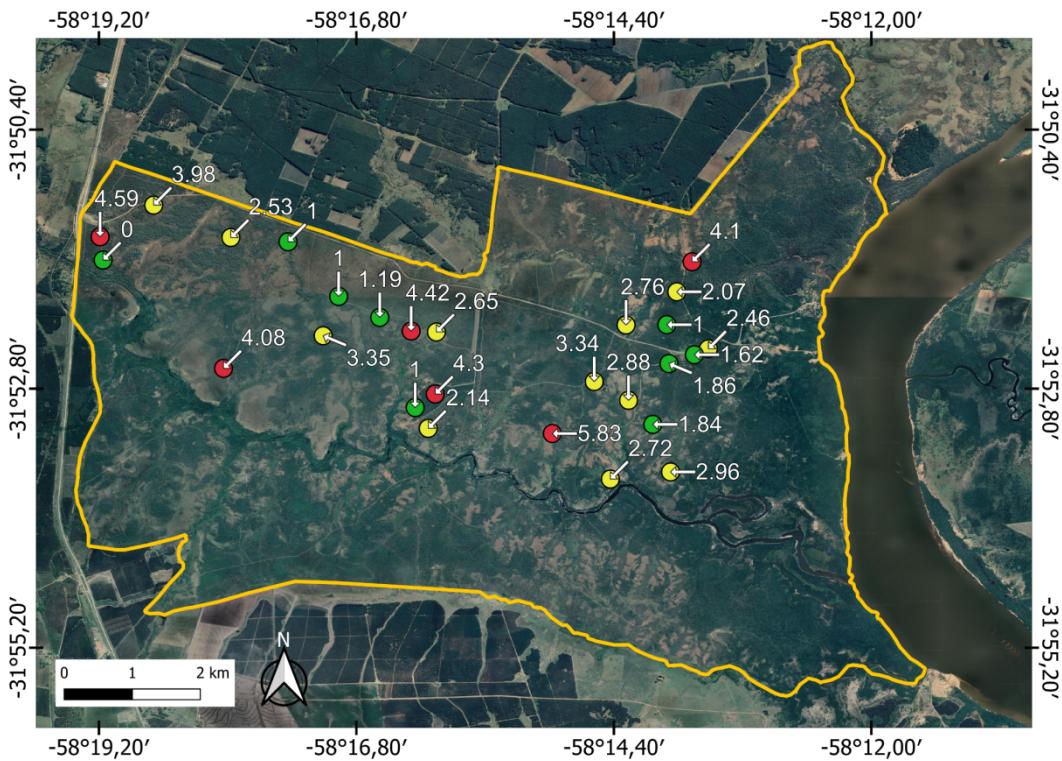


Figura 5: Riqueza estimada a completitud 0,9 mediante curvas de rarefacción y completitud en cada sitio estudiado del Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. Se observan los sitios con riqueza estimada baja (0 a 2 taxones, verde), riqueza estimada intermedia (2 a 4 taxones, amarillo) y riqueza estimada alta (4 o más taxones, rojo).

El ciervo axis *Axis axis* (Erxleben, 1777) estuvo presente en el 100% de los muestreos en 21 de los 26 sitios donde se registró. En los 5 restantes, estuvo presente en al menos el 50% de los muestreos por sitio (sitios 2, 8, 12, 19 y 20, Figuras 2 y 6A). Se observaron crías de ciervo axis en las fotos.

En 14 de los 18 sitios donde se registró al carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus, 1766), se lo encontró en el 100% de los muestreos. En los 4 restantes, se lo encontró en al menos el 50% de los muestreos por sitio (sitios 2, 8, 21 y 24, Figuras 2 y 6B). Hay una zona en el centro y noroeste del Parque donde no se registraron carpinchos (sitios 19, 20, 22, 23, 25 y 26, Figuras 2 y 6B). Se registraron crías de carpincho (un máximo de cuatro crías por registro).

De los 10 sitios donde se registró al ñandú *Rhea americana* (Linnaeus, 1758), en cinco se lo registró en el 100% de los muestreos por sitio (sitios 11, 17, 18, 26 y 27, Figuras 2 y 6C). De los cinco sitios restantes, solo en uno se lo registró en más del 50% de los muestreos por sitio. No se registró esta especie en la mayoría de los sitios de la zona noreste ni en los sitios del centro más próximos al arroyo. Se registraron crías de ñandú.

En un único sitio se registró la presencia de armadillos en el 100% de los muestreos (sitio 16, Figuras 2 y 6D). De los 11 sitios restantes, en cuatro se lo registró en más del 50%

de los muestreos. No se registró la presencia de cingulados en algunos sitios del noreste y algunos sitios del centro. No se registraron crías de armadillos.

A los zorros se los encontraron en el 100% de los muestreos por sitio en cuatro sitios (1, 4, 10 y 27, Figuras 2 y 6E). En otros cuatro se lo encontró en más del 50% de los muestreos. No se registraron zorros en algunos sitios de la zona este y en algunos sitios de la zona centro (2, 3, 5, 6 y 9, Figura 2 y 6E). No se identificaron crías de zorros.

De los nueve sitios donde se registró al jabalí *Sus scrofa* Linnaeus, 1758, en solo dos se lo registró en el 100% de los muestreos (sitios 16 y 21, Figuras 2 y 6F). En cuatro sitios se lo encontró en, al menos, el 50% de los muestreos (sitios 7, 13, 18 y 19, Figuras 2 y 6F). No se lo registró en la mayoría de los sitios del este ni en la mayoría de los del oeste. Se pudieron observar crías de jabalí.

En tres de los doce sitios donde se registró la presencia de la corzuela parda *Subulo gouazoubira* (G. Fischer [von Waldheim], 1814), se la encontró en el 100% de los muestreos (sitios 5, 11 y 16, Figuras 2 y 6G). En otros cinco sitios se la registró en al menos el 50% de los muestreos (sitios 2, 13, 17, 23 y 24, Figuras 2 y 6G). No se la encontró en varios sitios del este ni en algunos del centro. No se registraron crías de este cérvido nativo.

Finalmente, el gato montés *Leopardus geoffroyi* (d'Orbigny & Gervais, 1844) fue la especie con menor cantidad de sitios con registros. De los siete sitios con presencia de esta especie, en solo uno (sitio 16, Figuras 2 y 6H) se lo registró en el 100% de los muestreos. En cuatro se lo registró en al menos el 50% de los muestreos (sitios 8, 10, 13 y 24, Figuras 2 y 6H). No se lo registró en la mayoría de los sitios del este ni en la mayoría de sitios del oeste. No se registraron crías de estos felinos.

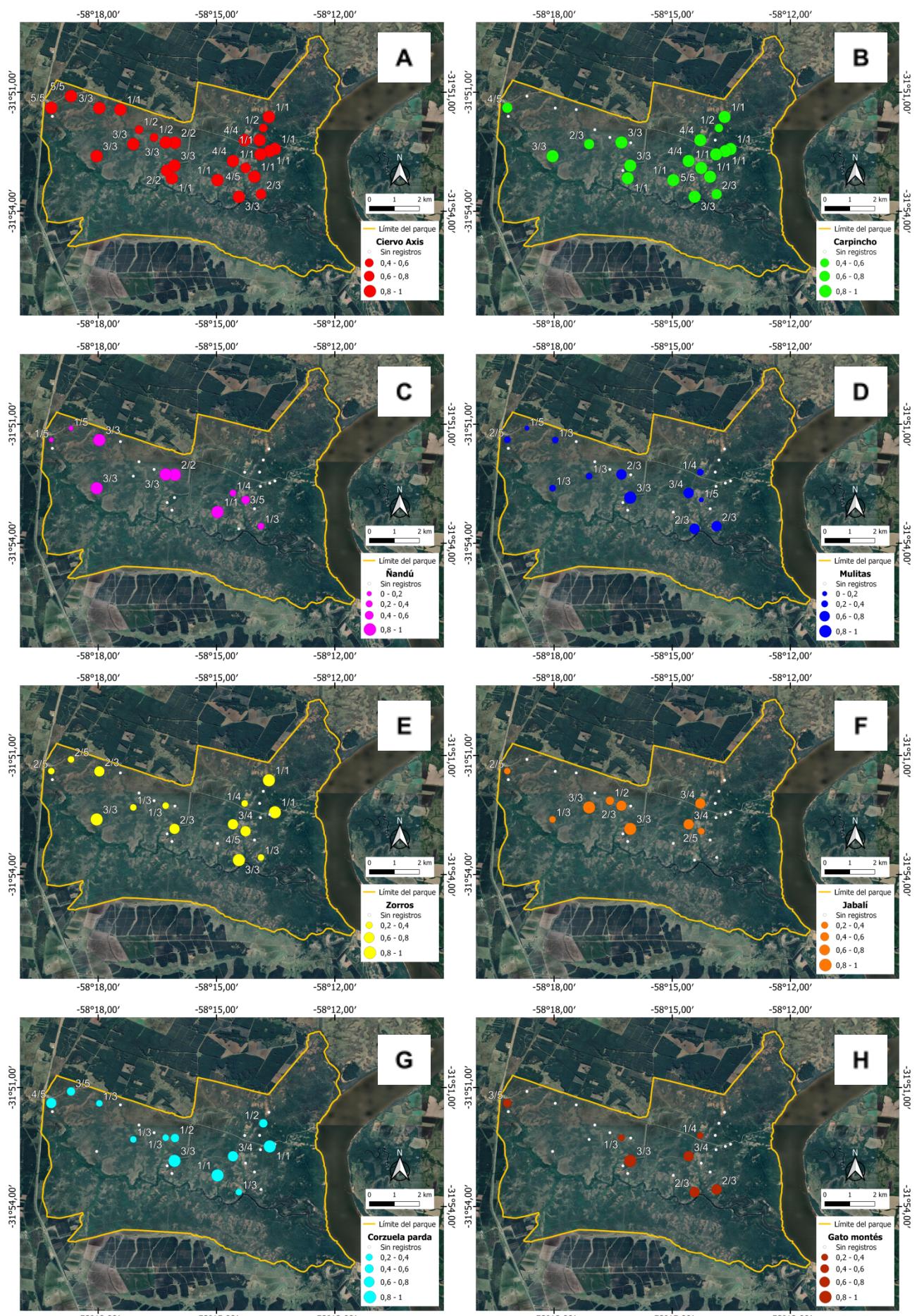


Figura 6: Fracción de muestrados y sitios en los que se detectó al (A) ciervo axis *Axis axis*, (B) carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, (C) ñandú *Rhea americana*, (D) cingulados, (E) cánidos, (F) jabalí *Sus scrofa*, (G) corzuela parda *Subulo gouazoubira*, (H) gato montés *Leopardus geoffroyi* en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

Muchas especies comparten los mismos sitios (Figura 4 y Tabla 2) siendo la superposición espacial entre las especies nativas y exóticas no diferente a lo esperado por azar (Tabla 2). No se pudo estimar la proporción de sitios compartidos esperadas por azar para el gato montés debido a la baja cantidad de registros. Sin embargo, los valores observados son 0,344 con el ciervo axis y 0,212 con el jabalí.

Tabla 2: Cantidad de sitios usados por las especies exóticas y los taxones nativos, solapamiento observado y estimado (índice de Morisita-Horn), con su desvío estándar y su intervalo de confianza para todos los pares de especies de mediano y gran tamaño presentes en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos Argentina.

| Taxón 1     | Taxón 2        | Cantidad  | Cantidad  | Cantidad de | Solapamiento | Solapamiento | Desvío   | Límite   | Límite   |
|-------------|----------------|-----------|-----------|-------------|--------------|--------------|----------|----------|----------|
|             |                | de sitios | de sitios | sitios      |              |              |          |          |          |
|             |                | Taxón 1   | Taxón 2   | compartidos | observado    | estimado     | estándar | inferior | superior |
| Ciervo axis | Carpincho      | 26        | 18        | 18          | 0,514        | 0,538        | 0,104    | 0,342    | 0,748    |
| Ciervo axis | Ñandú          | 26        | 10        | 10          | 0,295        | 0,310        | 0,138    | 0,058    | 0,585    |
| Ciervo axis | Armadillos     | 26        | 12        | 12          | 0,326        | 0,350        | 0,102    | 0,164    | 0,562    |
| Ciervo axis | Zorros         | 26        | 14        | 14          | 0,260        | 0,312        | 0,116    | 0,117    | 0,559    |
| Ciervo axis | Corzuela parda | 26        | 12        | 12          | 0,370        | 0,384        | 0,107    | 0,180    | 0,598    |
| Jabalí      | Carpincho      | 9         | 18        | 8           | 0,192        | 0,230        | 0,144    | 0,038    | 0,583    |
| Jabalí      | Ñandú          | 9         | 10        | 5           | 0,371        | 0,349        | 0,245    | 0,003    | 0,814    |
| Jabalí      | Armadillos     | 9         | 12        | 8           | 0,537        | 0,542        | 0,176    | 0,107    | 0,849    |
| Jabalí      | Zorros         | 9         | 14        | 8           | 0,079        | 0,118        | 0,102    | 0,022    | 0,411    |
| Jabalí      | Corzuela parda | 9         | 12        | 5           | 0,260        | 0,285        | 0,133    | 0,058    | 0,583    |
| Jabalí      | Ciervo axis    | 9         | 26        | 9           | 0,306        | 0,322        | 0,110    | 0,128    | 0,562    |

El ciervo axis estuvo presente en todos los sitios por lo que se superpone espacialmente con todos los taxones nativos. Igualmente, el solapamiento espacial entre este ciervo y los taxones nativos no fue diferente a la esperada por azar (Tabla 2). El solapamiento espacial entre el jabalí y los taxones nativos no fue diferente a la esperada por azar (Tabla 2).

### **3.2. Patrones de actividad diaria**

De los 16.015 registros de ciervo axis, el 7,82% fueron independientes (Figuras 7A y 19A, Anexo I). Se detectó que esta especie se movía en grupo, los registros muestran de uno a seis individuos aunque, en los registros con uno o pocos individuos, generalmente parecía que formaba parte de un grupo (esto se pudo detectar por los registros instantáneamente anteriores y posteriores). La actividad de esta especie fue principalmente crepuscular y nocturna, con pocos registros durante el día (Figura 7A). Se observaron tres picos de actividad, uno entre las 18 hs y las 21 hs, otro pico entre las 00 hs y las 03 hs y otro más pequeño entre las 05 hs y las 06 hs.

El 6,84% de los 14.490 registros de carpincho resultaron independientes (Figuras 7B y 19B, Anexo I). Se detectó que esta especie se mueve tanto de manera solitaria como en grupo (dos, tres, cuatro o hasta cinco individuos). Se identificó un grupo de 10 individuos aunque no se hayan registrado a todos los individuos en una misma foto. Se obtuvieron registros de esta especie en las 24 horas, por lo que se puede considerar que tiene un patrón de actividad catemeral, aunque hay mayor cantidad de registros durante las horas del alba y del ocaso (Figura 7B).

De los 1032 registros de ñandú, un 14,2% resultaron independientes (Figuras 7C y 19C, Anexo I). Aunque la mayoría de los registros de esta especie tuvo uno o dos individuos, en algunos se observaron tres, cuatro o hasta cinco individuos moviéndose en grupo. Además, en los registros de uno o dos individuos parecerían haber indicios de ser parte de un grupo más grande. El patrón de actividad observado es principalmente diurno con algunos registros en el amanecer y en el atardecer (Figura 7C).

El 32,5% de los 428 registros de cingulados resultaron independientes (Figuras 7D y 19D, Anexo I). En todos los registros en los que se detectó un armadillo, éste estaba solo, lo que podría significar que este taxón tiene un movimiento solitario en el Parque. El patrón de actividad observado refleja que casi la totalidad de los registros fueron durante el atardecer y la noche temprana (entre las 17 hs y las 21 hs) aunque se obtuvieron registros durante la noche más tardía (Figura 7D).

De los 328 registros de cánidos, un 41,8% de los registros resultaron independientes (Figuras 7E y 19E, Anexo I). Todos los registros muestran a uno o dos individuos, dando indicios de que son solitarios. La mayoría de los registros de este taxón se obtuvieron durante el atardecer y la noche temprana (entre las 18 hs y las 22 hs) aunque hay registros en todas las horas del día (Figura 7E). El pico que se observa entre las 00 hs y la 01 hs que corresponden a registros de distintos sitios y días pero todos entre mayo y octubre del 2018.

El 17,5% de los 486 registros de jabalíes resultaron independientes (Figuras 7F y 19F, Anexo I). La mayoría de las fotos de jabalíes muestran un solo individuo aunque se observan indicios de movimiento en grupo como fotos consecutivas con distintos individuos caminando en la misma dirección. Sin embargo, en algunos registros se observan grupos grandes de hasta 10 individuos. El patrón de actividad observado de esta especie exótica es mayormente nocturno con algunos pocos registros en el atardecer y en el amanecer (Figura 7F). La mayoría de los registros se obtuvieron entre las 20 hs y las 03 hs.

De los 216 registros de corzuela parda, el 21,8% resultaron independientes (Figuras 7G y 19G, Anexo I). Los registros de esta especie mostraron que tienen movimientos solitarios (tampoco hay indicios de movimiento en grupo). Hubo registros de esta especie en todas las horas del día (Figura 7G), lo que indicaría un patrón de actividad catemeral.

Finalmente, el 44,7% de los 67 registros del gato montés fueron independientes (Figuras 7H y 20H, Anexo I). En todos los registros se observó un individuo solo. A pesar de la poca cantidad de registros se observa un mayor actividad durante el atardecer y la noche (Figura 7H). Se obtuvo un solo registro de esta especie durante las horas del día.

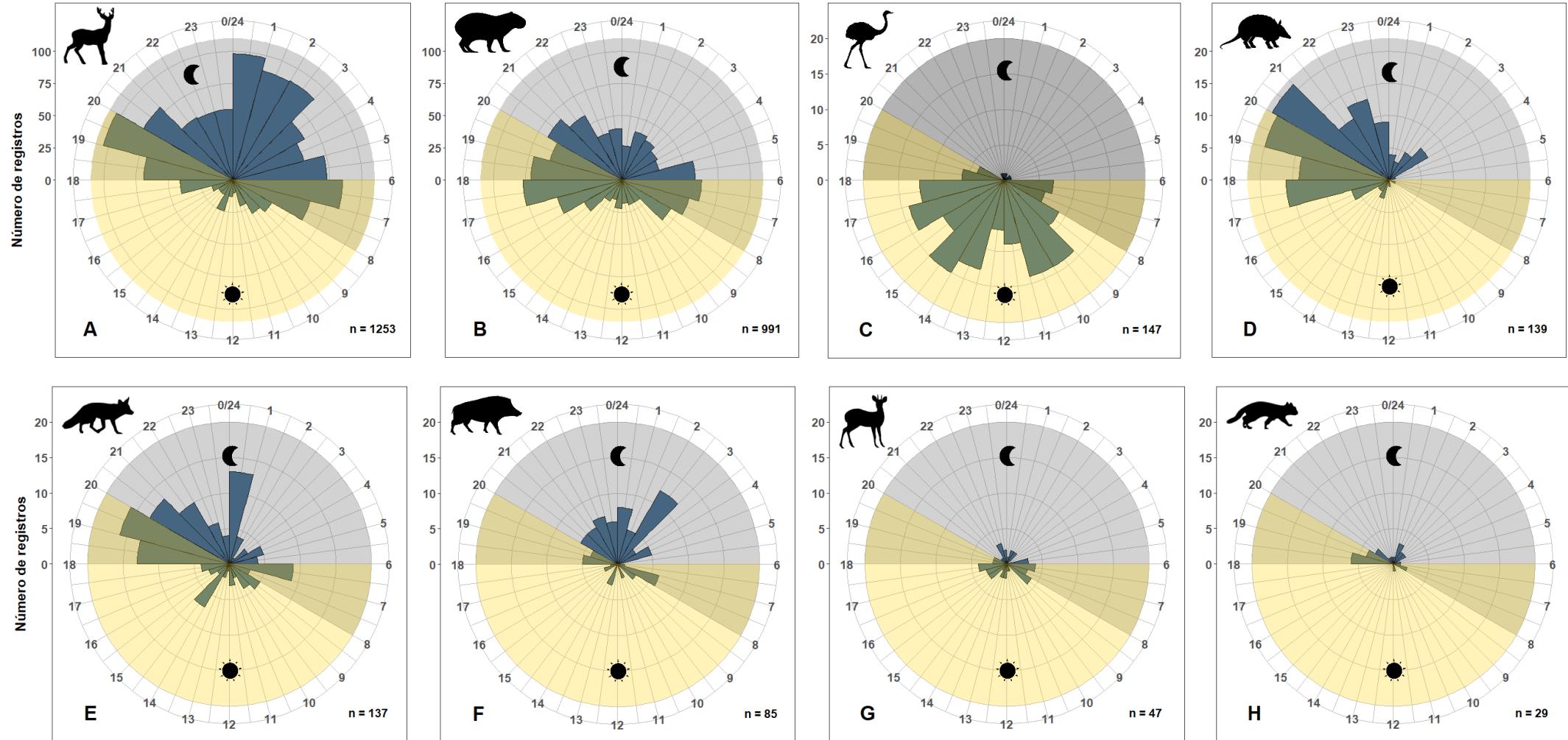


Figura 7: Patrones de actividad de (A) ciervo axis *Axis axis*, (B) carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, (C) ñandú *Rhea americana*, (D) cingulados, (E) cánidos, (F) jabalí *Sus scrofa*, (G) corzuela parda *Subulo gouazoubira*, (H) gato montés *Leopardus geoffroyi*, obtenidos para todo el estudio realizado en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. El n representa la cantidad de registros utilizados en cada gráfico. Notar la diferencia en la escala entre los gráficos del ciervo axis y el carpincho respecto al resto.

En general, el índice Dhat resultó ser alto, lo que indicaría un alto solapamiento temporal entre las especies exóticas y los taxones nativos (Tabla 3, Figuras 8 y 9). La única especie que tuvo un bajo solapamiento con las especies exóticas fue el ñandú (Dhat = 0,39 con el ciervo axis y Dhat = 0,35 con el jabalí) mostrando un patrón marcadamente diurno a diferencia del ciervo axis y el jabalí que fueron más nocturnos (Figuras 7A, 7C, 7F, 8, 10 y 13).

Sin embargo, a pesar del gran solapamiento temporal la mayoría de los taxones difirieron significativamente en sus patrones de actividad con excepción del ciervo axis, el jabalí y el gato montés (Tabla 3).

Tabla 3: Índice Dhat, estadístico W del test de Mardia-Watson-Wheeler, junto con los grados de libertad (gl) y su p-valor asociado entre las dos especies exóticas (ciervo axis y jabalí) y los taxones nativos presentes en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

| <b>Taxón 1</b> | <b>Taxón 2</b> | <b>Índice Dhat</b> | <b>W</b> | <b>gl</b> | <b>p-valor</b> |
|----------------|----------------|--------------------|----------|-----------|----------------|
| Ciervo axis    | Carpincho      | 0,84               | 88,20    | 2         | < 0,001        |
| Ciervo axis    | Ñandú          | 0,39               | 203,88   | 2         | < 0,001        |
| Ciervo axis    | Armadillos     | 0,60               | 71,73    | 2         | < 0,001        |
| Ciervo axis    | Zorros         | 0,81               | 21,42    | 2         | < 0,001        |
| Ciervo axis    | Corzuela parda | 0,73               | 12,63    | 2         | 0,002          |
| Ciervo axis    | Gato montés    | 0,77               | 2,46     | 2         | 0,293          |
| Jabalí         | Carpincho      | 0,73               | 27,09    | 2         | < 0,001        |
| Jabalí         | Ñandú          | 0,35               | 102,80   | 2         | < 0,001        |
| Jabalí         | Armadillos     | 0,63               | 28,84    | 2         | < 0,001        |
| Jabalí         | Zorros         | 0,77               | 14,65    | 2         | 0,002          |
| Jabalí         | Corzuela parda | 0,65               | 14,89    | 2         | 0,002          |
| Jabalí         | Gato montés    | 0,77               | 2,50     | 2         | 0,286          |
| Jabalí         | Ciervo axis    | 0,87               | 5,55     | 2         | 0,063          |

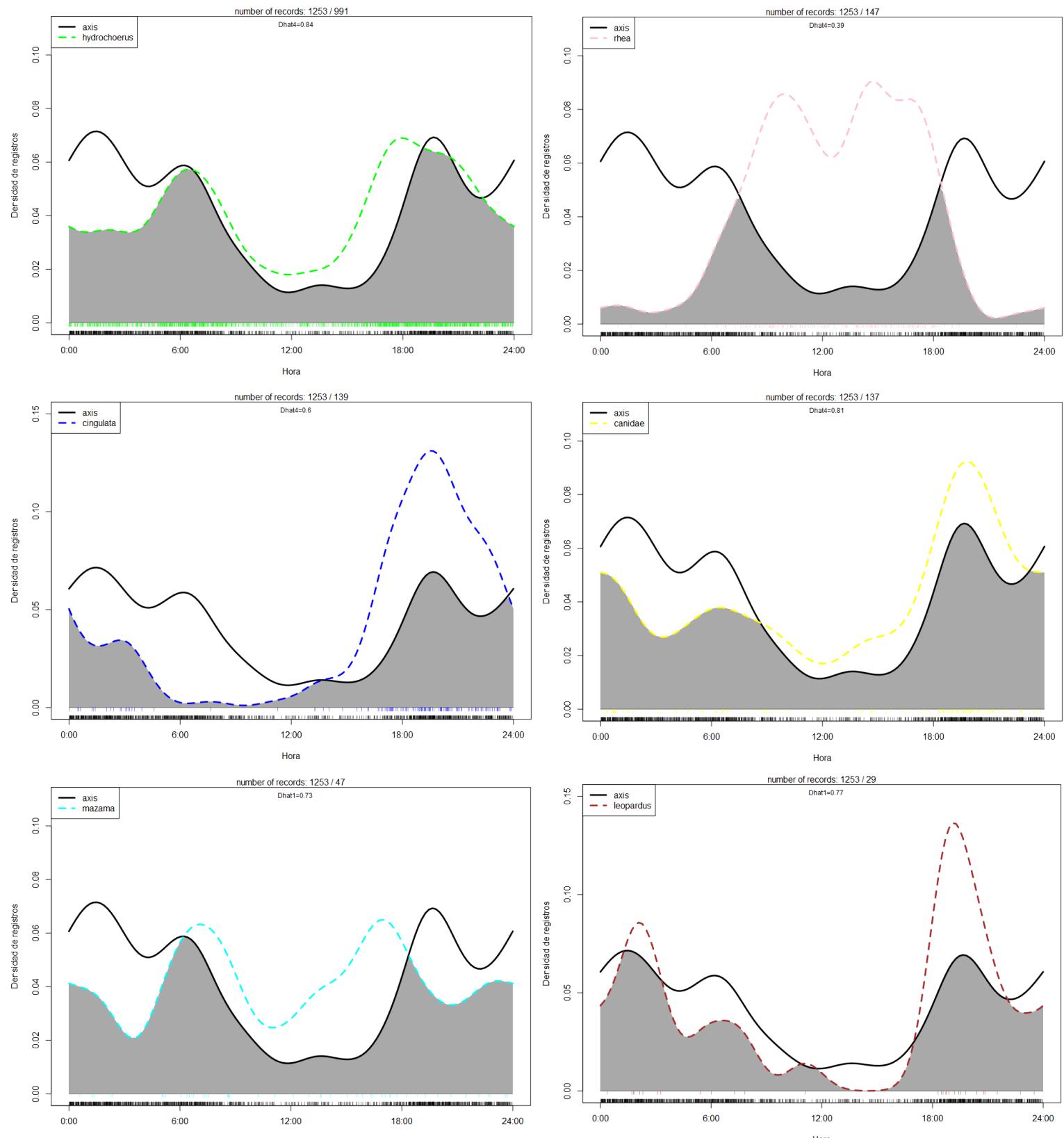


Figura 8: Densidad de registros y solapamiento temporal entre el ciervo axis *Axis axis* (negro continuo) y los taxones nativos presentes en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina: (A) carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, (B) ñandú *Rhea americana*, (C) cingulados, (D) cánidos, (E) corzuela parda *Subulo gouazoubira* y (F) gato montés *Leopardus geoffroyi*.

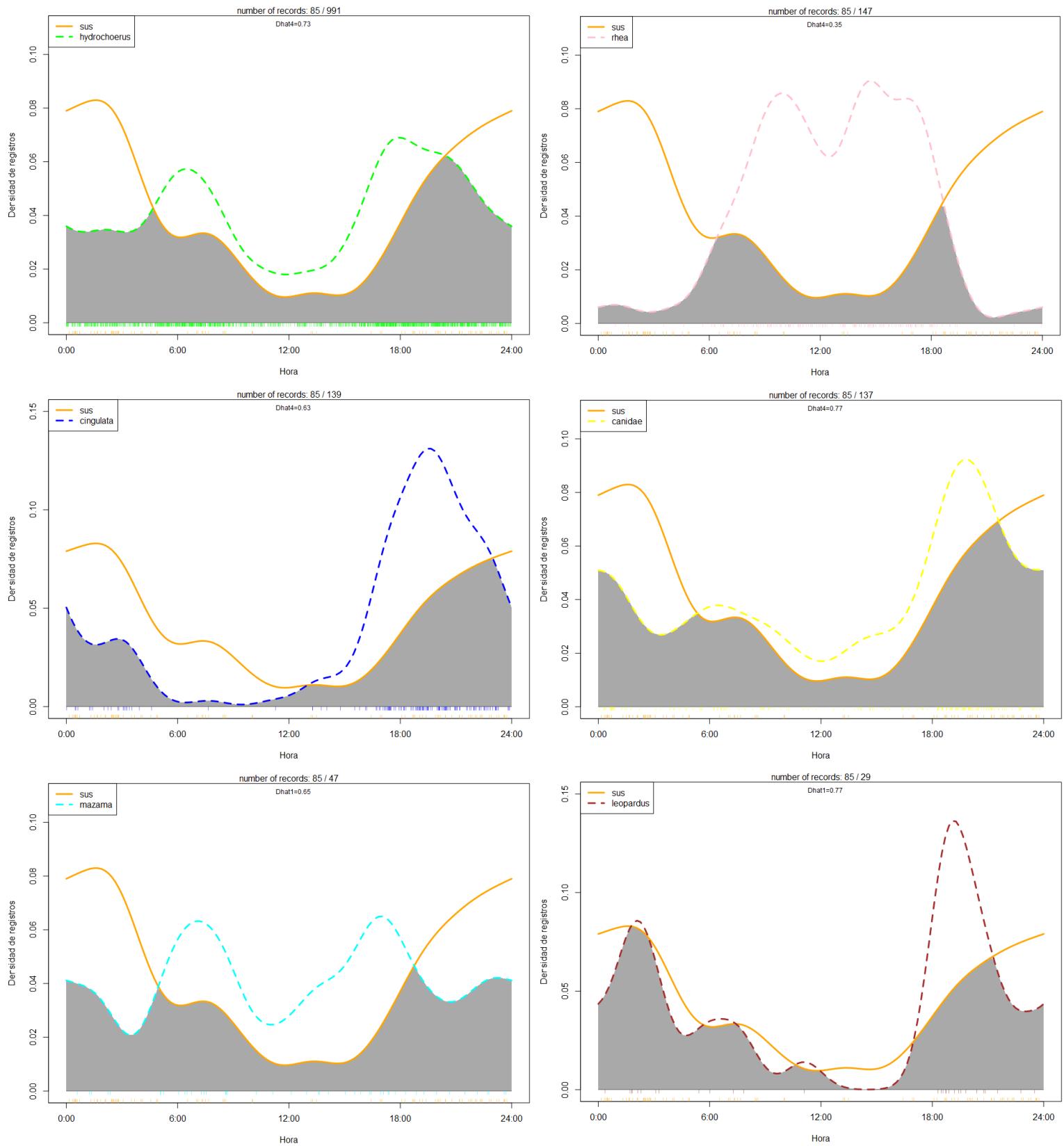


Figura 9: Densidad de registros y solapamiento temporal entre el jabalí *Sus scrofa* (naranja continuo) y los taxones nativos presentes en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina: (A) carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, (B) ñandú *Rhea americana*, (C) cingulados, (D) cánidos, (E) corzuela parda *Subulo gouazoubira* y (F) gato montés *Leopardus geoffroyi*.

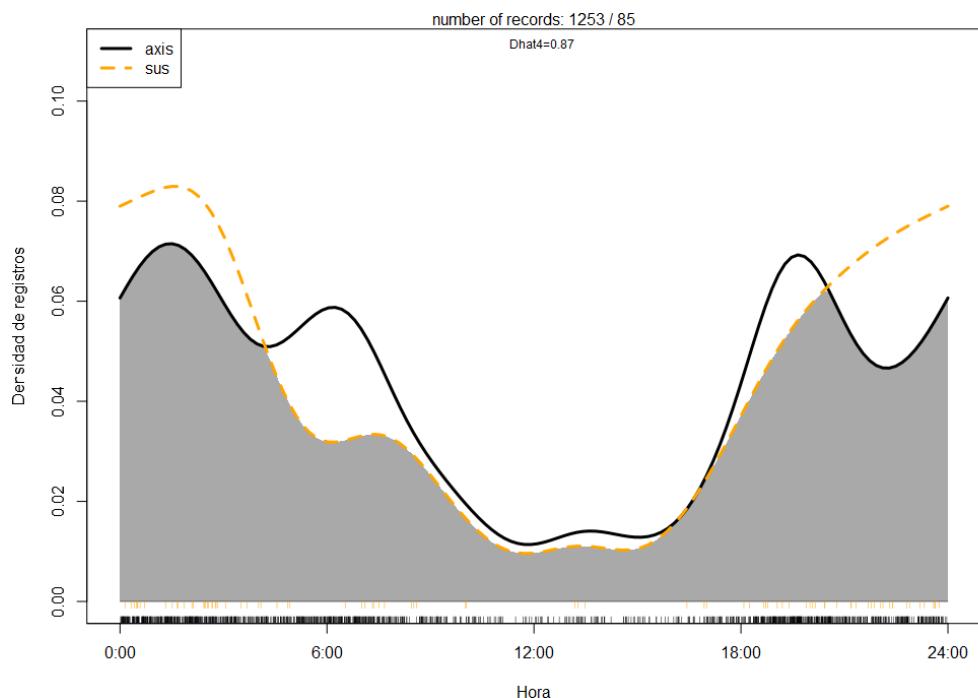


Figura 10: Densidad de registros y solapamiento temporal entre las dos especies exóticas presentes en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

La actividad del ciervo axis fue significativamente diferente según la estación del año ( $W = 38,95$ ;  $gl = 4$ ;  $p$ -valor < 0,001). En otoño y en invierno se observa un pico de actividad entre las 18 hs y las 20hs, otro pico entre las 00 hs y las 03 hs y uno más pequeño en el amanecer (Figuras 11A y 11B). En cambio, en primavera-verano se registró una mayor actividad entre las 00 hs y las 07 hs (Figura 11C).

Las diferencias en los patrones de actividad del carpincho entre estaciones resultaron significativas ( $W = 87,95$ ;  $gl = 4$ ;  $p$ -valor < 0,001). En otoño se detecta un patrón catemeral con mayor actividad durante las horas previas al atardecer, el atardecer y la noche temprana (Figura 12A); en invierno el patrón también es catemeral pero con menor actividad durante el día y la noche tardía, y mayor actividad durante el amanecer y las horas previas al ocaso (Figura 12B); por último, en primavera-verano casi la totalidad de los registros fueron durante la noche con un pico de actividad entre las 20 hs y las 22 hs y otro pico entre las 05 hs y las 07 hs (Figura 12C).

La actividad del ñandú no difiere entre las distintas estaciones del año ( $W = 1,24$ ;  $gl = 4$ ;  $p$ -valor = 0,875). En las tres estaciones se observa un claro predominio de actividad diurna. Sin embargo, durante la primavera-verano se observan algunos registros durante la noche justo después del ocaso y justo antes del alba (Figura 13).

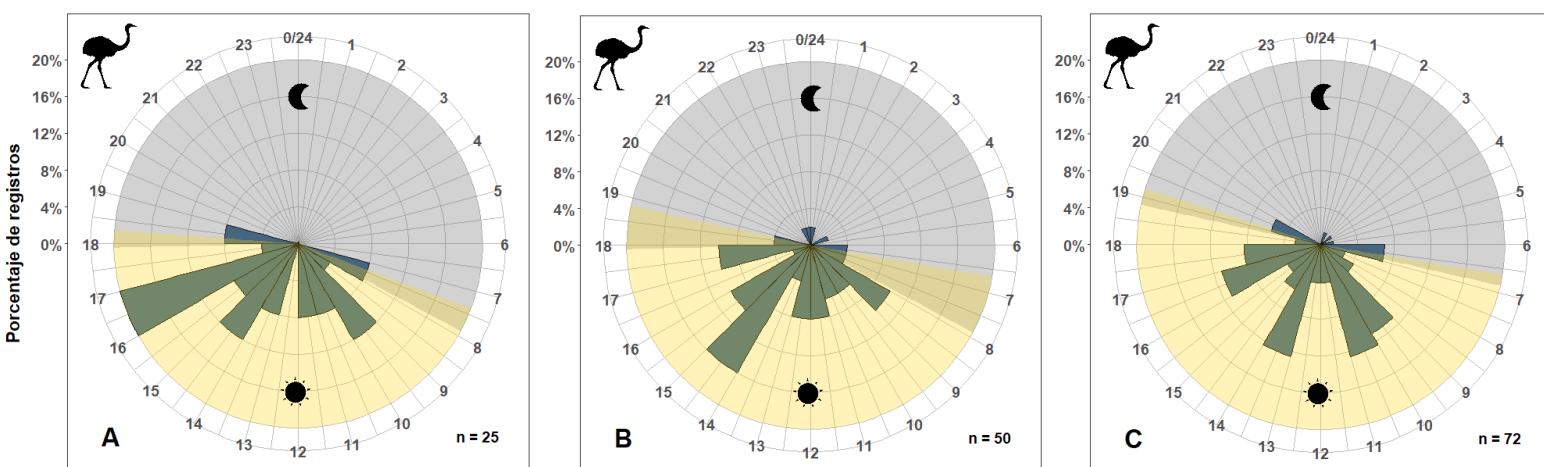
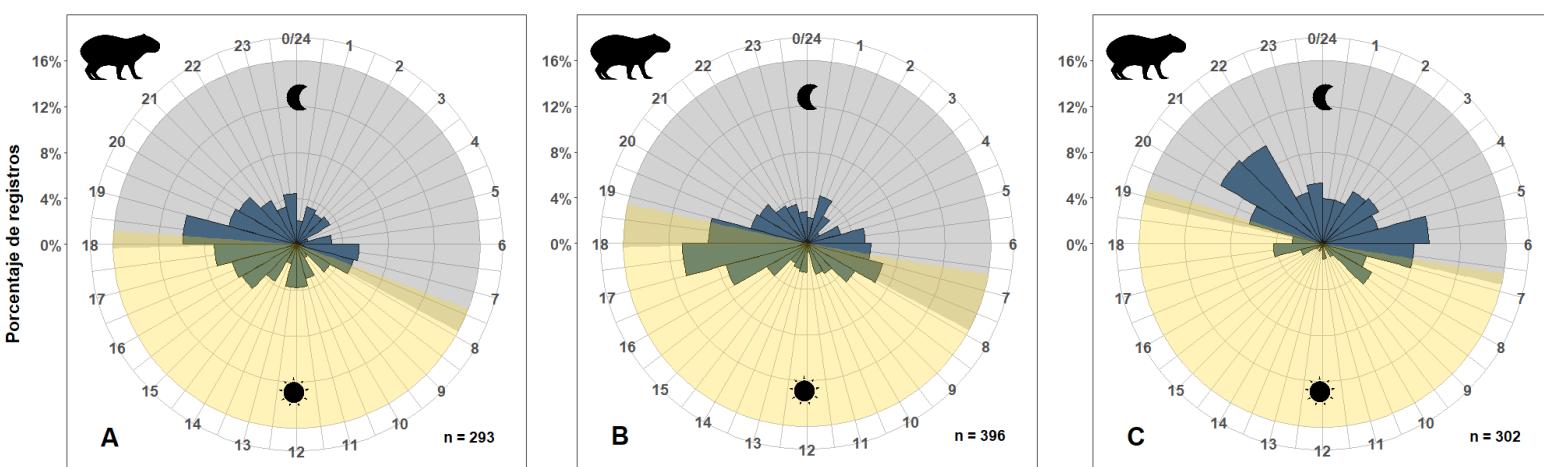
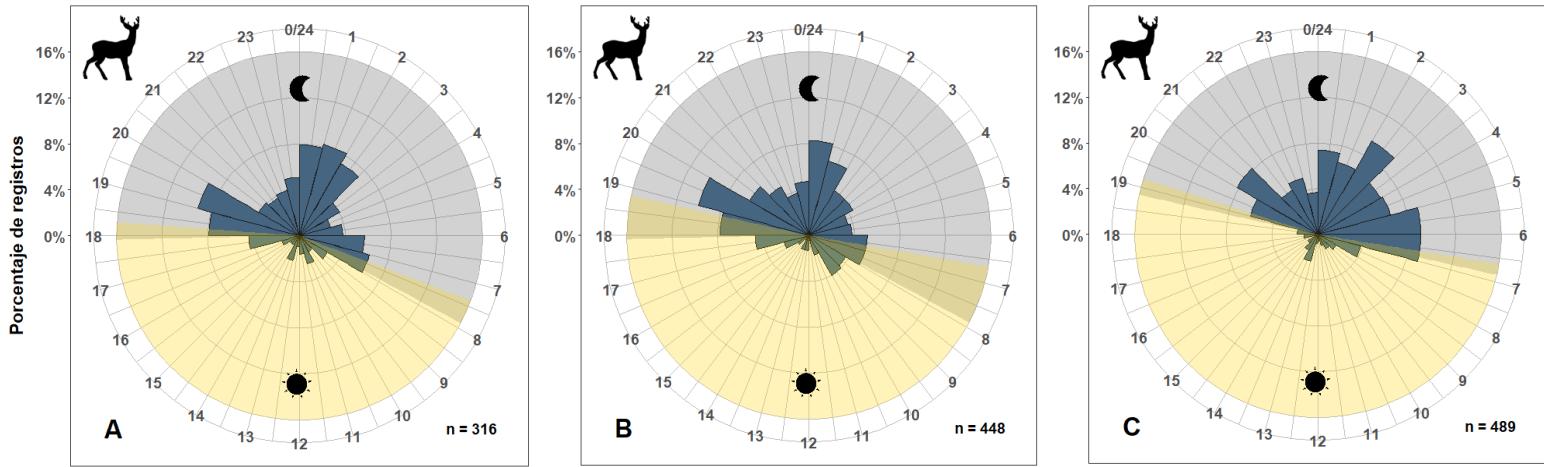
Las diferencias en los patrones de actividad de los cingulados entre estaciones no resultaron significativas ( $W = 7,93$ ;  $gl = 4$ ;  $p$ -valor = 0,094). Durante las tres estaciones se observa mayor actividad durante la noche temprana y el atardecer (Figura 14).

La actividad de los cánidos no difiere entre las distintas estaciones del año ( $W = 7,77$ ;  $gl = 4$ ;  $p$ -valor = 0,102). Aunque habría una tendencia a que en invierno haya mayor actividad durante el ocaso y la noche temprana (Figura 15B), y en otoño y primavera-verano durante el día (Figuras 15A y 15C).

Las diferencias en los patrones de actividad del jabalí entre estaciones resultaron significativas ( $W = 10,19$ ;  $gl = 4$ ;  $p$ -valor < 0,05). En otoño e invierno, casi la totalidad de los registros fueron durante las horas de oscuridad mientras que en el verano se registraron individuos de esta especie durante las horas de luz (Figura 16).

Aunque la cantidad de registros de la corzuela parda fue baja y no se pudo analizar estadísticamente, se observa que, en otoño e invierno, hay mayor proporción de registros durante las horas de luz que durante las horas de oscuridad mientras que en primavera-verano parecería haber la misma proporción de registros en las horas de luz y en las horas de oscuridad (Figura 17).

Aunque la cantidad de registros de gato montés fue baja y no se pudo analizar estadísticamente, se observa que en otoño hay mayor actividad durante el atardecer, las horas posteriores al atardecer y el amanecer (Figura 18A); en invierno los registros se distribuyen durante el atardecer y a lo largo de la noche (Figura 18B); y en primavera-verano hay un claro pico de actividad entre la 01 hs y las 03 hs (Figura 18C). En invierno se encontró el único registro de esta especie durante las horas del día (Figura 18B).



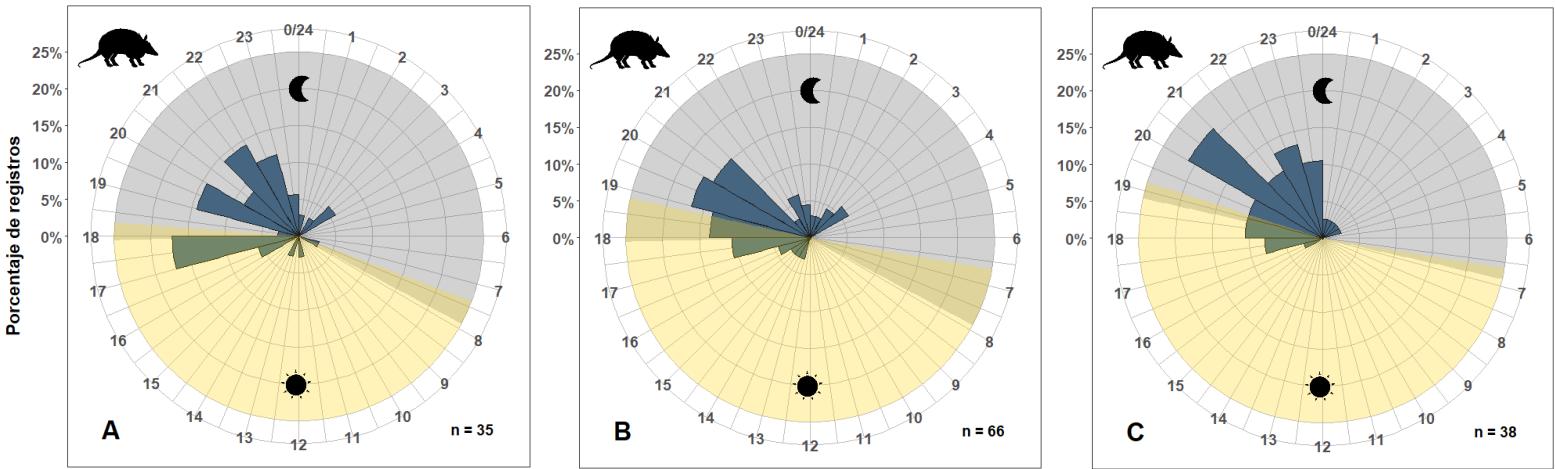


Figura 14: Patrones de actividad de los armadillos en (A) otoño, (B) invierno y (C) primavera-verano en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. El n representa la cantidad de registros utilizados en cada gráfico.

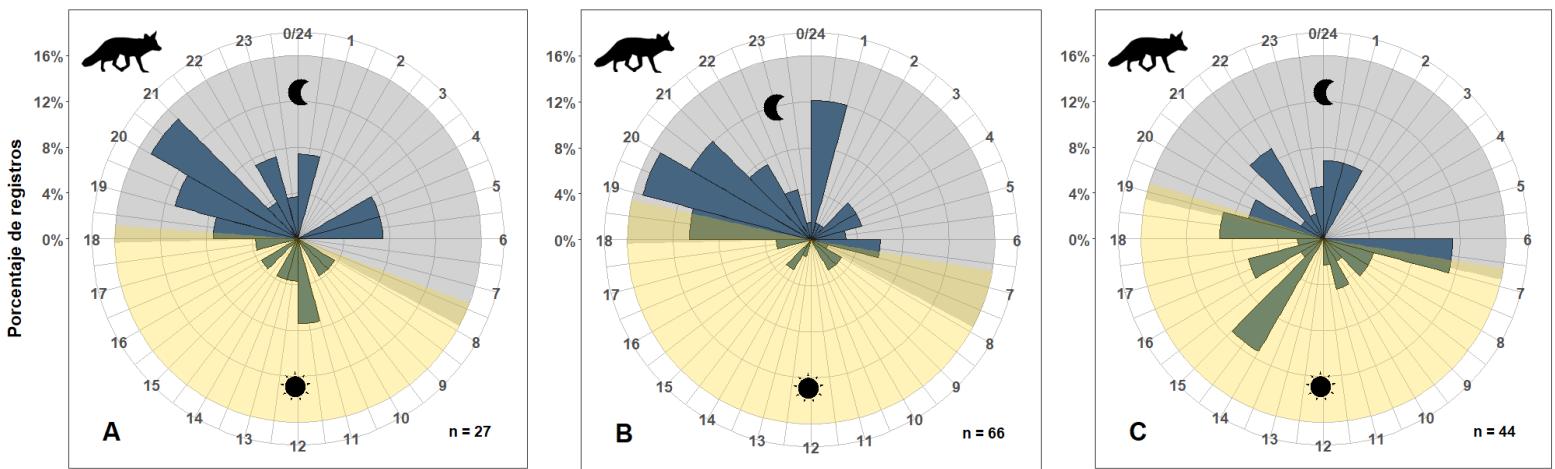


Figura 15: Patrones de actividad de los zorros en (A) otoño, (B) invierno y (C) primavera-verano en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. El n representa la cantidad de registros utilizados en cada gráfico.

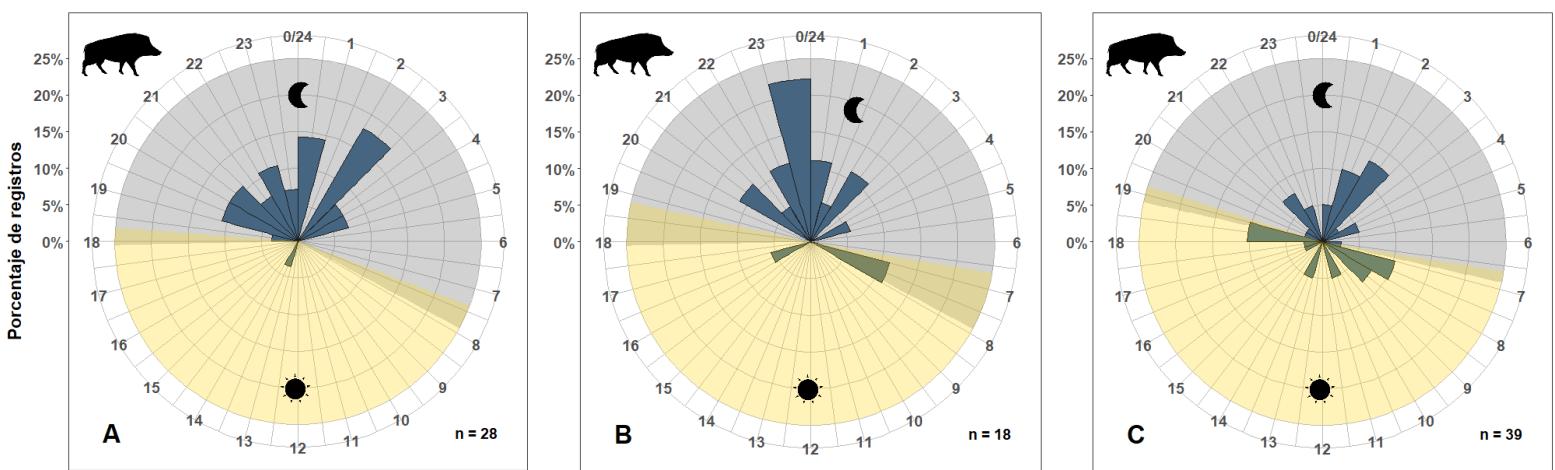


Figura 16: Patrones de actividad del jabalí *Sus scrofa* en (A) otoño, (B) invierno y (C) primavera-verano en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. El n representa la cantidad de registros utilizados en cada gráfico.

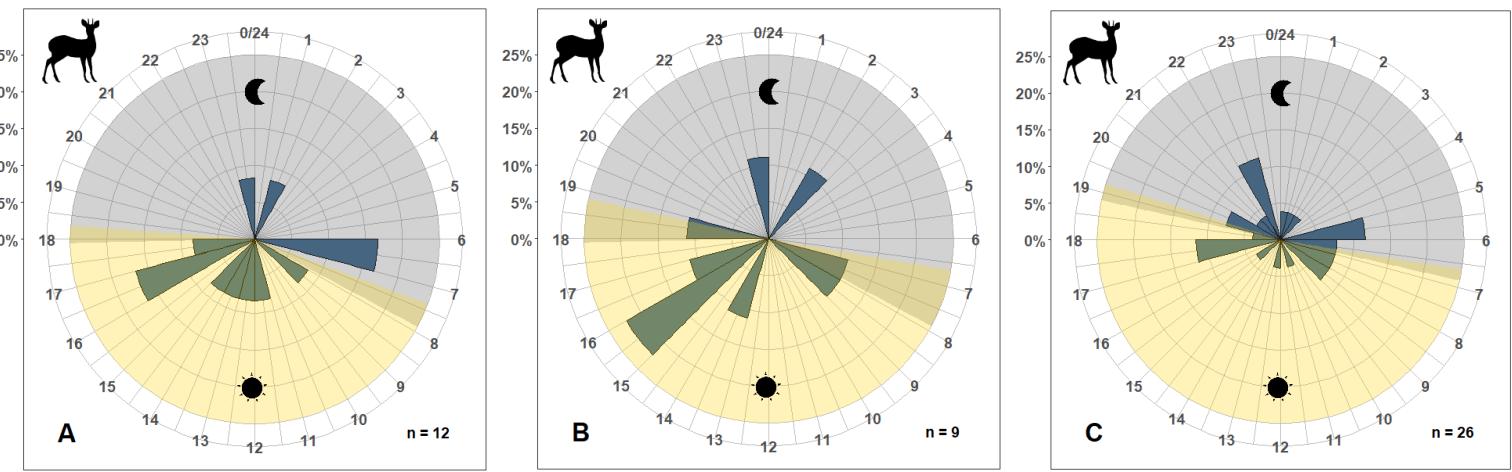


Figura 17: Patrones de actividad de la corzuela parda *Subulo gouazoubira* en (A) otoño, (B) invierno y (C) primavera-verano en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. El n representa la cantidad de registros utilizados en cada gráfico.

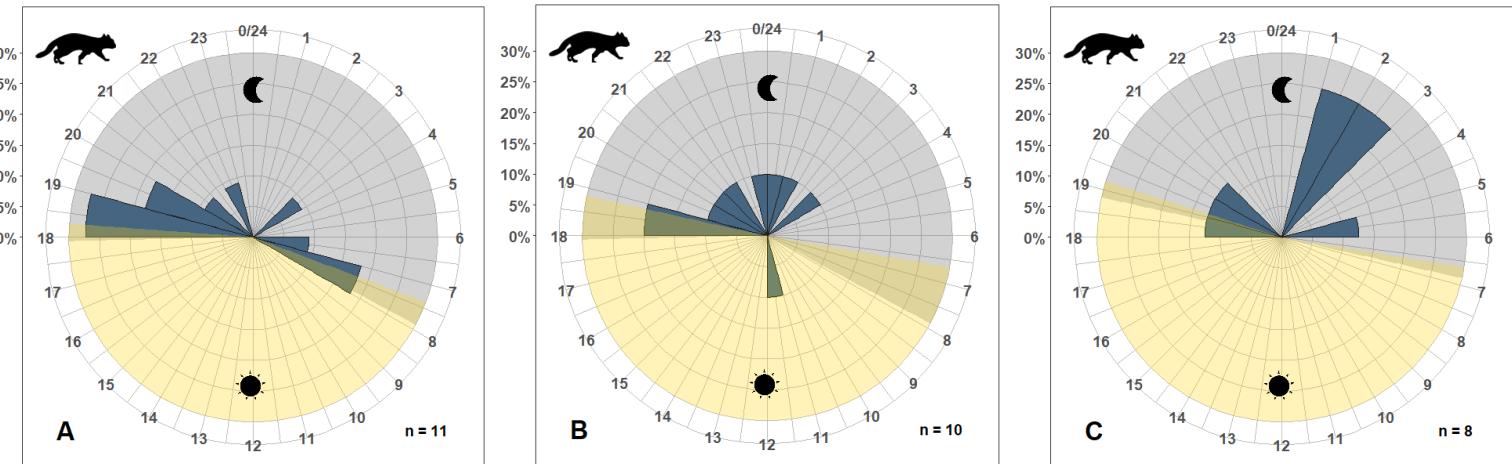


Figura 18: Patrones de actividad del gato montés *Leopardus geoffroyi* en (A) otoño, (B) invierno y (C) primavera-verano en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. El n representa la cantidad de registros utilizados en cada gráfico.

## 4. DISCUSIÓN

En este trabajo se confirmó que en el PNEP habitan especies de mamíferos tanto nativos como exóticos de mediano y gran tamaño, registrándose una mayor riqueza de los primeros que los segundos. Todos los taxones se distribuyeron a lo largo de toda la zona norte del Parque, y en sitios con distintos tipos de fisonomía vegetal. Contrariamente a lo esperado, los taxones nativos que tuvieron los mismos patrones de actividad que las especies exóticas, no presentaron una segregación espacial (Predicción 1). La mayoría de los taxones nativos que compartieron espacios con las especies exóticas, se diferenciaron en los patrones de actividad, como era esperado por la Predicción 2. De las siete especies identificadas, seis de ellas están categorizadas tanto global como nacionalmente como de Preocupación Menor (Ballari et al., 2019; Bolkovic et al., 2019; Duckworth et al., 2015; IUCN, 2023; Juliá et al., 2019; Pereira et al., 2019; Tellarini et al., 2019) mientras que el ñandú está categorizado globalmente como Casi Amenazado (NT) y nacionalmente como Vulnerable (VU) (IUCN, 2023; Rabuffetti & Cerezo, 2017).

La distribución geográfica del ñandú *Rhea americana* en Argentina incluye una de las regiones agrícolas más productivas del país, áreas donde la progresiva reducción y fragmentación del hábitat amenaza las poblaciones de esta especie (Giordano et al., 2008). Se la registró en más de un tercio de los sitios muestreados, indicando que esta especie, coincidentemente con trabajos anteriores (García Erize & Gómez Villafaña, 2016), es capaz de utilizar diferentes ambientes dentro del PNEP y, tanto estos como otros registros de esta especie, muestran que en El Palmar se mueven en grupo, aunque con un número de individuos menor al de zonas agrícolas aledañas (Davies & Bamford, 2002; García Erize & Gómez Villafaña, 2016). Dado que el ñandú fue registrado en grupos más numerosos en áreas agrícolas contiguas al Parque (García Erize & Gómez Villafaña, 2016), su presencia en grupos y con crías dentro de esta área natural protegida reviste de importancia para la estabilidad y conservación de la población estudiada. La presencia de esta especie en las áreas modificadas linderas al Parque (zonas de cultivo), se puede deber principalmente a la disponibilidad de comida que hay en estas áreas (principalmente soja) y por la presencia de áreas abiertas (con pastos bajos) que permiten el libre movimiento de individuos (García Erize & Gómez Villafaña, 2016). A pesar de lo observado en trabajos previos realizados en General Lavalle, Provincia de Buenos Aires, donde las épocas reproductivas comienzan en febrero (Bruning, 1974; Reboreda & Fernández, 2005), en los registros obtenidos en esta Tesis, las crías fueron observadas en diciembre. Una posible causa de esta diferencia en los resultados puede ser la variación en la temperatura debido a la distancia entre los parques, al aumento de la temperatura global y a la tropicalización del clima de Entre Ríos, producto del

cambio climático (Camilloni, 2018; Valdez et al., 2014). Los resultados parecerían indicar que la distribución espacial de este ave no se ve afectada negativamente por la presencia de las dos especies exóticas y, como los patrones de actividad resultaron tan distintos, no habría interferencia directa entre ellas.

Durante los monitoreos de esta tesis, también se observaron crías de carpinchos *Hydrochoerus hydrochaeris*. Esta especie herbívora, semiacuática y de preocupación menor (LC, IUCN, 2023) es el roedor más grande del mundo (Magnusson, 1997), se distribuye en, por lo menos, diez provincias y en, al menos, 25 áreas protegidas de Argentina (Bolkovic et al., 2019). En este trabajo se obtuvo una gran cantidad de registros para esta especie, en concordancia con lo esperado según Bolkovic et al. (2019), quien observó que en áreas protegidas suele ser abundante, pero fuera de ellos, las densidades bajan drásticamente principalmente por la caza comercial (Bolkovic et al., 2019). En concordancia con estudios previos (Herrera et al., 2011), los registros indican que esta especie se mueve en grupo. Los carpinchos que habitan el Parque tuvieron una actividad principalmente catemeral, coincidentemente con Bolkovic et al. (2019), y teniendo una mayor actividad a la noche en las épocas más cálidas, posiblemente, en las cuales se quedan descansando en el barro o en la sombra. Estos resultados van en concordancia con lo observado por Campos Krauer (2009) en zonas libres de presión de caza en el Chaco paraguayo y por Corriale (2010) en los Esteros del Iberá, donde los carpinchos tuvieron mayor actividad durante el amanecer y atardecer, descansando en las horas de mayor calor. Se registraron crías en todas las estaciones del año y en casi todos los meses. Estos datos son consistentes con Bolkovic et al. (2019) y Eberhardt (2014), quienes explican que el carpincho, cuando la disponibilidad de recursos es adecuada, se puede reproducir durante todo el año, sin una estación específica. Los registros obtenidos en este estudio están asociados o cercanos al Arroyo El Palmar y Arroyo los Loros por lo que, al ser una especie semiacuática y como sus actividades de cópula, termorregulación, baño y huida de los depredadores se asocian al agua (Herrera & Macdonald, 1989; Quintana et al., 1998), pueden ser muy susceptibles a las sequías extremas de los últimos años. En zonas donde las estaciones secas son severas, los grupos se concentran en torno al agua restante y suelen padecer de inanición, por lo que son más susceptibles a la depredación y enfermedades (Quintana, 2003). Por lo tanto, sería conveniente realizar, en un futuro, un análisis de la distribución espacial de esta especie en relación al paisaje para poder ver con más detalle su distribución en asociación con todos los cuerpos de agua presentes. Esta especie, que se distribuye ampliamente en el Parque no parecería tener una segregación espacial con las especies exóticas, sin embargo, al igual que el ñandú, sus actividades durante el día difieren de ellas.

En el PNEP habitan varias especies de carnívoros, un Orden que tiene un rol muy importante en casi cualquier ecosistema donde habitan debido al efecto top-down (cascada trófica) que tienen sobre las presas y sobre los productores primarios (Terborgh & Estes, 2013). Argentina contiene la mayor parte de la distribución global del gato montés *Leopardus geoffroyi* (Cuyckens et al., 2016) y es el felino más abundante en muchas de las ecoregiones donde se encuentra (Espinal, Monte, Pampa, Campos y Malezales, Deltas e Islas del Paraná y Chaco). Sin embargo, al ser una especie solitaria y territorial (Pereira et al., 2019), es esperable que presente pocos registros, tal como sucedió. La especie presentó mayor actividad durante la noche y el ocaso, con algunas variaciones estacionales detectándose un único registro de día, en invierno. Estos resultados concuerdan con lo observado por Manfredi et al. (2011) en la región pampeana de Argentina donde obtuvieron resultados similares, con mayor registros diurnos durante el invierno y otros estudios previos donde se registró al gato montés como principalmente nocturno (Huck et al., 2017; Manfredi et al., 2011), aunque puede tener actividad circunstancial durante el día (Cuellar et al., 2006). Contrariamente, Pereira et al. (2019) sostienen que la actividad de esta especie es catemeral, por lo que las diferencias existentes pueden deberse a que estos estudios fueron realizados en distintas zonas con distintas temperaturas y fisonomía vegetal. Por ejemplo, las altas temperaturas que hay durante el día en el Chaco Húmedo pueden haber causado que esta especie no tenga actividad diurna (Huck et al., 2017). A pesar de la baja cantidad de registros, el gato montés se distribuyó a lo largo de todo el Parque, compartiendo la mayoría de los sitios y sus horarios de actividad con las especies exóticas. Estos resultados van en contra de lo esperado tanto por la Predicción 1, como por la Predicción 2, posiblemente debido a la diferenciación en la dieta porque los exóticos son herbívoros u omnívoros (Ballari et al., 2019; Tellarini et al., 2019) mientras que el gato montés es carnívoro (Pereira et al., 2019).

Otro grupo de carnívoros nativos que se registraron en el Parque son los cánidos. Los cánidos presentes en la región del PNEP son el zorro gris *Lycalopex gymnocercus* y el zorro de monte *Cerdocyon thous* (Cirignoli et al., 2019; Luengos Vidal et al., 2019, Fumagalli, 2022), especies difíciles de diferenciar en registros de cámaras trampa (Fumagalli, 2022). Por lo tanto, se asumió que la totalidad de los registros de cánidos que se obtuvieron eran de alguna de estas dos especies. Tanto el zorro de monte como el zorro gris son predominantemente nocturnos y crepusculares (Berta, 1982; Brady, 1979; Faria-Corrêa et al., 2009; Macdonald & Courtenay, 1996; Sillero-Zubiri et al., 2004; Vieira & Port, 2007), aunque, cuando coexisten, el zorro de monte es más nocturno que el zorro gris (segregación temporal, Di Bitetti et al., 2009; Vieira & Port, 2007). Además, el zorro gris puede presentar

variaciones en sus patrones de actividad a lo largo de su distribución (Di Bitetti et al., 2009). En esta Tesis, aunque la mayor actividad de zorros fue durante el atardecer y la noche temprana, se observaron muchos zorros durante las horas del día (principalmente en primavera-verano), contrario a lo encontrado por los trabajos nombrados anteriormente. En concordancia con los resultados de Faria-Corrêa et al. (2009) en Brasil, en este trabajo no se encontraron variaciones en la actividad entre estaciones. Además, Albanesi & Jayat (2016) encontraron que, en el pedemonte de Yungas, la segregación entre estas especies no es temporal sino espacial, lo que denota que sería importante volver a realizar los muestreos y el procesamiento con más detalle para poder identificar la distribución espacial de cada una de las especies por separado. El solapamiento espacial entre los zorros y las especies exóticas no difiere de lo esperado por azar pero sí lo hace el patrón de actividad diaria. Además, la dimensión de la dieta también diferiría porque los zorros son frugívoros, carroñeros, insectívoros y animalívoros (Cirignoli et al., 2019; Luengos Vidal et al., 2019) mientras que el ciervo axis es un herbívoro generalista (Tellarini et al., 2019) y el jabalí es un omnívoro generalista (Ballari et al., 2019). Debido a su conocido papel en la dispersión de semillas (Motta-Junior et al., 1994), el zorro gris y el zorro de monte podrían ser muy importantes en los procesos de mantenimiento y regeneración de los ambientes naturales (Howe & Smallwood, 1982). Tanto Caruso et al. (2020) como Gantchoff & Belant (2016) encontraron una alta superposición espacio-temporal entre especies de carnívoros, y concluyeron que la segregación de dieta es el mecanismo que favorece la coexistencia de estas especies. Esto va en concordancia con los resultados de este trabajo donde, en todos los sitios donde se registró al gato montés, también se registraron zorros.

Otro grupo de mamíferos nativos que se identificó a nivel de Orden, fue el de los cingulados. Según la Categorización de Mamíferos de Argentina (CMA) de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), las especies que posiblemente se encuentren en el PNEP son la mulita grande *Dasypus novemcinctus*, la mulita chica o mulita pampeana, *Dasypus hybridus* y el gualacate o tatú peludo, *Euphractus sexcinctus*. Tanto el gualacate como la mulita grande están categorizadas como de Preocupación Menor (Abba et al., 2019a; Varela et al., 2019) mientras que la mulita chica está categorizada como Casi Amenazada (Abba et al., 2019b). Las tres especies son solitarias, situación que se observó también en el presente estudio. La actividad de este Orden resultó ser mayor durante el atardecer y la noche temprana, con una tendencia a la nocturnidad en otoño y primavera-verano. Tanto el gualacate como la mulita chica son de hábitos diurnos mientras que la mulita grande tiene un patrón de actividad nocturno o crepuscular (Abba et al., 2019a; Abba et al., 2019b; Maccarini et al., 2015; Varela et al., 2019), por lo que los registros

obtenidos en esta Tesis, podrían pertenecer mayormente a esta última. En general, se observó que el solapamiento espacial entre los cingulados y las dos especies exóticas no difería de lo esperado por azar pero sí se diferenciaron en los patrones de actividad. Al ser tan distintos morfológicamente de las especies exóticas, es posible que no compitan por los recursos disponibles en el área.

La corzuela parda *Subulo gouazoubira* no se encuentra bajo ninguna categoría de amenaza nacional e internacional, debido a que esta especie tiene una amplia distribución en el país, está presente en ambientes naturales, en numerosas áreas protegidas y aún en paisajes severamente degradados y hasta transformados. Además, no hay evidencias de que las poblaciones hayan disminuido en los últimos años y parecería que soporta los altos niveles de cacería (Abdala, 2002; Juliá et al., 2019). Sin embargo, es una especie de interés de conservación debido al alto grado de fragmentación de su hábitat natural y los altos niveles de cacería que sufre (aunque esta actividad se encuentre prohibida en la mayoría de las provincias, incluyendo Entre Ríos, Juliá et al., 2019). Particularmente, en el PNEP se obtuvieron pocos registros de este cérvido. En principio, con los pocos datos obtenidos, se observa que la especie tiene una actividad catemeral, pero con una disminución de su actividad en las horas del mediodía, posiblemente para evitar los momentos de mayor calor. Como la intensidad de la competencia aumenta a medida que aumenta la proximidad filogenética (Loveridge & Macdonald, 2003, Di Bitetti et al., 2009), y como se han registrado comportamientos agresivos entre individuos de las dos especies de cérvidos presentes en el PNEP (Calfayan, 2021; Cirignoli S., obs. pers), es importante analizar la posible competencia que hay entre estas especies. Por un lado, estos cérvidos no mostraron segregación espacial ni una coexistencia mayor a la esperada por azar en el PNEP, sin embargo, sería necesario analizar la distribución espacial de cada especie en cada estación del año para poder determinar si existe segregación espacial en alguna época en particular, como quizás en invierno, cuando la vegetación podría tener menor cobertura, siendo el alimento más limitante. Por otro lado, los patrones de actividad diaria difirieron. Sin embargo, como la segregación en los patrones de actividad es un proceso que lleva tiempo y, como solo se tiene una "foto" y no la "película" de cómo varió el patrón de actividad tanto del ciervo axis como de la corzuela parda a lo largo del tiempo, no se puede saber si el patrón de actividad de la corzuela parda se debe a la presencia del ciervo axis o es intrínseca de ella. Se ha sugerido que el ciervo axis podría tener la capacidad de desplazar a otros cérvidos, como el caso del ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) en el Delta del Paraná donde a este último no se lo observa en simpatría con el exótico en terrenos ganaderos (Pereira, inédito; Black-Décima et al., 2019; Gallina-Tessaro et al., 2019). El patrón catemeral de la

corzuela parda fue observado en las yungas del noroeste argentino y en los bosques tropicales secos en Bolivia cuando la corzuela parda no compartía sitios con el ciervo axis pero sí con la corzuela colorada (*Mazama americana*, Albanesi & Jayat, 2016; Juliá et al., 2019; Rivero et al., 2005). Además, este patrón también fue observado en Brasil cuando la corzuela parda no convive con otro cérvido (Marques & Fábian, 2018). Sin embargo, en otros trabajos donde la corzuela parda estaba en simpatría con la corzuela colorada pero no con el ciervo axis, en Ecuador, Brasil, el Chaco Húmedo y Perú, se encontró que el patrón de actividad diaria de la corzuela parda resultó totalmente diurna (Blake et al., 2012; Ferreguetti et al., 2015; Huck et al., 2017; Tobler et al., 2009, respectivamente). En algunos de estos trabajos la corzuela colorada tuvo un patrón de actividad predominantemente nocturna (Albanesi & Jayat, 2016; Ferreguetti et al., 2015; Rivero et al., 2005), pero en otros trabajos, tuvo un patrón de actividad catemeral (con mayor actividad en el crepúsculo, Blake et al., 2012; Huck et al., 2017; Tobler et al., 2009). En base a estos resultados, el patrón de actividad de *S. gouazoubira* podría variar según la composición de la comunidad y, en concordancia con lo que comentan Grotta-Neto et al. (2019), también podría variar entre hábitats con distintos paisajes. En resumen, para este par de especies, no se observa lo esperado según la Predicción 1 (segregación espacial) pero sí se observa lo esperado por la Predicción 2 (segregación temporal), por lo que no se podría rechazar la hipótesis del trabajo. En cuanto a la posible interacción entre la corzuela parda y el jabalí, tampoco se observó segregación espacial pero los patrones de actividad diaria también resultaron distintos. En un estudio en Brasil se encontró que el patrón de actividad de la corzuela parda era más diurna cuando el jabalí no estaba presente y más nocturna cuando el jabalí estaba presente (Silveira de Oliveira et al., 2020) y eso concuerda con los resultados obtenidos ya que, aunque la corzuela parda presenta un patrón de actividad catemeral, se obtuvieron más registros durante el día.

Centrándonos en las especies introducidas, ambas fueron muy activas durante la noche aunque el ciervo axis mostró, además, actividad durante el crepúsculo. Sin embargo, también se registraron taxones nativos durante la noche, por lo que podrían haber encuentros entre individuos exóticos y nativos. Además, ambas se reproducen dentro del Parque por lo que se puede decir que estas especies están establecidas. De las dos, el ciervo axis es el que se registró en una mayor cantidad de espacios del Parque, lo que podría significar que se puede adaptar a los distintos ambientes presentes, como bosques, pastizales y palmares, demostrando su capacidad de adaptarse a la heterogeneidad ambiental y vegetal (Duckworth et al., 2015). Como se describió anteriormente, el ciervo axis es una especie exótica invasora que está presente en la zona del parque desde la década de

1980 (Tellarini et al., 2023) y, según la categorización de Lizarralde (2016), pertenece a la categoría B (Listas de Vigilancia), que es la categoría que se le da a las especies con un moderado nivel de riesgo ambiental en función del conocimiento en ese momento. Uno de los efectos negativos que puede causar el ciervo axis es la transmisión de enfermedades. Por ejemplo, en el PNEP, el 22% de las muestras obtenidas de ciervo axis entre el 2016 y 2018 presentaron seroprevalencia positiva para leptospirosis (Tammone Santos et al., 2018).

El jabalí (*Sus scrofa*) es un invasor altamente efectivo principalmente por su alta tasa reproductiva, maduración sexual temprana, período corto de gestación y tamaño de camada grande (Ballari et al., 2019; Herrero et al., 2008). Según la categorización de Lizarralde (2016), el jabalí está en la categoría A (Listas Negras) que es la categoría asignada a especies con un riesgo ambiental alto. Sin embargo, la cantidad de registros fue sustancialmente menor que la cantidad de registros de la otra especie exótica presente en el Parque. Esto podría adjudicarse a la efectividad del plan de manejo de especies exóticas que se está llevando a cabo desde el 2006 en el PNEP (Gürtler et al., 2017), donde lograron reducir sustancialmente la abundancia relativa en dos años (a 6% por mes) y mantuvieron las poblaciones de jabalíes en bajas abundancias. En Argentina, el jabalí genera una amplia variedad de impactos negativos, afectando no solamente la composición y estructura de las comunidades de plantas y animales, sino también a las propiedades del suelo y a los procesos ecosistémicos (Barrios-García & Ballari, 2012). Por ejemplo, se comprobó que promueven el establecimiento y crecimiento de plantas invasoras (Barrios-García et al., 2014). Además, el jabalí es reservorio de numerosas enfermedades víricas, bacterianas y parasitarias, que pueden transmitirse por contacto directo con la especie o sus heces (Aujeszky's, fiebre aftosa, brucelosis, tuberculosis, paratuberculosis, toxoplasmosis y leptospirosis), o por consumir alimentos contaminados o carne cruda (*Trichinella*) (Ballari et al., 2019; Marcos et al., 2021). En concordancia con lo descrito por Caley, (1997) en hábitats tropicales y Caruso et al. (2018) en el centro de Argentina, el patrón de actividad observado de esta especie resultó ser principalmente nocturna con muy pocos registros durante el crepúsculo y el día (Figura 7F). Sin embargo, en otros estudios, se encontró que el patrón de actividad del jabalí es catemeral o crepuscular (Ballari et al., 2019 en Argentina; Silveira de Oliveira et al., 2020 en Brasil). Esta diferencia con lo observado en este trabajo podría ser una respuesta a los eventos de caza que se hacen en el Parque (17:00 hs a 23:00h hs, Gürtler et al., 2018), generando cambios comportamentales en la especie. Por todo lo anteriormente expuesto, a pesar de que las dos especies exóticas invasoras están presentes en el Parque y comparten los mismos lugares con los taxones nativos, no hay evidencias claras de que les causen perjuicios a las nativas.

Como reflexión final se puede nombrar que, aunque los efectos negativos de la invasión de especies exóticas suele ser el foco de atención en cuanto a la preservación de la naturaleza, la posibilidad de que representen o generen efectos beneficiosos en ecosistemas naturales o antrópicos debe ser analizada (Pfeiffer & Voeks, 2008). Antes de la creación del PNEP, tanto este área como el área circundante eran explotadas por varias estancias ganaderas y por una empresa minera que excavó numerosas canteras para extraer cantos rodados (Batista et al., 2014). Luego de la creación, en 1965, la intervención humana cambió sustancialmente tanto dentro del área protegida como en los campos vecinos. En el Parque Nacional se eliminaron el ganado y la minería, y se ejercieron prácticas de control de los incendios (Goveto et al., 2005). Estas modificaciones de la intervención humana en El Palmar fueron seguidas por cambios notorios en la fisonomía de la vegetación. Ya se sabe que la supresión total del fuego en la zona, contrario a lo esperado, generó cambios no deseados (Maranta, comentario personal; Policelli et al., 2019). Pero no hay que dejar de analizar los cambios generados por la eliminación del ganado que quizá cumplían alguna función. Es más, quizá la función que cumplía el ganado antes de la creación del parque la empezó a cumplir alguna especie exótica como el ciervo axis o el jabalí. Y si se eliminan estas especies del parque, se estaría perdiendo una función del ecosistema. Una de las posibles funciones que pueden llegar a tener el ciervo axis y el jabalí, por su alimentación, es la dispersión de semillas de plantas tanto nativas como exóticas. Se encontró que los jabalíes pueden cumplir funciones duales como depredadores de las plántulas de yatay, durante los períodos de descanso los jabalíes cavan alrededor de la palmera yatay (*Butia yatay*), dejando sus raíces expuestas y provocando su muerte, y también como dispersores de semillas de esta palmera, ya que defecan semillas enteras al comer su fruto (Ballari et al., 2015b).

Para futuros estudios, se puede proponer el estudio de la superposición en la dimensión de la dieta, la disponibilidad de los recursos y la posible segregación espacial en los distintos momentos del año.

## 5. BIBLIOGRAFÍA

Abba, A. M., Superina, M., & Varela, D. (2019a). *Euphractus sexcinctus | Categorización de los mamíferos de Argentina.*

<http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/euphractus-sexcinctus>

Abba, A. M., Torres, R. M., & Superina, M. (2019b). *Dasypus hybridus | Categorización de los mamíferos de Argentina.* <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/dasypus-hybridus>

Abdala, C. S. (2002). *Análisis de la caza deportiva de la corzuela parda (Mazama gouazoubira) en la provincia de Tucumán, Argentina. Perspectivas de manejo.*

Albanesi, S. A., & Jayat, J. P. (2016). *Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el piedemonte de yungas del noroeste argentino.*

APN. (2015). *Plan de gestión—Parque Nacional El Palmar (Administración de Parques Nacionales).* [https://sib.gob.ar/archivos/Plan\\_de\\_Gestion\\_El\\_Palmar\\_Doc\\_Final.pdf](https://sib.gob.ar/archivos/Plan_de_Gestion_El_Palmar_Doc_Final.pdf)

Ballari, S. A. (2014). *El jabalí (Sus scrofa) en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos: Uso de hábitat, dieta, impactos y manejo.* <https://rdu.unc.edu.ar/handle/11086/11834>

Ballari, S. A., Anderson, C. B., & Valenzuela, A. E. J. (2016). Understanding trends in biological invasions by introduced mammals in southern South America: A review of research and management. *Mammal Review*, 46(3), 229–240. <https://doi.org/10.1111/mam.12065>

Ballari, S. A., Cirignoli, S., Winter, M., Cuevas, M. F., Merino, M. L., Monteverde, M., Barrios-García, M. N., Sanguinetti, J., Lartigau, B., Kin, M. S., & Relva, M. A. (2019). *Sus scrofa | Categorización de los mamíferos de Argentina.*

<http://cma.sarem.org.ar/es/especie-exotica/sus-scrofa>

Ballari, S. A., Cuevas, M. F., Cirignoli, S., & Valenzuela, A. E. J. (2015a). Invasive wild boar in Argentina: Using protected areas as a research platform to determine distribution, impacts and management. *Biological Invasions*, 17(6), 1595–1602.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-014-0818-7>

Ballari, S. A., Cuevas, M. F., Ojeda, R. A., & Navarro, J. L. (2015b). Diet of wild boar (*Sus scrofa*) in a protected area of Argentina: The importance of baiting. *Mammal Research*.

Barrios-García, M. N., & Ballari, S. A. (2012). Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced

and native range: A review. *Biological Invasions*, 14(11), 2283–2300.

<https://doi.org/10.1007/s10530-012-0229-6>

Barrios-García, M. N., Classen, A. T., & Simberloff, D. (2014). Disparate responses of above-and belowground properties to soil disturbance by an invasive mammal. *Ecosphere*, 5(4), 1–13.

Barrios-García, M. N., Relva, M. A., & Kitzberger, T. (2012). Patterns of use and damage by exotic deer on native plant communities in northwestern Patagonia. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 137–146.

Batista, W. B., Rolhauser, A. G., Biganzoli, F., Burkart, S. E., Goveto, L., Maranta, A., Pignataro, A. G., Morandeira, N. S., & Rabadán, M. (2014). Las comunidades vegetales de La Sabana del Parque Nacional El Palmar (Argentina). *Darwiniana, nueva serie*, 2(1), 5–38.

Batschelet, E. (1981). Circular statistics in biology. ACADEMIC PRESS, 111 FIFTH AVE., NEW YORK, NY 10003, 1981, 388.

Begon, M., Harper, J. I., & Colin, C. R. (1988). Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Editorial Omega SA, Barcelona, España. *Diaphorina citri*.

Bernegossi, A. M., Borges, C. H. de S., Sandoval, E. D. P., Cartes, J. L., Cernohorska, H., Kubickova, S., Vozdova, M., Caparroz, R., González, S., & Duarte, J. M. B. (2022). Resurrection of the genus Subulo Smith, 1827 for the gray brocket deer, with designation of a neotype. *Journal of Mammalogy*.

Berta, A. (1982). *Cerdocyon thous*. *Mammalian species*, 186, 1–4.

Bezaury-Creel, J. E. (2009). El valor de los bienes y servicios que las áreas naturales protegidas proveen a los mexicanos. *The nature conservancy-Programa México*, 36.

Blackburn, T. M., Cassey, P., Duncan, R. P., Evans, K. L., & Gaston, K. J. (2004). Avian Extinction and Mammalian Introductions on Oceanic Islands. *Science*, 305(5692), 1955–1958. <https://doi.org/10.1126/science.1101617>

Black-Décima, P., Camino, M., Cirignoli, S., de Bustos, S., Matteucci, S. D., Perez Carusi, L., & Varela, D. (2019). Tropical Ungulates of Argentina (Chapter 13)—En Ecology and

Conservation of Tropical Ungulates in Latin America. *Ecology and conservation of tropical ungulates in Latin America*, 395–414.

Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K., Guerra, J., & Romo, D. (2012). Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of eastern Ecuador.

*Ecotropica*, 18(2), 137–146.

Bolkovic, M. L., Quintana, R., Cirignoli, S., Perovic, P. G., Eberhardt, A., Byrne, S., Bareiro, R., & Porini, G. (2019). Hydrochoerus hydrochaeris | *Categorización de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/hydrochoerus-hydrochaeris>

Bonino, N., Sbriller, A., Manacorda, M. M., & Larosa, F. (1997). Food partitioning between the mara (*Dolichotis patagonum*) and the introduced hare (*Lepus europaeus*) in the Monte Desert, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 32(3), 129–134.

Bonino, N., & Soriguer, R. C. (2009). *The invasion of Argentina by the European wild rabbit Oryctolagus cuniculus*.

Brady, C. A. (1979). Observations on the behavior and ecology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*). *Vertebrate ecology in the northern neotropics*, 161–171.

Bruning, D. F. (1974). Social structure and reproductive behavior in the Greater Rhea. *Living Bird*, 13(25), 294.

Caley, P. (1997). Movements, activity patterns and habitat use of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical habitat. *Wildlife Research*, 24(1), 77–87.

Calfayan, L. M. (2021). Comparación morfológica de heces de *Mazama gouazoubira* y del ciervo introducido *Axis axis* (Cetartiodactyla: Cervidae). *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos*, 3.

Camilloni, I. A. (2018). *Argentina y el cambio climático*.

Campos Krauer, J. M. (2009). *Landscape ecology of the capybara (Hydrochoerus hydrochaeris) in the Chaco region of Paraguay* [PhD Thesis]. Kansas State University.

Caruso, N. C., Luengos Vidal, E. M., Manfredi, M. C., Araujo, M. S., Lucherini, M., & Casanave, E. B. (2020). Co-occurrence, habitat use and activity pattern of carnivore species in a coastal area of Argentina. *bioRxiv*, 2020–03.

- Caruso, N., Valenzuela, A. E., Burdett, C. L., Luengos Vidal, E. M., Birochio, D., & Casanave, E. B. (2018). Summer habitat use and activity patterns of wild boar *Sus scrofa* in rangelands of central Argentina. *PLoS One*, 13(10), e0206513.
- Chamberlain, S., & Miller, D. (2020). rphylopic: Get Silhouettes of Organisms from “Phylopic” (0.3.0). <https://CRAN.R-project.org/package=rphylopic>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547.
- Cirignoli, S., Pereira, J. A., & Varela, D. (2019). Cerdocyon thous | *Categorización de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/cerdocyon-thous>
- Colautti, R. I., & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define ‘invasive’ species: Defining invasive species. *Diversity and Distributions*, 10(2), 135–141.  
<https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x>
- Corriale, M. J. (2010). *Uso y selección de hábitat del carpincho (Hydrochoerus hydrochaeris) a distintas escalas espacio-temporales en los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina* [Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales].  
[https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/collection/tesis/document/tesis\\_n4905\\_Corriale](https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/collection/tesis/document/tesis_n4905_Corriale)
- Crespo, J. A. (1982). Introducción a la ecología de los mamíferos del Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos: I introducción, II aspectos ecológicos, III aspectos relacionados con la conservación, IV comentarios y situación actual de algunas especies de mamíferos, V conclusiones. *Anales de Parques Nacionales: órgano oficial de la Administración de Parques Nacionales*, 15(1).
- Cruz, P., Iezzi, M. E., De Angelo, C., Varela, D., Di Bitetti, M. S., & Paviolo, A. (2018). Effects of human impacts on habitat use, activity patterns and ecological relationships among medium and small felids of the Atlantic Forest. *PLOS ONE*, 13(8), e0200806.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200806>
- Cuellar, E., Maffei, L., Arispe, R., & Noss, A. (2006). Geoffroy’s cats at the northern limit of their range: Activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry

- forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 41(3), 169–177.
- Cuyckens, G. A. E., Pereira, J. A., Trigo, T. C., Da Silva, M., Gonçalves, L., Huaranca, J. C., Bou Pérez, N., Cartes, J. L., & Eizirik, E. (2016). Refined assessment of the geographic distribution of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) (Mammalia: Felidae) in the Neotropics. *Journal of Zoology*, 298(4), 285–292.
- Davies, S. J., & Bamford, M. (2002). *Ratites and tinamous*. Oxford University Press.
- Davis, M. A., & Thompson, K. (2001). Invasion terminology: Should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help! *Bulletin of the Ecological Society of America*, 82(3), 206–206.
- Davis, M. A., Thompson, K., & Grime, J. P. (2001). Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions*, 7(1–2), 97–102.
- Di Bitetti, M. S., Di Blanco, Y. E., Pereira, J. A., Paviolo, A., & Pírez, I. J. (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.  
<https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-113.1>
- Di Bitetti, M. S., Paviolo, A., & De Angelo, C. (2014). *Camera trap photographic rates on roads vs. off roads: Location does matter – Mastozoología Neotropical*.  
<https://mn.sarem.org.ar/article/camera-trap-photographic-rates-on-roads-vs-off-roads-location-does-matter/>
- digiKam Development Team. (2021). digiKam: *DigiKam API reference page*.  
<https://www.digikam.org/>
- Duckworth, J. W., Kumar, N. S., Anwarul Islam, M., Sagar Baral, H., & Timmins, R. (2015). *Axis axis. The IUCN red list of threatened species*, 2015–4.
- Eberhardt, M. A. T. (2014). *Evaluación de la dinámica de salud en poblaciones de Hydrochoerus hydrochaeris L. 1766 (RODENTIA: Caviidae): Intensidad del parasitismo gastrointestinal* [PhD Thesis]. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Faria-Correla, M., Balbueno, R. A., Vieira, E. M., & de Freitas, T. R. (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.

Fasanella, M., Poljak, S., & Lizarralde, M. S. (2010). Invasive North American beaver (*Castor canadensis*): The distribution of mitochondrial variation across the archipelago of Tierra del Fuego. *Mastozoología Neotropical*, 17(1), 43–52.

Fasola, L., & Valenzuela, A. E. J. (2014). Invasive carnivores in Patagonia: Defining priorities for their management using the American mink (*Neovison vison*) as a case study. *Ecología Austral*, 24(2), 173–182.

Ferreguetti, Á. C., Tomás, W. M., & Bergallo, H. G. (2015). Density, occupancy, and activity pattern of two sympatric deer (*Mazama*) in the Atlantic Forest, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 96(6), 1245–1254.

Flueck, W. T. (2010). Exotic deer in southern Latin America: What do we know about impacts on native deer and on ecosystems? *Biological Invasions*, 12, 1909–1922.

Flueck, W. T. (2014). Continuing impacts on red deer from a volcanic eruption in 2011. *European Journal of Wildlife Research*, 60, 699–702.

Flueck, W. T., & Smith-Flueck, J. A. M. (2012). Diseases of red deer introduced to Patagonia and implications for native ungulates. *Animal Production Science*, 52(8), 766–773.

Gaertner, M., Den Breeyen, A., Cang Hui, & Richardson, D. M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 33(3), 319–338.  
<https://doi.org/10.1177/0309133309341607>

Gallina-Tessaro, S., Pérez-Solano, L. A., Reyna-Hurtado, R., & Escobedo-Morales, L. A. (2019). Brocket deer (Chapter 16)—En Ecology and Conservation of Tropical Ungulates in Latin America. *Ecology and conservation of tropical ungulates in Latin America*, 395–414.

Gantchoff, M. G., & Belant, J. L. (2016). Patterns of coexistence between two mesocarnivores in northern Patagonia in the presence of invasive hares and anthropogenic disturbance.

*Austral Ecology*, 41(1), 97–105.

García Erize, F., & Gómez Villafaña, Isabel. E. (2016). Habitats selected by the endangered Greater Rhea (*Rhea americana*)—Implications for conservation. *Emu - Austral Ornithology*, 116(4), 379–386. <https://doi.org/10.1071/MU15124>

García-Llorente, M., Martín-López, B., González, J. A., Alcorlo, P., & Montes, C. (2008). Social perceptions of the impacts and benefits of invasive alien species: Implications for management. *Biological Conservation*, 141(12), 2969–2983.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.003>

Giordano, P. F., Bellis, L. M., Navarro, J. L., & Martella, M. B. (2008). Abundance and spatial distribution of Greater Rhea *Rhea americana* in two sites on the pampas grasslands with different land use. *Bird Conservation International*, 18(1), 63–70.

Goveto, L., Batista, W. B., & Aguiar, M. R. (2005). *Ocurrencia histórica de fuegos en la sabana del Parque Nacional El Palmar: Evidencias climáticas y florísticas*.

Grolemund, G., & Wickham, H. (2011). Dates and Times Made Easy with *lubridate*. *Journal of Statistical Software*, 40, 1–25. <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i03>

Grotta-Neto, F., Peres, P. H. F., Piovezan, U., Passos, F. C., & Duarte, J. M. B. (2019). Influential factors on gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*) activity and movement in the Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 100(2), 454–463.  
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz056>

Guichón, M. L., & Doncaster, C. P. (2008). Invasion dynamics of an introduced squirrel in Argentina. *Ecography*, 31(2), 211–220.

Gürtler, R. E., Martín Izquierdo, V., Gil, G., Cavicchia, M., & Maranta, A. (2017). Coping with wild boar in a conservation area: Impacts of a 10-year management control program in north-eastern Argentina. *Biological Invasions*, 19(1), 11–24.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1256-5>

Gürtler, R. E., Rodríguez-Planes, L. I., Gil, G., Izquierdo, V. M., Cavicchia, M., & Maranta, A. (2018). Differential long-term impacts of a management control program of axis deer and wild boar in a protected area of north-eastern Argentina. *Biological Invasions*, 20(6),

1431–1447. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1635-6>

Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science*, 131(3409), 1292–1297. <https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>

Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. (1989). Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *The Journal of Animal Ecology*, 667–679.

Herrera, E. A., Salas, V., Congdon, E. R., Corriale, M. J., & Tang-Martínez, Z. (2011). Capybara social structure and dispersal patterns: Variations on a theme. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 12–20.

Herrero, J., García-Serrano, A., & García-González, R. (2008). Reproductive and demographic parameters in two Iberian wild boar *Sus scrofa* populations. *Mammal Research*, 53, 355–364.

Hettinger, N. (2001). Exotic Species, Naturalisation, and Biological Nativism. *Environmental Values*, 10(2), 193–224. <https://doi.org/10.3197/096327101129340804>

Heywood, V. H. (1989). Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. *Biological invasions: a global perspective*, 31–60.

Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201–228.

Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

Huck, M., Juárez, C. P., Rotundo, M. A., Dávalos, V. M., & Fernández-Duque, E. (2017). Mammals and their activity patterns in a forest area in the Humid Chaco, northern Argentina. *Check List*, 13(4), 363–378.

Hutchinson, G. E. (1957). Population studies-animal ecology and demography-concluding remarks. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 22, 415–427.

IUCN. (1994). *IUCN World Commission on Protected Areas, World Conservation Monitoring Centre—Guidelines for protected area management categories*.

- IUCN. (2023). *The IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Jaksic, F. (2007). *Ecología de comunidades*. Ediciones UC.
- Jaksic, F., & Castro, S. A. (2021). *Biological Invasions in the South American Anthropocene: Global Causes and Local Impacts*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-56379-0>
- Jeschke, J. M. (2008). Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Diversity and Distributions*, 14(6), 913–916.
- Jiménez, C. F., Quintana, H., Pacheco, V., Melton, D., & Tello, G. (2010). *Camera trap survey of medium and large mammals in a montane rainforest of northern Peru Evaluación de mamíferos medianos y grandes mediante trampas cámara en un bosque montano del norte del Perú*.
- Juliá, J. P., Varela, D., Periago, M. E., Cirignoli, S., Muzzachiodi, N., Camino, M., Barri, F., Iezzi, M. E., & de Bustos, S. (2019). *Mazama gouazoubira | Categorización de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/mazama-gouazoubira>
- Kendle, A. D., & Rose, J. E. (2000). The aliens have landed! What are the justifications for ‘native only’ policies in landscape plantings? *Landscape and urban planning*, 47(1–2), 19–31.
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Krebs, C. J. (2014). Capítulo 14 en *Ecological Methodology*. 3. [https://www.zoology.ubc.ca/~krebs/downloads/krebs\\_chapter\\_14\\_2021.pdf](https://www.zoology.ubc.ca/~krebs/downloads/krebs_chapter_14_2021.pdf)
- Lizarralde, M. (2016). Especies exóticas invasoras (EEI) en Argentina: Categorización de mamíferos invasores y alternativas de manejo. *Mastozoología neotropical*, 23(2), 267–277.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 20(5), 223–228.
- Long, J. L. (2003). *Introduced mammals of the world: Their history, distribution and abundance*.

- Lovell, S. J., & Stone, S. F. (2006). The economic impacts of aquatic invasive species: A review of the literature. *Agricultural and resource economics review*, 35(1), 195–208.
- Loveridge, A. J., & Macdonald, D. W. (2003). Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *Journal of Zoology*, 259(2), 143–153.  
<https://doi.org/10.1017/S0952836902003114>
- Luengos Vidal, E., Farías, A., Valenzuela, A. E. J., & Caruso, N. (2019). *Lycalopex gymnocercus | Categorización de los mamíferos de Argentina*.  
<http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/lycalopex-gymnocercus>
- Lund, U., Agostinelli, C., Arai, H., Gagliardi, A., García-Portugués, E., Giunchi, D., Irisson, J.-O., Pocernich, M., & Rotolo, F. (2022). *R package circular: Circular Statistics (version 0.4-95)*. <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>
- Luo, J., & Fox, B. J. (1996). Seasonal and successional dietary shifts of two sympatric rodents in coastal heathland: A possible mechanism for coexistence. *Austral Ecology*, 21(2), 121–132. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1996.tb00593.x>
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385.  
<https://doi.org/10.1086/282505>
- Maccarini, T. B., Attias, N., Medri, I. M., Marinho-Filho, J., & Mourão, G. (2015). Temperature influences the activity patterns of armadillo species in a large neotropical wetland. *Mammal Research*, 60, 403–409.
- Macdonald, D. W., & Courtenay, O. (1996). Enduring social relationships in a population of crab-eating zorros, *Cerdocyon thous*, in Amazonian Brazil (Carnivora, Canidae). *Journal of Zoology*, 239(2), 329–355.
- Magnusson, W. E. (1997). *Neotropical rainforest mammals: A field guide*. University of Chicago Press.
- Malhi, Y. (2017). The Concept of the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 42(1), 77–104. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102016-060854>
- Manfredi, C., Lucherini, M., Soler, L., Baglioni, J., Vidal, E. L., & Casanave, E. B. (2011).

Activity and movement patterns of Geoffroy's cat in the grasslands of Argentina.

*Mammalian Biology*, 76(3), 313–319.

Marcos, A., Carpinetti, B., Ferro, N., Aronowicz, T., & Dassa, L. (2021). Percepción del impacto de cerdos cimarrones (jabalíes) sobre la producción agropecuaria de Argentina. *Revista veterinaria*, 31(2), 131–136.

Mardia, K. V. (1972). *Statistics of directional data Academic*. London.

Margules, C. R., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405(6783), 243–253. <https://doi.org/10.1038/35012251>

Marques, R. V., & Fábian, M. E. (2018). Daily activity patterns of medium and large neotropical mammals during different seasons in an area of high altitude Atlantic rain forest in the South of Brazil. *Rev Bras Zoociências*, 19(3), 38–64.

Mendoza Sáenz, V., Horváth, A., Ruíz-Montoya, L., Escalona Segura, G., & Navarrete Gutiérrez, D. A. (2017). *Patrones de diversidad de murciélagos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México*.

<https://mn.sarem.org.ar/article/patrones-de-diversidad-de-murcielagos-en-la-reserva-de-la-biosfera-selva-el-ocote-chiapas-mexico/>

Mendoza Sagrera, I. (2020). Estadística circular aplicada a la Ecología. *Ecosistemas*, 29(2).

<https://doi.org/10.7818/ECOS.1995>

Meredith, M., & Ridout, M. (2021). *Overlap. R Core Development Team*.

Merino, M. L., & Carpinetti, B. N. (2003). *Feral pig (Sus scrofa) population estimates in Bahía Samborombón conservation area, Buenos Aires province, Argentina*. Mastozoología Neotropical, vol. 10, núm. 2, julio-diciembre, 2003, pp. 269-275.

Merino, M. L., Carpinetti, B. N., & Abba, A. M. (2009). Invasive Mammals in the National Parks System of Argentina. *Natural Areas Journal*, 29(1), 42–49.

<https://doi.org/10.3375/043.029.0105>

Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species.

*Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5446–5451.

<https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>

- Mooney, H. A., & Hobbs, R. J. (2000). *Invasive species in a changing world*. Island press.
- Mooney, H. A., Mack, R., McNeely, J. A., Neville, L. E., Schei, P. J., & Waage, J. K. (2005). *Invasive Alien Species: A New Synthesis*. Island Press.
- Motta-Junior, J. C., Lombardi, J. A., & Talamoni, S. A. (1994). Notes on crab-eating fox (*Dusicyon thous*) seed dispersal and food habits in southeastern Brazil. *Mammalia (Paris)*, 58.
- Muzzachiodi, N. (2007). Lista comentada de las especies de mamíferos de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Fundación de Historia Natural Félix de Azara y Universidad Maimónides, Buenos Aires*.
- Naughton-Treves, L., Holland, M. B., & Brandon, K. (2005). The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annu. Rev. Environ. Resour.*, 30, 219–252.
- Niedballa, J., Sollmann, R., Courtiol, A., & Wilting, A. (2016). *camtrapR*: An R package for efficient camera trap data management. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1457–1462. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12600>
- Novillo, A., & Ojeda, R. A. (2008). The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions*, 10(8), 1333–1344. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9208-8>
- Ooms, J. (2021). *magick: Advanced Graphics and Image-Processing in R* (2.7.3). <https://CRAN.R-project.org/package=magick>
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11(5), 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pereira, J. A., Lucherini, M., Cuyckens, G. A. E., Varela, D., & Muzzachiodi, N. (2019). *Leopardus geoffroyi | Categorización de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/leopardus-geoffroyi>
- Pfeiffer, J. M., & Voeks, R. A. (2008). Biological invasions and biocultural diversity: Linking ecological and cultural systems. *Environmental conservation*, 35(4), 281–293.
- Policelli, N., Picca, P., & Gómez Villafañe, I. E. (2019). Is prescribed fire a suitable management

- tool to reduce shrub encroachment in palm savannas?: Prescribed fire in palm savannas. *Restoration Ecology*, 27(1), 109–119. <https://doi.org/10.1111/rec.12824>
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, 20(1), 297–330.
- QGis Development Team. (2021). *QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation*. <http://www.qgis.org>
- Quintana, R. D. (2003). *Seasonal effects on overlap trophic niche between capybara (Hydrochaeris hydrochaeris) and livestock, and on trophic niche breadths in a rangeland of Central Entre Ríos, Argentina*.
- Quintana, R. D., Monge, S., & Malvárez, A. I. (1998). *Feeding patterns of capybara Hydrochaeris hydrochaeris (Rodentia, Hydrochaeridae) and cattle in the non-insular area of the Lower Delta of the Paraná River, Argentina*.
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rabuffetti, F. L., & Cerezo, A. (2017). *Resultados Obtenidos, en Categorización de las Aves de la Argentina*.  
<https://avesargentinas.org.ar/sites/default/files/Categorizacion-de-aves-de-la-Argentina.pdf>
- Reboreda, J. C., & Fernández, G. J. (2005). Estudios sobre ecología del comportamiento del ñandú, *Rhea Americana*. *Publicaciones FUCEMA (Fundación para la Conservación de las Especies y el Medio Ambiente)*. Documento electrónico.
- Relva, M. A., Castán, E., & Mazzarino, M. J. (2014). Litter and soil properties are not altered by invasive deer browsing in forests of NW Patagonia. *Acta Oecologica*, 54, 45–50.
- Ricciardi, A., Palmer, M. E., & Yan, N. D. (2011). Should biological invasions be managed as natural disasters? *BioScience*, 61(4), 312–317.
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14, 322–337.

Rivero, K., Rumiz, D. I., & Taber, A. B. (2005). *Differential habitat use by two sympatric brocket deer species (Mazama americana and M. gouazoubira) in a seasonal Chiquitano forest of Bolivia.*

Rosenzweig, M. L. (2001). The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, 3(3), 361–367.

RStudio Team. (2022). RStudio: *Integrated Development Environment for R*. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>

Ruiz Selmo, F., Fernando, E., Minotti, P. G., Scopel, A., & Parimbelli, M. (2007). *Análisis de la heterogeneidad fisonómico-funcional de la vegetación del Parque Nacional El Palmar y su relación con la invasión por leñosas exóticas.*

Sala, O. E., Stuart Chapin, F., III, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>

Sanguinetti, J., Buria, L., Malmierca, L., Valenzuela, A. E., Núñez, C., Pastore, H., Chauchard, L., Ferreyra, N., Massaccesi, G., & Gallo, E. (2014). Manejo de especies exóticas invasoras en Patagonia, Argentina: Priorización, logros y desafíos de integración entre ciencia y gestión identificados desde la Administración de Parques Nacionales. *Ecología austral*, 24(2), 183–192.

Sanguinetti, J., & Pastore, H. (2016). Abundancia poblacional y manejo del jabalí (*Sus scrofa*): Una revisión global para abordar su gestión en la Argentina. *Mastozoología neotropical*, 23(2), 305–323.

Schmid, F., & Schmidt, A. (2006). Nonparametric estimation of the coefficient of overlapping—Theory and empirical application. *Computational statistics & data analysis*, 50(6), 1583–1596.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity.

*Science*, 185(4145), 27–39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>

SIB. (2023). *SIB | Sistema de Información de Biodiversidad, Parques Nacionales, Argentina*.

<https://sib.gob.ar/index.html#!/areas-protegidas>

Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M., & Macdonald, D. W. (2004). *Canids: Foxes, wolves, jackals, and dogs: status survey and conservation action plan*. IUCN–The World Conservation Union.

Silveira de Oliveira, E., Ludwig da Fontoura Rodrigues, M., Machado Severo, M., Gomes dos Santos, T., & Kasper, C. B. (2020). Who's afraid of the big bad boar? Assessing the effect of wild boar presence on the occurrence and activity patterns of other mammals. *Plos one*, 15(7), e0235312.

Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

Simberloff, D., & Rejmánek, M. (2011). *Encyclopedia of biological invasions*. Univ of California Press.

Speziale, K. L., Lambertucci, S. A., Carrete, M., & Tella, J. L. (2012). Dealing with non-native species: What makes the difference in South America? *Biological Invasions*, 14, 1609–1621.

Speziale, K. L., Lambertucci, S. A., Souto, C. P., & Hiraldo, F. (2014). Recovering native culture in a world of non-native species. *Conservation biology*, 28(4), 1129–1131.

Steinmetz, R., Seuaturien, N., & Chutipong, W. (2013). Tigers, leopards, and dholes in a half-empty forest: Assessing species interactions in a guild of threatened carnivores. *Biological conservation*, 163, 68–78.

Stewart, K. M., Bowyer, R. T., Kie, J. G., Cimon, N. J., & Johnson, B. K. (2002). Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: Resource partitioning and competitive displacement. *Journal of Mammalogy*, 83(1), 16.

Tammone Santos, A., Condorí, W. E., Scialfa, E. A., Caselli, E. A., Guerrero, M., Funes, M. E.,

- Delaloye, A., & Estein, S. M. (2018). *Seroprevalencia de leptospirosis en ciervo axis (Axis axis) en el marco del plan de control de mamíferos exóticos invasores del Parque Nacional El Palmar*. Asociación Argentina de Zoonosis.
- Tannerfeldt, M., Elmhagen, B., & Angerbjörn, A. (2002). Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia*, 213–220.
- Tellarini, J. F., Cirignoli, S., Aprile, G., Sobral Zotta, N., Varela, D., Maranta, A., Fracassi, N., Lartigau, B., & Gómez Villafañe, I. E. (2019). Axis axis | *Categorización de los mamíferos de Argentina*. <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-exotica/axis-axis>
- Tellarini, J. F., Merino, M. L., & Pereira, J. A. (2023). Axis axis—*En Introduced Invasive Mammals of Argentina—SAREM - Volume 3*. 215–221.
- Terborgh, J., & Estes, J. A. (2013). *Trophic cascades: Predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Island press.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, S. E., & Powell, G. (2009). Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 25(3), 261–270.
- Urbaneck, S. (2022). png: *Read and write PNG images (0.1-8)*.  
<https://CRAN.R-project.org/package=png>
- Valdez, D. J., Vera Cortez, M., Della Costa, N. S., Leche, A., Hansen, C., Navarro, J. L., & Martella, M. B. (2014). Seasonal changes in plasma levels of sex hormones in the Greater Rhea (*Rhea americana*), a South American Ratite with a complex mating system. *Plos one*, 9(5), e97334.
- Valenzuela, A. E., Anderson, C. B., Ballari, S. A., & Ojeda, R. A. (2023). *Introduced Invasive Mammals of Argentina—SAREM - Volume 3*.  
<https://www.sarem.org.ar/wp-content/uploads/2021/04/SAREM-Introduced-Invasive-Mammals-of-Argentina-2023.pdf>
- Valenzuela, A. E., Anderson, C. B., Fasola, L., & Cabello, J. L. (2014). Linking invasive exotic vertebrates and their ecosystem impacts in Tierra del Fuego to test theory and determine action. *Acta Oecologica*, 54, 110–118.

Valéry, L., Fritz, H., Lefevre, J.-C., & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10(8), 1345–1351.

<https://doi.org/10.1007/s10530-007-9209-7>

Varela, D., Abba, A. M., & Superina, M. (2019). Dasypus novemcinctus | *Categorización de los mamíferos de Argentina*.

<http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/dasypus-novemcinctus>

Vieira, E. M., & Port, D. (2007). Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *Journal of Zoology*, 272(1), 57–63.

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702–708.

Watson, J. E. M., Dudley, N., Segan, D. B., & Hockings, M. (2014). The performance and potential of protected areas. *Nature*, 515(7525), Article 7525.

<https://doi.org/10.1038/nature13947>

Wei, F., Feng, Z., Wang, Z., & Hu, J. (2000). Habitat use and separation between the giant panda and the red panda. *JOURNAL OF MAMMALOGY*, 81(2), 8.

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., ... Yutani, H. (2019).

Welcome to the *Tidyverse*. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686.

<https://doi.org/10.21105/joss.01686>

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & RStudio. (2022a). dplyr: *A Grammar of Data Manipulation* (1.0.10). <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>

Wickham, H., Girlich, M., & RStudio. (2022b). tidyr: *Tidy Messy Data* (1.2.1).

<https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>

Wickham, H., Hester, J., Francois, R., Bryan, J., & Bearrows, S. (2022c). readr: *Read Rectangular Text Data* (2.1.3). <https://CRAN.R-project.org/package=readr>

- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., & Losos, E. (1998). Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48(8), 607–615.
- Wilke, C. O. (2020). cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for “ggplot2” (1.1.1). <https://CRAN.R-project.org/package=cowplot>
- Wilke, C. O., & Wiernik, B. M. (2022). ggtext: Improved Text Rendering Support for “ggplot2” (0.1.2). <https://CRAN.R-project.org/package=ggtext>
- Williamson, M. (1996). *Biological invasions*. Springer Science & Business Media.
- Williamson, M. (1999). Invasions. *Ecography*, 22(1), 5–12.
- Williamson, M., & Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77(6), 1661–1666.
- Zavaleta, E. S., Hobbs, R. J., & Mooney, H. A. (2001). Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8), 454–459.
- Zhang, J. (2016). spaa: SPecies Association Analysis (0.2.2).  
<https://CRAN.R-project.org/package=spaa>
- Ziller, S. R., Reaser, J. K., Neville, L. E., & Brand, K. (2005). *Especies alienígenas invasoras en Sudamérica Informes Nacionales & Directorio de Recursos*.  
<https://www.gisp.org/downloadpubs/IASSouthAmericaNatReps.pdf>
- Zúñiga, A. H., & Sandoval, R. (2020). *Patrón de actividad y uso del espacio de la liebre europea (Lepus europaeus, Pallas 1782) en un área protegida del centro-sur de Chile afectada por un incendio – Mastozoología Neotropical*.  
<https://doi.org/10.31687/saremMN.20.27.2.0>

## 6. ANEXOS

### 6.1. Intensidad de uso

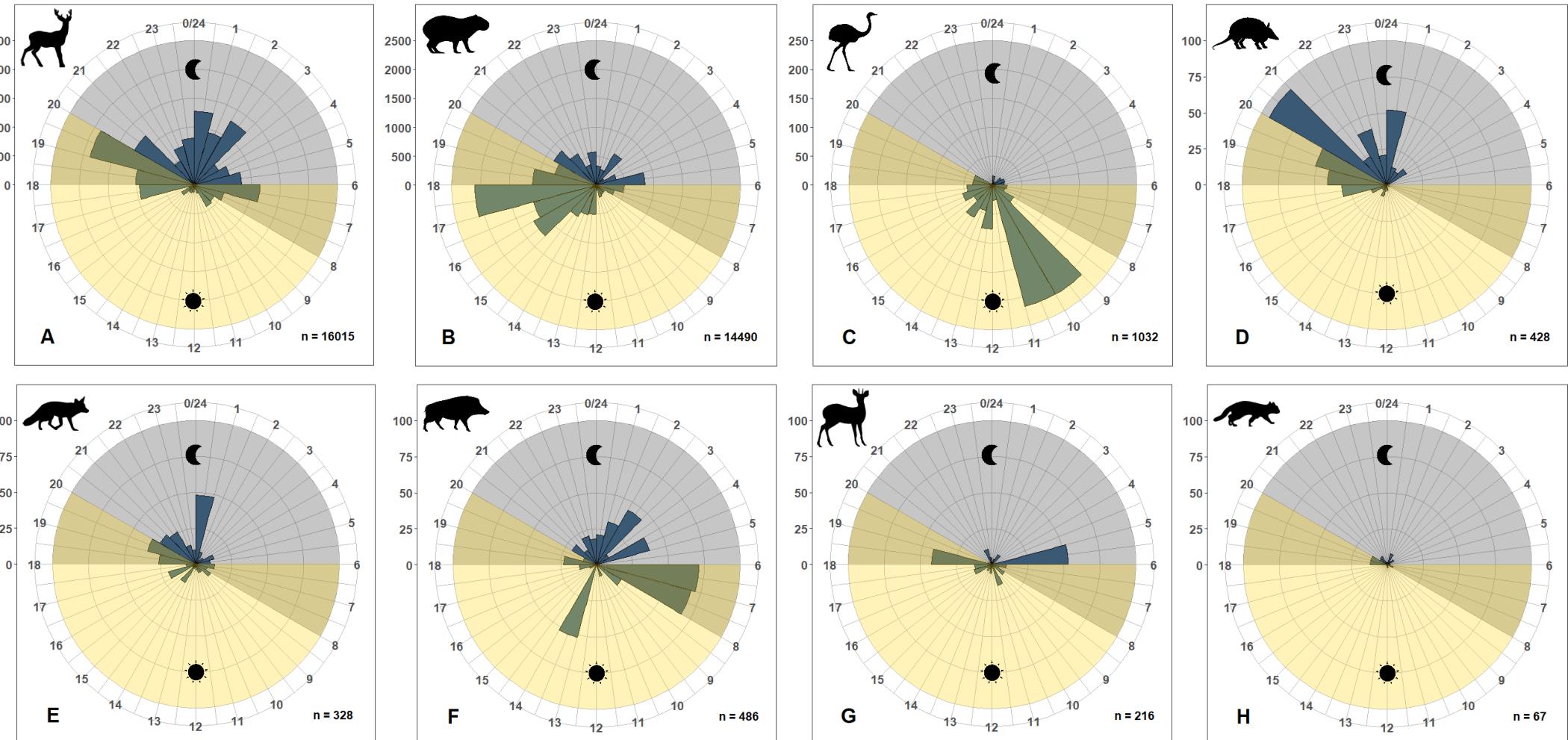
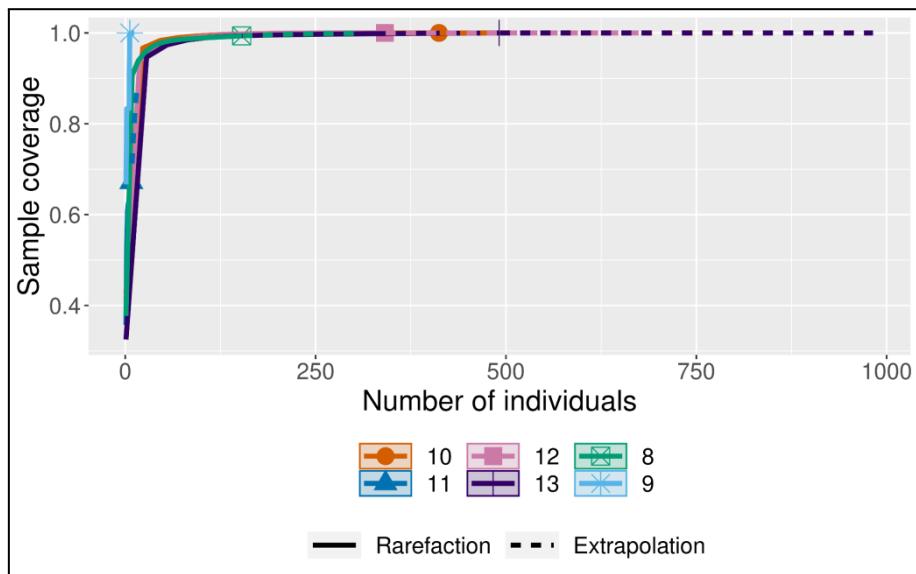
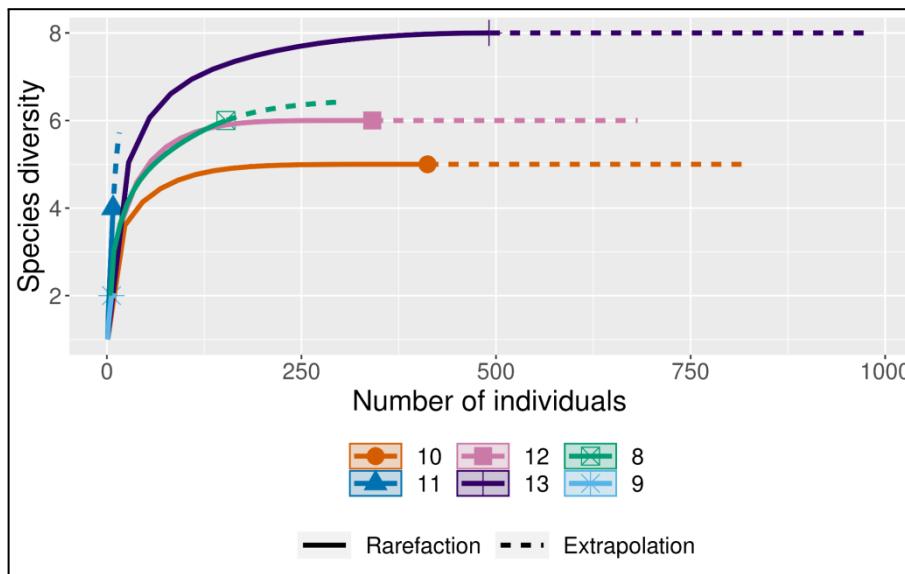
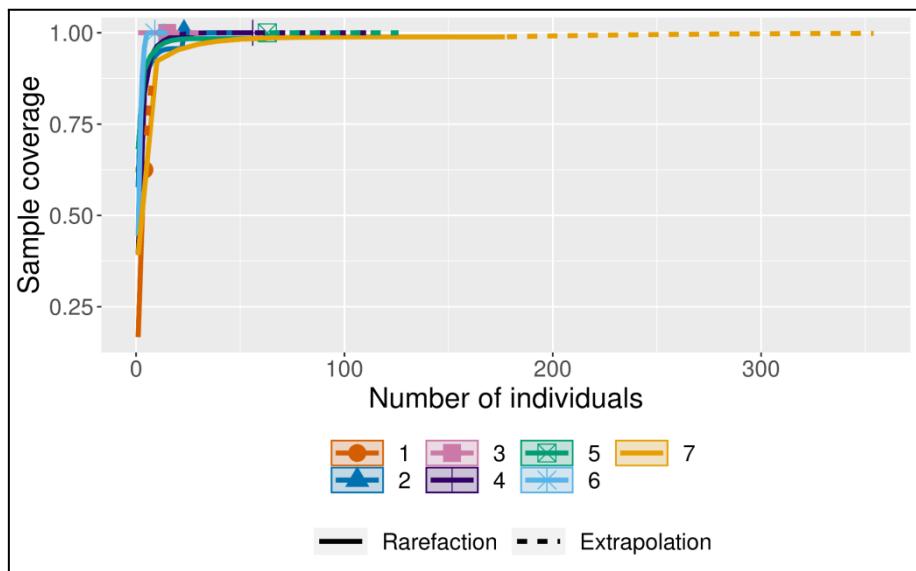
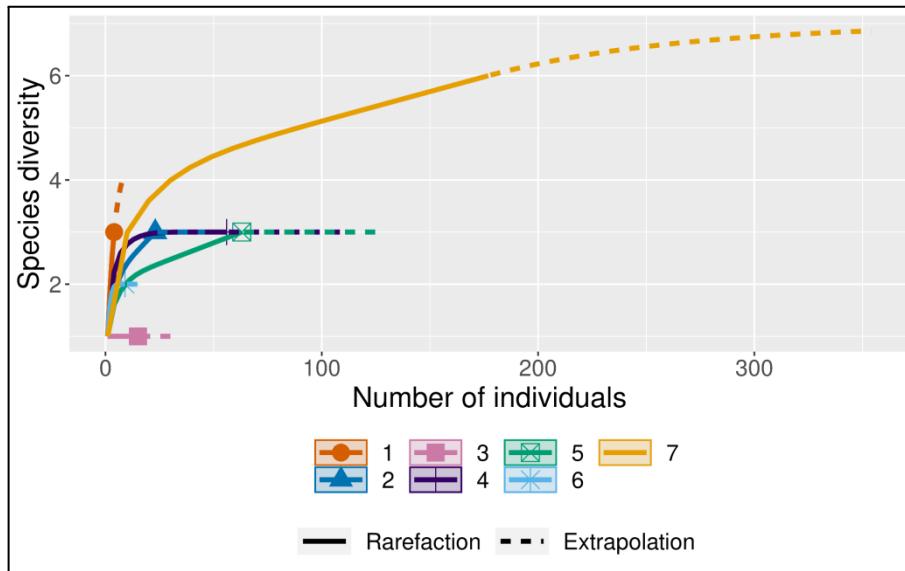


Figura 19: Distribución temporal de registros totales (no necesariamente independientes) de (A) ciervo axis *Axis axis*, (B) carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*, (C) ñandú *Rhea americana*, (D) armadillos, (E) zorros, (F) jabalí *Sus scrofa*, (G) corzuela parda *Subulo gouazoubira* y (H) gato montés *Leopardus geoffroyi* obtenidos para todo el estudio (sin separar por estación) realizado en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. Notar la diferencia en la escala entre los gráficos del ciervo axis y el carpincho, con el ñandú y con el resto de los taxones.

## 6.2. Curvas de rarefacción y completitud



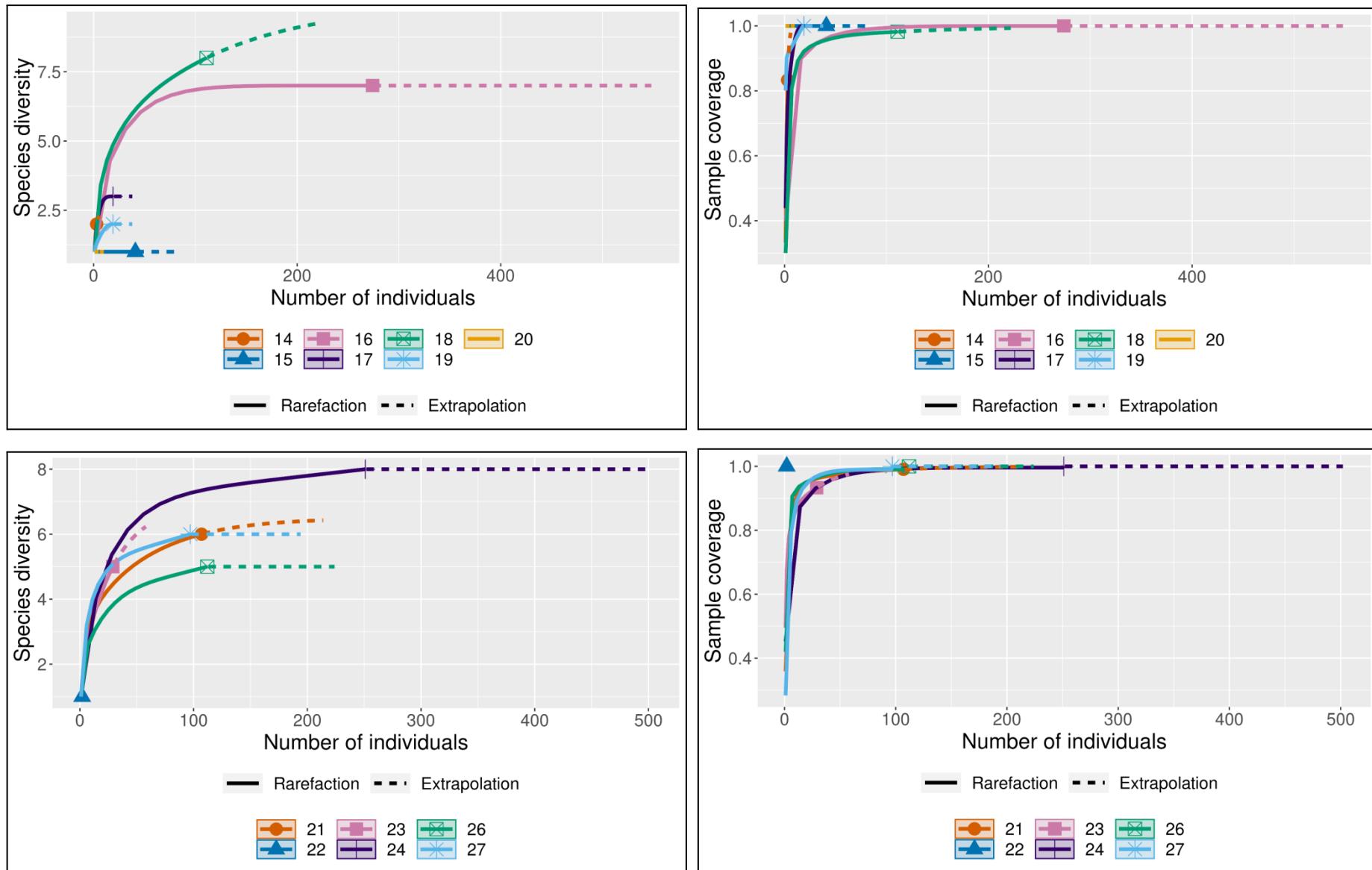


Figura 20: Curvas de (A) rarefacción y (B) completitud para los sitios del (1) Noreste, (2) Sudeste, (3) Centro y (4) Oeste del Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.