

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**REPARTO DE RECURSOS EN GREMIOS DE
CARNÍVOROS:
UNA APROXIMACIÓN ECOLÓGICA Y MORFOLÓGICA**

**TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR DE LA
UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES EN EL ÁREA ECOLOGÍA**

Por

SONIA CRISTINA ZAPATA

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL DELIBES DE CASTRO

CONSEJERO DE ESTUDIOS: DRA. MARÍA CRISTINA MAGGESE

**CENTRO DE INVESTIGACIONES DE PUERTO DESEADO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PATAGONIA AUSTRAL**

**REPARTO DE RECURSOS EN GREMIOS DE
CARNÍVOROS:
UNA APROXIMACIÓN ECOLÓGICA Y MORFOLÓGICA**

Dr. Ricardo Bastida

Dra. Patricia Gandini

Dr. Javier López de Casenave

REPARTO DE RECURSOS EN GREMIOS DE CARNÍVOROS: UNA APROXIMACIÓN ECOLÓGICA Y MORFOLÓGICA

RESUMEN

Estudiamos las relaciones tróficas y la morfología del aparato trófico de un ensamble de mamíferos carnívoros de Santa Cruz, Patagonia Argentina. Nuestros objetivos fueron: 1) evaluar las características tróficas del ensamble, 2) identificar morfogremios entre los miembros del ensamble y 3) evaluar la coherencia entre gremios tróficos y morfogremios. En una primera parte evaluamos los hábitos alimenticios, amplitud de nicho trófico y solapamiento de la dieta, anual y estacional, entre las distintas especies. Luego identificamos en forma objetiva gremios tróficos dentro del ensamble y evaluamos su variación estacional. La carnivoría, fundamentalmente de mamíferos, y en menor grado la insectivoría, fueron las estrategias de alimentación dominantes que adoptaron los miembros del ensamble. El alto grado de solapamiento de la dieta, anual o estacional, observado entre pares de especies sugiere que la forma en que estas se reparten los recursos alimenticios no es un factor importante estructurante de este ensamble. La estructura gremial del ensamble (cuatro gremios estuvieron presentes durante todo el año) no presentó variaciones estacionales, aunque la composición específica de los gremios cambió en forma estacional. Esta estructura no respondió, probablemente, a interacciones competitivas sino que se originó en respuesta a discontinuidades en el espectro de los recursos. Al mismo tiempo identificamos morfogremios entre los carnívoros de Patagonia, a partir de índices morfométricos, dentales y mandibulares, que describen aquellas características del aparato trófico más asociadas a la alimentación. Los carnívoros fueron agrupados en cuatro morfogremios siguiendo un gradiente carnivoría-omnivoría-insectivoría/herbivoría. Encontramos coherencia entre los gremios tróficos y los morfogremios identificados en el ensamble de Patagonia solamente en uno de los períodos estudiados. Posteriormente, para contrastar la consistencia de los resultados obtenidos en Patagonia, hemos utilizado como referencia el ensamble de carnívoros del Parque Nacional de Doñana, España. La estructura gremial observada en este ensamble tampoco presentó variaciones en los períodos estudiados, aunque la composición específica de los gremios cambió en estos períodos como respuesta a las fluctuaciones en la abundancia de conejos. No encontramos coherencia entre morfogremios y gremios ecológicos en el ensamble de Doñana en los períodos estudiados. Nuestros resultados sugieren que se cumple la hipótesis de que los gremios se forman en gran medida por asociación de especies separadas ecológicamente debido a la convergencia oportunista sobre recursos abundantes y energéticamente provechosos. Las restricciones ecológicas impuestas a cada predador por la abundancia y disponibilidad de las presas, así como por las interacciones competitivas con otras especies, podrán servir de base para explicar la falta de coherencia entre gremios tróficos y morfogremios.

PALABRAS CLAVE: dieta, relaciones tróficas, gremios ecológicos, morfología trófica, ecomorfología, carnívoros, Doñana, Patagonia.

RESOURCE PARTITIONING AMONG CARNIVORE GUILDS: TROPHIC AND MORPHOLOGICAL APPROACH

ABSTRACT

We studied trophic relationships and the morphology of the trophic apparatus of an assemblage of carnivorous mammals in Santa Cruz Province, Argentinean Patagonia. Our objectives were: 1) to evaluate the trophic characteristics of the assemblage, 2) to identify morphological guilds “morphoguilds” among the members of the assemblage, and 3) to evaluate the coherence between trophic guilds and morphoguilds. In the first part, we evaluated food habits, food niche breadth and food niche overlap, annually and seasonally, among the different species. Then we identified trophic guilds in an objective way among the members of the assemblage, evaluating seasonal variations. Carnivory, mainly on mammals, and insectivory in a lesser degree, were the main feeding strategies adopted by the members of the assemblage. The high trophic overlap, seasonally and annually, observed between species pairs suggests that the way that carnivores partition foods is not a key factor in structuring this assemblage. Guild structure of the assemblage (four guilds were present along a year) did not change seasonally, though the specific composition of the guilds changed. This structure did not respond to competitive interactions, but was probably originated by discontinuities in the resource base. At the same time, we identified morphoguilds among Patagonian carnivores, from dental and mandibular ratios that better describe the characteristics of the trophic apparatus associated with feeding. Carnivores were grouped in four morphoguilds following a canivory-omnivory-insectivory/herbivory gradient. Coherence between trophic and morphoguilds was only found in one of the studied periods. Then, in order to contrast our results, we utilized as reference the carnivore assemblage of Doñana National Park, in Spain. Trophic guild structure did not change in the two studied periods, but the specific composition of the guilds changed, in response of the fluctuations in the numbers of rabbits in the Park. No coherence was found between trophic and morphoguilds. Our results agree with the hypotheses that guilds are originated by association of species, ecologically separate by opportunistic convergence on abundant and energetically rewarding resources. Ecological restrictions imposed to each predator by the abundance and availability of prey, as much as by competitive interactions with other species, could be the base to explain the lack of coherence between trophic and morphoguilds.

KEY WORDS: diet, trophic relationships, ecological guilds, trophic morphology, ecomorphology, carnivores, Doñana, Patagonia.

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que han estado a mi lado y me han ayudado, de una u otra forma, durante los seis años que me llevó concluir este trabajo. Comenzando por Miguel Delibes, mi Director y amigo por varios años, quien no dudó en aceptar la dirección de mi Trabajo, confió en mí y me ayudó a ser más crítica y a llegar más al fondo de los problemas ecológicos, y con quien empecé a trabajar con los carnívoros. Y por supuesto a Alejandro, con él y gracias a él pasé unos años inolvidables en Sevilla, y pude comenzar allí con mis estudios sobre este grupo. Además Ale fue quien me enseñó a trabajar en el campo y sin su ayuda no podría haber realizado este trabajo.

Durante el tiempo que pasé en la Estación Biológica de Doñana (EBD), hice tantos amigos a los que no puedo dejar de agradecer!. A Sofía, que siempre estuvo dispuesta a echarme una mano. A Pepe Cabot, responsable de la Colección de Mamíferos de la EBD quien la puso a mi disposición. A Maria Ángeles y a Franca de la biblioteca, gracias por los libros que me han prestado!. A mis buenos amigos del desayuno, de nuevo Sofía, Alicia, Carmen Mari, Mari Guzmán, Mari Carmen Quinte, Ernesto, Sonia, Montse, con quienes pasé unas mañanas muy agradables. A Javier Bustamante que me animó diciéndome: “tranquila, todo tiene un final” que gran verdad, aquí está la Tesis!. A Javier Juste que me ayudó en el cálculo de los “missing values”, a Ale Rodríguez con quien discutimos la introducción, entre otras cosas, a Pablo Ferreras que me enseñó como analizar la dieta de los carnívoros, y como no! a Josean Donázar que siempre me apoyó con su amistad y generosidad y con su ofrecimiento para leer los capítulos de mi Tesis (te salvaste porque estás lejos). A Charina y a Cani Fedriani por su amistad y los momentos que pasamos en el Parque y en Almonte.

Ya en Argentina, quisiera agradecer especialmente a mis queridos amigos Patricia Gandini y Esteban Frere, a quienes debo la propuesta de venir a trabajar a la Patagonia. Les agradezco la confianza que tuvieron en mí, los buenos momentos entre los mates compartidos, los almuerzos, asados, y charlas, y su buena predisposición para discutir cualquier duda sobre el trabajo. A la AdeS Eugenia Márquez, quien era Decana de la UACO cuando llegué a Deseado y hoy Vice Rectora de la UNPA, quien también confió en mí y me animó a hacer esta Tesis. A los ing. Daniel Lorenzetti, y Eduardo Macdonald, Decano y Jefe de Departamento respectivamente de la UACO, que también me apoyaron durante los años que duró esta Tesis. A la UNPA por haberme concedido un subsidio de estudios semipresenciales para poder realizar cursos y salidas de campo. A mi Consejera de estudios, Cristina Maggese, con quien empecé a trabajar mientras era estudiante y aprendí que es investigar.

También agradezco sinceramente a los guardasparques y brigadistas que fueron pasando por el Monumento Natural Bosques Petrificados: Carlos y Flavia, Fernando y Gabriela, Gustavo, Pablo, Emilio, Federico y Ernesto por facilitarnos el trabajo en el Bosque y por brindarme su amistad. Y a la Administración de Parques Nacionales por habernos permitido trabajar en el área protegida. Otras personas me ayudaron en distintas etapas del Trabajo. Julio Lancelotti y Miguel Pascual me ayudaron con los remuestreos y los

algoritmos de aleatorización... (que a mi me sonaban a chino) muchas gracias a los dos. A mis amigos del Centro, a Rolando Martínez Peck, quien trabajó también mucho para mi Tesis, a Diego Procopio, por los dibujos hermosos que hizo para que la Tesis quede más linda, a Juan Pablo, que me aguantó desde que llegó, pobre, justo en la etapa final, y sí que me aguantó y me ayudó con mis problemas informáticos. A Anita Millones, con quien compartimos cursos de doctorado, y a Pato Nasca, a todos ustedes les agradezco la buena onda y el cariño de estos años.

A mis amigas de gimnasia, Mariela, Paula Luisa, Laura, Rosa, les quiero agradecer por los buenos momentos que pasamos en las cenas y las tardes en El Gimnasio, que me ayudaron a descargar tensiones (emocionales, porque con tanto Body Pump y Body Combat tengo el cuerpo agarrotado!) y a Miriam por cuidar a mis princesas (que hubiera hecho sin vos?).

Y me reservo el final para mi familia. Sin duda a quien más quiero agradecer es a vos Ale, que me ayudaste muchísimo (si pudiera seguir tu ejemplo tendría mucho más claro cómo deben hacerse las cosas en biología) y por todos estos años a mi lado. A mis padres, por el afecto infinito que siempre me han dado y por haberme dado la posibilidad de estudiar, a mis hermanos (incluyo a mis cuñados, a quienes quiero como hermanos) por su cariño y su apoyo.

Y a mis princesas Malena y Rocío, que no entienden nada de esto ahora, pero ya comprenderán, y se alegrarán.

*A mis padres y todos mis hermanos
A Alejandro, Malena y Rocío*

ÍNDICE

PARTE 1 - INTRODUCCIÓN Y ÁREA DE ESTUDIO.....	1
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	2
1.1- BREVE INTRODUCCIÓN A LA TEORÍA DE GREMIOS.....	2
1.2.- MORFOGREMIOS.....	6
1.3.- JUSTIFICACIÓN.....	7
1.4.- OBJETIVOS.....	8
1.5.- ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	9
1.6.- DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	10
1.6.1.- <i>Santa Cruz</i>	10
1.6.2.- <i>El Parque Nacional de Doñana</i>	16
1.7. LOS MAMÍFEROS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ Y DE DOÑANA.....	18
1.7.1. <i>Las especies de carnívoros</i>	18
1.7.2.- <i>La comunidad de carnívoros de Santa Cruz</i>	19
1.7.3.- <i>La comunidad de carnívoros del Parque Nacional de Doñana</i>	20
1.7.4.- <i>Por que estudiar los carnívoros</i>	21
CAPÍTULO 2: MORFOMETRÍA EXTERNA DE LOS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ.....	23
2.1.- INTRUDUCCIÓN.....	23
2.2.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	25
2.3.- MÉTODOS DE ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	28
2.4.- RESULTADOS.....	28
2.4.1.- <i>Morfometría externa de <i>Oncifelis colocolo</i></i>	28
2.4.2.- <i>Morfometría externa de <i>Pseudalopex culpaeus</i></i>	30
2.4.3.- <i>Morfometría externa de <i>Pseudalopex griseus</i></i>	32
2.4.4.- <i>Variación latitudinal en el tamaño de <i>Pseudalopex culpaeus</i> y <i>P. griseus</i></i>	36
2.5.- DISCUSIÓN.....	38
2.5.1.- <i>Dimorfismo sexual en el zorro colorado y en el zorro gris</i>	38
2.5.2.- <i>Variación latitudinal en el tamaño de <i>Pseudalopex culpaeus</i> y <i>P. griseus</i></i>	39
Apéndice	
2.6.....	43

PARTE 2- RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ: IDENTIFICACIÓN DE GREMIOS TRÓFICOS Y MORFOGREMIOS.....	44
--	-----------

CAPÍTULO 3: LA DIETA DE LOS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ.....45

3.1 INTRODUCCIÓN GENERAL.....	45
3.1.1.- <i>La dieta del zorro colorado</i>	45
3.1.2.- <i>La dieta del zorro gris</i>	46
3.1.3.- <i>La dieta del zorrino patagónico</i>	46
3.1.4.- <i>La dieta del hurón menor</i>	47
3.1.5.- <i>La dieta del gato de pajonal</i>	47
3.1.6.- <i>La dieta del puma</i>	48
3.2.- OBJETIVOS DEL PRESENTE CAPÍTULO.....	49
3.3.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	49
3.3.1.- <i>Criterios utilizados en la identificación de los excrementos de cada especie de carnívoro y sus dificultades</i>	49
3.3.2.- <i>Área de estudio y tamaño de la muestra de excrementos de cada especie</i>	51
3.3.3.- <i>Análisis de los excrementos y forma de expresar los resultados de la dieta</i>	51
3.4.- RESULTADOS.....	53
3.4.1.- <i>Descripción de la dieta del zorro colorado</i>	53
3.4.1.1.- <i>Comparación entre localidades</i>	54
3.4.1.2.- <i>Estacionalidad en la dieta del zorro colorado</i>	59
3.4.2.- <i>La dieta del zorro gris</i>	60
3.4.2.1.- <i>Descripción de la dieta</i>	60
3.4.2.2.- <i>Estacionalidad en la dieta</i>	60
3.4.3.- <i>La dieta del zorrino patagónico</i>	63
3.4.4.- <i>La dieta del hurón menor</i>	66
3.4.5.- <i>La dieta del gato de pajonal</i>	69
3.4.6.- <i>La dieta del puma</i>	72
3.5.- DISCUSIÓN.....	73
3.5.1.- <i>La dieta del zorro colorado</i>	73
3.5.2.- <i>La dieta del zorro gris</i>	74
3.5.3.- <i>La dieta del zorrino patagónico</i>	75
3.5.4.- <i>La dieta del hurón menor</i>	77
3.4.6.- <i>La dieta del gato de pajonal</i>	79
3.5.6.- <i>La dieta del puma</i>	80

CAPITULO 4: RELACIONES TROFICAS Y ESTRUCTURA GREMIAL DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ.....	81
---	-----------

4.1.- INTRODUCCIÓN.....	81
4.1.1.- <i>El reparto de recursos en las comunidades de carnívoros.....</i>	81
4.1.2.- <i>Aproximación al estudio de la estructura gremial en carnívoros.....</i>	83
4.2.- OBJETIVOS.....	84
4.3.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	85
4.3.1.- <i>Análisis comparativo de la dieta de los carnívoros.....</i>	85
4.3.2.- <i>Amplitud de nicho trófico.....</i>	86
4.3.3.- <i>Solapamiento de la dieta entre predadores.....</i>	86
4.3.4.- <i>Media geométrica del peso de las presas.....</i>	87
4.3.5.- <i>Análisis de los datos.....</i>	88
4.3.6.- <i>Identificación de gremios tróficos.....</i>	89
4.4.- RESULTADOS.....	91
4.4.1.- <i>Análisis comparativo de la dieta de los carnívoros.....</i>	91
4.4.2.- <i>Amplitud de nicho trófico.....</i>	97
4.4.3.- <i>Solapamiento de la dieta.....</i>	97
4.4.4.- <i>Variación estacional en la dieta de los carnívoros.....</i>	98
4.4.5.- <i>Tamaño medio de las presas.....</i>	101
4.4.6.- <i>Estructura gremial del ensamble de carnívoros de Santa Cruz sobre una base anual de uso de los recursos tróficos.....</i>	102
4.4.7.- <i>Estructura gremial del ensamble de predadores de Santa Cruz sobre una base estacional de uso de los recursos tróficos.....</i>	105
4.5.- DISCUSIÓN.....	107
4.5.1.- <i>Características tróficas de los predadores del sureste de Patagonia.....</i>	107
4.5.2.- <i>Variación estacional en la superposición trófica de los carnívoros.....</i>	109
4.5.3.- <i>Separación ecológica de los carnívoros del sureste de Patagonia... </i>	110
4.5.4.- <i>Estructura gremial del ensamble de carnívoros del NE de Santa Cruz.....</i>	111
4.5.5.- <i>Estructura gremial del ensamble sobre una base estacional de utilización de los recursos tróficos.....</i>	112

CAPÍTULO 5: IDENTIFICACIÓN DE MORFOGREMIOS ENTRE LOS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ.....118

5.1.- INTRODUCCIÓN.....	118
5.2.- OBJETIVOS.....	121
5.3.-MATERIALES Y MÉTODOS.....	121
5.3.1.- <i>Obtención de la muestra.....</i>	121
5.3.2 - <i>Medidas e índices seleccionados.....</i>	123
5.3.3.- <i>Método de análisis de los datos: descripción multivariada del espacio morfológico.....</i>	126
5.4.- RESULTADOS.....	126
5.4.1.- <i>Descripción de las características específicas del aparato trófico asociadas con la alimentación</i>	126

5.4.2.- Descripción del espacio morfológico multivariado mediante el uso de gráficos tridimensionales: identificación de morfogremios dentro del ensamble de carnívoros de Santa Cruz.....	130
5.5.- DISCUSIÓN.....	135
Apéndice 5.1.....	139
Apéndice 5.2.....	140

PARTE 3: RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA: IDENTIFICACIÓN DE GREMIOS TRÓFICOS Y MORFOGREMIOS.....142

CAPITULO 6: RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA E IDENTIFICACIÓN DE GREMIOS TRÓFICOS.....143

6.1.- INTRODUCCION.....	143
6.2.- OBJETIVOS.....	144
6.3.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	145
6.4.- RESULTADOS.....	147
6.4.1.- Composición de la dieta de los carnívoros de Doñana antes y después del colapso en la población de conejos.....	147
6.4.2.- Amplitud de nicho trófico y solapamiento de la dieta entre predadores.....	153
6.4.3.- Estructura gremial del ensamble de carnívoros.....	154
6.5.- DISCUSIÓN.....	157
6.5.1.- Características tróficas de los predadores de Doñana.....	157
6.5.2.- Separación ecológica de los carnívoros de Doñana.....	158
6.5.3.- Estructura gremial del ensamble de carnívoros.....	158

CAPÍTULO 7: IDENTIFICACIÓN DE MORFOGREMIOS ENTRE LOS CARNÍVOROS DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA.....161

7.1.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	161
7.2.-MATERIALES Y MÉTODOS.....	161
7.2.1.- Obtención de la muestra.....	161
7.3.- RESULTADOS.....	163
7.3.1.- Descripción de características específicas del aparato trófico asociadas con la alimentación.....	163
7.3.2.- Descripción del espacio morfológico multivariado mediante el uso de gráficos tridimensionales: identificación de morfogremios dentro del ensamble de carnívoros de Doñana.....	166
7.4.- DISCUSIÓN.....	171
Apéndice 7.1.....	174

PARTE 4: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....	175
---	------------

CAPÍTULO 8: DISCUSIÓN GENERAL: COMPARACIÓN DE LOS ENSAMBLES DE CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ Y DOÑANA Y COHERENCIA ENTRE GREMIOS TRÓFICOS Y MORFOGREMIOS.....	176
---	------------

8.1.- GREMIOS TRÓFICOS DE SANTA CRUZ Y DE DOÑANA.....	176
8.2.- MORFOGREMIOS DE SANTA CRUZ Y DE DOÑANA.....	178
8.3.- COHERENCIA ENTRE GREMIOS ECOLÓGICOS Y MORFOGREMIOS.....	182
8.3.1. <i>DISCUSIÓN GENERAL</i>	184

CAPÍTULO 9: CONCLUSIONES GENERALES.....	187
--	------------

BIBLIOGRAFÍA.....	190
--------------------------	------------

PARTE 1

INTRODUCCIÓN Y AREA DE ESTUDIO

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. BREVE INTRODUCCIÓN A LA TEORÍA DE GREMIOS

Las interacciones competitivas entre especies han sido consideradas durante varias décadas como las fuerzas fundamentales que regulan la estructura de las comunidades (ver revisión de Schluter y Ricklefs 1993). Análisis posteriores han refinado la aproximación al estudio de este tema, identificando otras fuerzas poderosas involucradas en la coexistencia de las especies. Así, además de las interacciones entre sus miembros como la competencia y la predación, la comunidades serían afectadas por las condiciones físicas del ambiente y la productividad primaria (Rosenzweig 1995, Booth y Larson 1999, Chase y Liebold, 2003), por la frecuencia e intensidad de perturbaciones (Connell 1978, Tilman 1994, Yu y Wilson 2001), por la complejidad estructural del ambiente (Schluter y Ricklefs 1993) y por las interacciones entre todos estos factores (Weither y Keddy 1999, Chase 2003, Chase y Liebold 2003).

Durante años una práctica común en estudios tanto teóricos como empíricos de ecología de comunidades consistió en simplificar el análisis de las cadenas tróficas agrupando a las especies en grupos denominados gremios (Root 1967, Terborgh y Robinson 1986, Hawkins y MacMahon 1989, Jaksic y Medel 1990, Wilson 1999, Simberloff y Dayan 1991, Blondel 2003). El concepto de gremio fue introducido por Root (1967), quien los definió como "grupos de especies que explotan la misma clase de recursos de manera similar". Esta definición original se encuentra inmersa en el marco conceptual de la teoría de la competencia: especies que utilizan los recursos de manera similar competirán más activamente entre sí que con otras especies.

Por definición, la fuerza de las interacciones competitivas será mayor entre especies pertenecientes al mismo gremio que entre especies de distintos gremios (Pianka 1980, 1988). De este modo, la exclusión competitiva será más probable entre especies que conforman el mismo gremio (Bradley y Bradley 1985, Hawkins y MacMahon 1989, Wiens 1989, Simberloff y Dayan 1991, Pacala y Tilman 1994, López de Casenave 2001). Bajo esta visión, los gremios son "arenas de intensa competencia interespecífica" (Pianka 1980). Si existen interacciones entre las especies de una comunidad, estas serán más probables y más fuertes entre las que componen un mismo gremio (Root 1973, Pianka 1980, Landres y MacMahon 1980, 1983, Rusterholz 1981, Law y Watkinson 1989). En concordancia, si entre los miembros del gremio se producen las interacciones competitivas, su estudio ayudará a entender aspectos de los procesos competitivos. De esta forma el nexo entre gremio y competencia interespecífica quedará establecido (Hairston 1981, MacNally 1983, Wiens 1983, Hawkins y MacMahon 1989, Simberloff y Dayan 1991, López de Casenave 2001).

Cabe señalar, sin embargo, que es lógicamente posible que los miembros de los gremios no compitan, por ejemplo si los recursos son suficiente para todos, aunque esta alternativa rara vez fue considerada (López de Casenave 2001).

Pianka (1980) propuso tres hipótesis, no excluyentes entre sí, para explicar los procesos que determinan la estructura gremial de las comunidades: 1) la de la competencia difusa, 2) la de las discontinuidades en el espectro de los recursos, y 3) la de las restricciones en el diseño de las especies.

1) Para Pianka (1980), la estructura gremial se desarrolla como consecuencia de la acción de la competencia difusa (MacArthur 1972, Pianka 1974). Una comunidad con estructura gremial posee grupos de especies con interacciones competitivas fuertes entre ellas pero débiles con los miembros de otros grupos. En una comunidad sin gremios, por el contrario, muchas especies interactuarían más o menos por igual y la competencia difusa sería más intensa (Pianka 1978, 1980). Por consiguiente las especies se agrupan en el espacio del nicho minimizando la competencia con un número mayor de especies con requerimientos más o menos similares. Esta explicación es la que más atención recibió en la literatura ecológica

clásica (Pianka 1978, Jaksic 1981, Jaksic y Delibes 1987, Wiens 1989, Marti et al. 1993).

2) Pianka (1980) reconoció que los gremios también podían originarse simplemente como respuesta a discontinuidades en el espectro de recursos disponibles. Cuando hay espacios vacíos en la distribución de los recursos, las especies adaptadas a explotar tales recursos estarían ausentes. Como resultado, las restantes aparecen agrupadas en el espacio del nicho (Pianka 1980, Jaksic 1981, Wiens 1983, 1989, Bradley y Bradley 1985). Esta alternativa ha sido menos atendida que la anterior (Jaksic 1981, Jaksic y Delibes 1987, Wiens 1989). Esta hipótesis no requiere de la acción de la competencia interespecífica, las especies convergen en la utilización de los únicos recursos disponibles. En este caso, las respuestas oportunistas individuales de las especies podrían modular la estructura gremial (Jaksic y Braker 1983, Marti et al. 1993, Jaksic et al. 1996, Farías y Jaksic 2004). Sin embargo, la existencia de discontinuidades en los recursos no está reñida con la posibilidad de que la competencia sea fuerte entre las especies que se agrupan (es decir, las discontinuidades son las que promueven la estructura gremial, pero la competencia es un proceso que actúa dentro de cada gremio; Pianka 1980).

3) La tercera hipótesis sostiene que la estructura en gremios se produce como resultado de restricciones en el diseño estructural de las especies consumidoras (Pianka 1980, Joern y Lawlor 1981). Algunos autores han notado que los miembros de los gremios tienden a estar emparentados (Wiens 1983, Landres 1986, Hawkins y MacMahon 1989, Simberloff y Dayan 1991, Andersen 1997). Por consiguiente, esta hipótesis está asociada, en cierto modo, a la idea de que las restricciones filogenéticas pueden tener importancia en la estructuración de las comunidades (López de Casenave 2001).

La agrupación de las especies en gremios es una práctica común en ecología y ha sido utilizada tanto en estudios teóricos como empíricos, siendo útil como indicador de la estructura de las comunidades (Wilson 1999), y se considera un paso importante para su entendimiento. Pero una agremiación constituye un carácter estructural de la comunidad en la medida en que sea más o menos repetible (López de Casenave 2001). Sin embargo, no hay razones para suponer que las comunidades

siempre tienen la misma estructura gremial, es decir, que la agremiación es un atributo invariable en tiempo y espacio (Marti et al. 1993). Por ello, una vez subdividida la comunidad y asignadas las especies a los gremios, es importante evaluar si los grupos son estables espacial y/o temporalmente (López de Casenave 2001). Los cambios en la estructura gremial de las comunidades han sido explicados como las respuestas individuales de las diferentes especies a períodos alternantes de "escasez" y "abundancia" de recursos (Wiens 1993). De los numerosos ejemplos en los que se reportaron cambios en la estructura gremial como respuesta a períodos de escasez y abundancia de recursos, las comunidades de aves (sobre todo paseriformes insectívoras, granívoras o nectarívoras en áreas mediterráneas, desiertos, y bosques tropicales, ver Jaksic et al. 1995 y López de Casenave 2001) son las que han recibido mayor atención. Aunque también se detectaron cambios en la estructura gremial de comunidades de peces (Zaret y Rand 1971), roedores (McCloskey 1976), lagartijas (Dunham 1980) y aves rapaces (Jaksic et al. 1991).

Dado que las especies de un mismo gremio utilizan los recursos de forma parecida, algunos autores han sugerido que esas especies pueden jugar un papel relativamente redundante dentro de la comunidad, es decir, pueden ser especies funcionalmente similares (Wilson 1999). Otros autores defienden, en cambio, que especies del mismo gremio pueden tener funciones bien distintas dentro de la comunidad. En particular, se ha sugerido que distintas especies del mismo gremio de depredadores producen efectos diferentes sobre la cadena trófica en la que participan (Gitay y Noble 1997, Schmitz y Settle 2001, Naeem 2002).

Existen dos aproximaciones, denominadas "a priori" y "a posteriori", mediante las cuales se han caracterizado gremios de comunidades tanto vegetales como animales (Jaksic 1981, Wiens 1989, Wilson 1999). La asignación de las especies a sus correspondientes gremios utilizando una aproximación "a priori" consiste en agrupar de forma subjetiva a especies que están relacionadas taxonómicamente y que ocupan el mismo hábitat. En la agrupación se tiene en cuenta alguna cualidad compartida por las especies y no se utiliza ningún análisis estadístico para su asignación a los gremios correspondientes, que han sido denominados "gremios subjetivos" (Wilson 1999). Jaksic (1980) critica la agremiación "a priori" porque no aclara el tipo de interacción que ocurre entre las especies (Jaksic 1981). En la agremiación "a priori", dentro de un

nivel trófico, se considera que las especies son funcionalmente más similares cuanto más se asemejan con respecto a alguna cualidad fácilmente identificable, incluso aunque la conexión entre esa cualidad específica y sus efectos funcionales sean, generalmente, desconocidos (ver Chalcraft y Resetarits 2003 y referencias citadas allí).

La aproximación "a posteriori" está basada en el análisis objetivo de observaciones cuantitativas realizadas en el campo con el fin de agrupar a las especies en gremios. Esta aproximación agrupa especies coexistentes e interactivas (basadas en el uso de recursos) en un hábitat particular, sin tener en cuenta su posición taxonómica (Jaksic 1981), y han sido denominados "gremios objetivos" (Wilson 1999).

Tras decaer durante algún tiempo, en los últimos años el interés en el estudio de los gremios ha aumentado en forma considerable (Blondel 2003). Los gremios han sido utilizados tanto para descifrar los mecanismos de reparto de recursos entre especies, que constituyen uno de los principios fundamentales de la teoría ecológica (Morris 2003), para abordar temas de ecología y conservación (Pimm and Lawton 1980, Keddy 1990, Southwood 1996, Wilson 1999, Blondel 2003) aportando información sobre la historia natural de las especies, sobre los sistemas específicos de las especies en la explotación de los recursos, y sobre las interacciones de las especies con sus recursos y con los depredadores (Kalco et al. 1996, Schnitzler y Kalco 1998). Además, los gremios han sido utilizados para examinar las consecuencias de la pérdida de biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas (Aguiar et al. 1996, Hooper y Vitousek 1997, 1998, Symstad 2000, Reich et al. 2001), y para analizar patrones de co-ocurrencia de especies entre localidades diferentes (Vuilleumier y Simberloff 1980, Graves y Gotelli 1993).

1.2. MORFOGREMIOS

Estudios paleontológicos han identificado gremios de especies extintas, o "paleogremios", en aquellos grupos zoológicos que dejan buenos registros fósiles. A diferencia de los gremios de especies vivientes en los que sus integrantes son identificados generalmente sobre la base de los recursos que utilizan (Blondel 2003), los miembros de los paleogremios han sido identificados por su similitud morfológica (Van

Valkenburgh 1988). En los paleogremios la asignación de especies a un determinado gremio supone que éstas son competidoras potenciales porque comparten una cualidad como por ejemplo el tamaño del cuerpo. Además, por la similitud de sus características morfológicas serían capaces de utilizar los mismos recursos de manera similar, y esto es consistente con la definición de Root (1967).

1.3. JUSTIFICACIÓN

Los paleogremios descritos en base a las características morfológicas de las especies (morfogremios) se han comparado con morfogremios de especies vivientes (Hertel 1994, Van Valkenburgh 1988, 1995, Palmquist 1999), infiriendo patrones de reparto de recursos y de diversidad trófica en distintos ambientes del pasado y del presente. Sin embargo, rara vez se ha contrastado la coherencia entre gremios establecidos a partir de pautas morfológicas y ecológicas en especies vivientes. De ser así, se podría corroborar el poder predictivo del estudio de la morfología trófica como aproximación al estudio de reparto de recursos (Ricklefs y Travis 1980, Wainwright 1994, Biknevičius y Van Valkenburgh 1996). Además, el conocimiento de las relaciones entre la morfología y la dieta de los carnívoros podría ser usado para reconstruir las relaciones entre las especies en el pasado (VanValkenburgh 1995, Palmquist 1999), que es un aspecto crucial en paleobiología porque aumenta el conocimiento de los animales y las comunidades en las cuales vivieron.

En el presente trabajo de Tesis hemos llevado a cabo esta comparación utilizando como modelo a los gremios tróficos identificados de forma objetiva (Wilson 1999) y morfogremios dentro del ensamble de mamíferos carnívoros del noreste de la provincia de Santa Cruz, en la Patagonia Argentina. Nos preguntamos si los gremios identificados mediante el estudio detallado en el campo (gremios ecológicos) tienen correspondencia con los gremios identificados por las características morfológicas de las especies (morfogremios). Si fuera así, ¿podrían estos últimos sustituir a aquellos? En particular, quisimos responder a la siguiente pregunta:

¿Los gremios representan clusters discretos de especies separadas ecológicamente por convergencia oportunista sobre recursos abundantes, o por alguna otra causa, con su correspondiente agrupamiento en el espacio morfológico?

Además, las conclusiones que pudiéramos obtener sobre este caso modelo serían poco robustas si no podíamos contrastarlas con otros ensamblajes similares. Dicho de otra manera, la correspondencia, o la falta de ella, entre gremios ecológicos y morfogremios de los carnívoros de Patagonia, ¿será particular de este ensamblaje y lugar concretos o podrá generalizarse, porque ocurre también en otros? Para contestar a esta pregunta hemos utilizado como referencia el ensamblaje de carnívoros del Parque Nacional de Doñana, particularmente bien conocido desde el punto de vista ecológico.

1.4 OBJETIVOS

Los principales objetivos de este trabajo han sido:

- 1.- Describir los patrones de uso de los recursos alimenticios de los carnívoros de Santa Cruz**, apenas conocidos hasta ahora, mediante el análisis de sus excrementos.
- 2. Evaluar las características tróficas de un ensamblaje de carnívoros de Patagonia**, incluyendo sus hábitos alimenticios, amplitud de nicho trófico y solapamiento de la dieta anual y estacionalmente.
- 3. Identificar gremios tróficos** (gremios ecológicos) en el ensamblaje de carnívoros de Santa Cruz en base a la similitud en el uso de los recursos utilizando métodos objetivos.
- 4. Caracterizar a las especies del ensamblaje sobre la base de la morfología de sus aparatos tróficos** identificando aquellas estructuras más asociadas a la alimentación por medio de la utilización de índices morfométricos.

5. Definir un morfoespacio utilizando índices morfométricos en el que queden asignadas las posiciones relativas de cada especie para **identificar morfogremios dentro de ese espacio.**

6. Evaluar la coherencia entre gremios tróficos y gremios morfológicos. Evaluar si los gremios tróficos identificados (que responden a un patrón de recursos en tiempo ecológico) podrían haberse predicho con un análisis de los morfogremios (que representan un patrón similar pero en un tiempo evolutivo).

7. Repetir la comparación entre gremios ecológicos y gremios morfológicos con el ensamble de carnívoros de Doñana, para testar la consistencia de los resultados obtenidos anteriormente (en Patagonia).

1.5. ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Para abordarlos hemos organizado el Trabajo de Tesis diferenciando cuatro partes:

-La **Primera Parte** incluye la introducción general que figura más arriba, la descripción del área de estudio (Santa Cruz y el Parque Nacional de Doñana) y la descripción de las especies de carnívoros de Santa Cruz y del Parque Nacional de Doñana que se incluyen en el estudio (Capítulo 1). Posteriormente hemos descrito la morfometría externa de las especies que forman parte del ensamble de carnívoros de Santa Cruz (Capítulo 2).

-En la **Segunda parte** comenzamos por describir los resultados del estudio detallado durante dos años de la ecología trófica de las especies que componen el ensamble de Santa Cruz, considerando la variación estacional (Capítulo 3) y las relaciones tróficas entre sus miembros. Con esos datos identificamos gremios tróficos dentro del ensamble (Capítulo 4). Posteriormente hemos descrito la morfología de aquellas estructuras asociadas a la alimentación de las distintas especies de carnívoros de la Provincia de Santa Cruz y hemos identificado morfogremios dentro del ensamble (Capítulo 5).

-En la **Tercera parte** repetimos la metodología utilizada para Santa Cruz, pero aplicada al estudio de un ensamble de carnívoros diferente. Para esto hemos recurrido al

ensamble de carnívoros del Parque Nacional de Doñana, en España. Utilizando datos bibliográficos y datos propios no publicados, y aprovechando que los datos sobre la ecología de los carnívoros de Doñana son muy abundantes y están relativamente bien distribuidos en el tiempo y en el espacio, hemos concedido especial importancia al análisis de la dinámica temporal de los nichos tróficos y su relación con la estructura de los gremios identificados (capítulo 6). A continuación, utilizando material de colecciones españolas, hemos analizado morfológicamente el ensamble de carnívoros de Doñana e identificado morfogremios (Capítulo 7).

-En la **Cuarta parte** discutimos y comparamos la estructura gremial y los morfogremios identificados en ambos ensambles. Con los resultados obtenidos en las dos áreas evaluamos la coherencia entre la estructura gremial trófica y morfológica de los dos ensambles (Capítulo 8). Finalmente presentamos las conclusiones generales del Trabajo (Capítulo 9).

1.6. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

1.6.1. Santa Cruz

La Patagonia Argentina es una región ubicada al sur del río Colorado, desde los 39° S hasta los 55° S, e incluye la Cordillera de los Andes y las mesetas, planicies y serranías comprendidas entre los Andes y el Océano Atlántico. El clima de esta amplia región es templado frío. Las precipitaciones son máximas en la zona andina, donde llegan a superar los 2000 mm. En la parte central de la Patagonia extrandina la precipitación anual alcanza los 125mm en el Centro-Este y los 500mm en la parte occidental, y se concentra en los meses más fríos del año (abril a septiembre). Los fuertes vientos del Oeste constituyen uno de los rasgos climáticos característicos de la región. La disminución de las precipitaciones desde el Oeste hacia el Este determina un gradiente de tipos de vegetación: bosque, estepa gramínea, estepa arbustivo-gramínea, estepa arbustiva y erial (Soriano 1956, Movia et. al. 1987, Rial y González 2004).

En la región más austral de la Patagonia, que incluye las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego, se encuentra el área donde situamos nuestro estudio.

Concretamente esta área, que pertenece al Departamento Deseado (Figura 1), se sitúa en el NE de la Provincia de Santa Cruz y abarca una región comprendida entre dos áreas protegidas: el Monumento Natural Bosques Petrificados ($47^{\circ} 66'S$, $67^{\circ} 99'W$) y Cabo Blanco ($47^{\circ} 12'S$, $65^{\circ} 45'W$) incluyendo los alrededores de la ciudad de Puerto Deseado y distintos establecimientos ganaderos: Estancia (Ea) 8 de Julio ($47^{\circ} 53'$ latitud Sur, $66^{\circ} 04'$ longitud Oeste), Ea 25 de Marzo ($47^{\circ} 39'S$, $66^{\circ} 43'W$), Ea La Pava ($47^{\circ} 31'S$, $66^{\circ} 38'W$), Ea. Cerro del Paso ($47^{\circ} 53'S$, $66^{\circ} 26'W$), Ea La Pluma ($47^{\circ}13'S$, $66^{\circ}41'W$), y Ea. La Negrita ($47^{\circ}57'S$, $66^{\circ}26'W$).

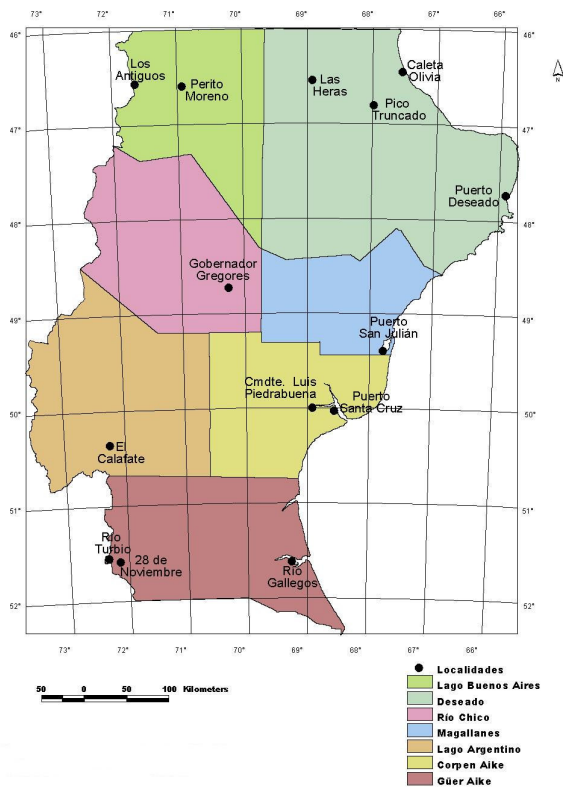


Figura 1. División política de la Provincia de Santa Cruz. (Tomado de González y Rial 2004)

El Monumento Natural Bosques Petrificados

En 1954 se creó este Monumento Natural, con el fin de preservar la integridad de uno de los mejores exponentes del proceso de petrificación sobre

antiquísimos bosques de araucarias (*Araucaria mirabilis*) que existieron en la Patagonia, junto con un muestra de la estepa patagónica. Este yacimiento, formado hace 150 millones de años, cuenta con ejemplares de grandes dimensiones expuestos en superficie, de hasta 35 metros de longitud y 3 metros de diámetro. A diferencia de otros yacimientos similares cuyos troncos han sido arrastrados por ríos o glaciares a lugares distantes, los restos de araucarias del Monumento Natural se encuentran en su lugar de origen, Este es un fenómeno casi único en el mundo y es considerado uno de los más importantes del planeta. Ubicado en el Departamento de Deseado, en el noreste de la Provincia de Santa Cruz, esta Área Protegida contaba inicialmente con una superficie de 100 km². Recientemente la Administración de Parques Nacionales anexó dos establecimientos ganaderos vecinos de aproximadamente 200 km² cada uno, Cerro Horqueta (47° 74' S; 68° 17' W) y El Cuadro (47° 58' S; 67° 96' W).

Caracterización del área de estudio: el ambiente en la Patagonia Austral

Unidades de paisaje

La provincia de Santa Cruz posee dos sectores geológica y orográficamente distintos. Un sector cordillerano, con altitudes que llegan a los 3500 m (Cerro Fitz Roy, 3554m) y otra región, oriental o de meseta, cuyas altitudes descienden desde la cordillera hasta rematar en la costa (Figura 2). Nuestra área de estudio se incluye en el segundo sector, que se presenta hoy en día como mesetas aisladas o como laderas escarpadas. A partir de estas mesetas se baja al Atlántico por una serie de terrazas escalonadas y de superficie llana o suavemente ondulada El fraccionamiento del relieve aumenta por los valles transversales secundarios que se originan en la meseta y por las cuencas sin desagüe de todas dimensiones que se abren en ella (Rial 2001). El diferente grado de disección de esta región determina una gran variedad de formas de relieve: terrazas de superficie llana, extensas planicies, y grandes y macizas mesetas aisladas que se interponen entre los valles longitudinales y transversales (Rial 2001).

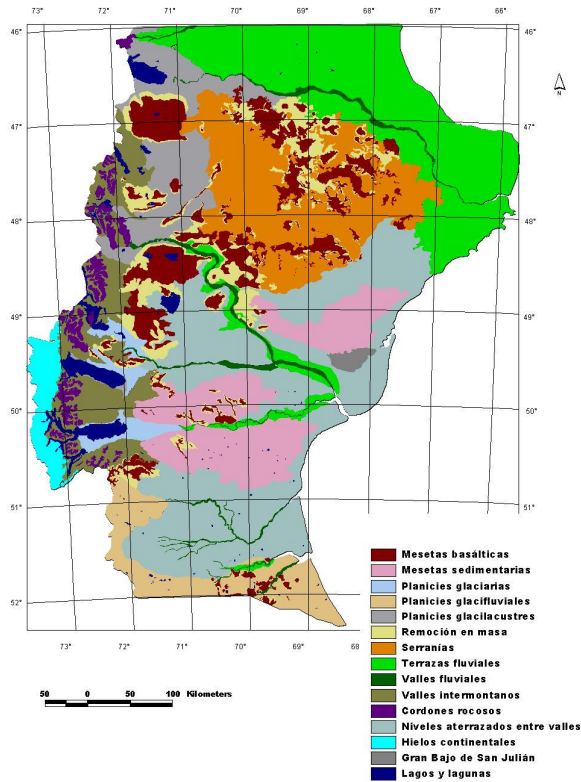


Figura 2. Grandes unidades de paisaje de la Provincia de Santa Cruz (Tomado de González y Rial 2004)

Áreas ecológicas de Santa Cruz

En 1953, el botánico argentino Angel Cabrera publicó un esquema fitogeográfico de Argentina que sirvió de base para el conocido mapa de Soriano (1956), quien en base al trabajo de Kalela (1940 citado en Soriano 1956) trazó los límites de los distritos florísticos de la Patagonia. Nuestra área de estudio se encuentra dentro del Distrito Central, subdistrito Santacruzense, según la denominación de Soriano (1956). Anchorena (1978) denominó “Meseta Central” a la región centro-norte de Santa Cruz. Esta extensa región se presenta en general como una estepa de arbustos enanos, rastreros, de muy baja cobertura vegetal (20 a 30%), con arbustos de porte mayor siguiendo las líneas de escorrentía (Movía et al. 1987) y grandes áreas cubiertas de pavimento de erosión en un relieve plano, de planicies aluviales de rodados patagónicos y mesetas sedimentarias. Sin embargo, el área incluye también zonas de

serranías sobre rocas efusivas ácidas mesozoicas, mesetas basálticas sobre derrames volcánicos terciarios y cuaternarios y extensas depresiones excavadas en substratos poco consolidados (Oliva et al. 2001, Figura 3). Los paisajes resultantes son variados: planicies de rodados, valles fluviales y cañadones, serranías rocosas, bajos, mesetas volcánicas y áreas de desmoronamientos. La vegetación asociada incluye arbustales en el fondo de los cañadones, verdaderos desiertos de efímeras y áreas de coironales (Oliva et al. 2001).

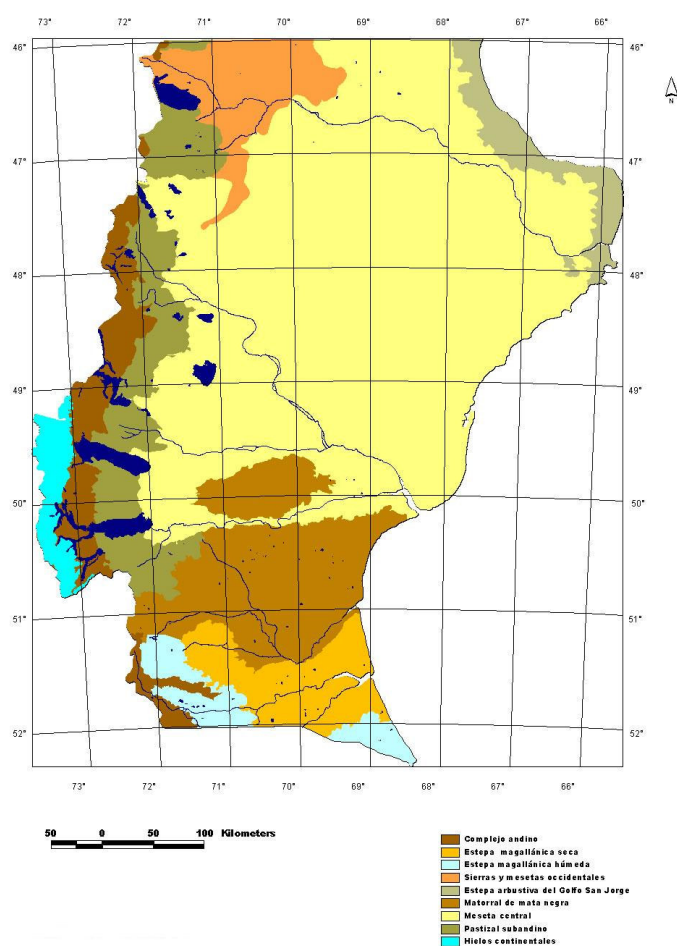


Figura 3. Áreas ecológicas de Santa Cruz.
(Tomado de González y Rial 2004)

Clima

El clima predominante es el frío árido de meseta, con promedios térmicos de 8 a 10°C de noreste a sudoeste. Las mayores temperaturas de la provincia de Santa Cruz son alcanzadas en el área costera que bordea al Golfo de San Jorge, con una media que oscila entre 12 y 20°C. Los veranos son frescos y los inviernos fríos a muy fríos, por la invasión de masas de vientos polares y subpolares. Predomina el viento del Oeste con intensidades importantes. Las precipitaciones están en general por debajo de los 150 mm anuales, excepto en una delgada franja costera que recibe lluvias algo superiores a los 200 mm anuales. La distribución de las lluvias y el aporte nival muestran una distribución invernal (Oliva et al. 2001). Basándonos en esta descripción hemos distinguido dos estaciones climáticas en nuestro estudio:

1) una estación relativamente cálida y seca, comprendida entre los meses de octubre y marzo, que corresponde a parte de la primavera y al verano. En esta estación se alcanzan las mayores temperaturas del año, faltan las precipitaciones y los vientos registran gran frecuencia e intensidad.

2) una estación relativamente fría, comprendida entre los meses de abril y septiembre, que corresponde al otoño, invierno y parte de la primavera. Esta estación concentra las temperaturas más bajas, con precipitaciones (en forma de lluvia y nieve) y heladas frecuentes (León et al. 1998).

Vegetación

La colapiche (*Nassauvia glomerulosa*), un pequeño arbusto rastrero, es la planta dominante característica en las estepas subarborescentes que cubren la mayor parte del área. En la etapa final de la degradación son llamadas “eriales” (Soriano 1983). Los coirones amargos de *Stipa speciosa* y el coirón pluma (*Stipa neaei*) son todavía importantes en áreas poco degradadas (Movía et al. 1987). En zonas de acumulación de arenas se intercalan otros coirones amargos, indicadores de degradación (*Stipa humilis*, *S. chrysophylla*) y el coirón enano (*Stipa ibari*). El coirón blanco (*Festuca pallens*) subsiste en mesetas sedimentarias y basálticas altas. Otros coirones como el poa (*Poa duseii*) y *Carex argentina* son especies forrajeras importantes (Oliva et al. 2001). Es

común también ver arbustales bajos de mata negra (*Junellia tridens*) en las mesetas basálticas y siguiendo redes de drenaje subterráneo en las estepas.

Los cañadones presentan arbustales de mata amarilla (*Anartrophyllum rigidum*), molle (*Schinus polygamus*) y calafate (*Berberis heterophylla*). Entre los subarbustos, la manca perro (*Nassauvia ulicina*) y la uña de gato (*Chuquiraga aurea*) son comunes en zonas degradadas con suelos arcillosos y abundantes pavimentos de erosión. El neneo enano (*Milinum microphyllum*) y la *Ephedra frustillata* son también arbustos enanos con importante presencia.

1.6.2. El Parque Nacional de Doñana

El Parque Nacional de Doñana se encuentra situado en el Suroeste de la Península Ibérica (entre los 36° 48' y 37° 7' de latitud norte y los 6° 12' y 6° 34' de longitud al Oeste del meridiano de Greenwich), comprendido entre las provincias de Huelva y Sevilla y encajado entre el Océano Atlántico y el río Guadalquivir (Aguilar Amat et al. 1986). Ocupa una superficie aproximada de 50.000 hectáreas, incluyendo la Reserva Biológica de Doñana, de unas 7000 hectáreas aproximadamente. A esto hay que sumar zonas de protección periféricas que constituyen el Parque Natural, con lo que la superficie protegida de Doñana alcanza las 100.00 hectáreas (Figura 4).

Florísticamente Doñana está incluida en la Región Mediterránea. La masa arbórea más importante del Parque está formada por poblaciones de pino piñonero (*Pinus pinea*) autóctonos y plantados, seguidos por ejemplares del género *Juniperus* (sabinares y enebrales) y por los alcornoques (*Quercus suber*), actualmente representados por ejemplares aislados a causa probablemente de una excesiva presión de los herbívoros sobre plántulas y bellotas (Aguilar Amat et al. 1986). El matorral, por su parte, está compuesto fundamentalmente por jaguarzo (*Halimium* spp.) y brezo (*Erica* spp. y *Callula vulgaris*). El jaguarzo y el brezo forman asociaciones características (monte blanco y monte negro, respectivamente) cuya distribución se encuentra determinada por la profundidad de la capa freática, mayor en el caso de los jaguarzos y menor en el de los brezos (Allier et al. 1974). En Doñana existen otras formaciones vegetales características como las asociadas a la extensa Marisma y la zona de Dunas estabilizadas. La marisma posee zonas topográficamente elevadas, con una vegetación

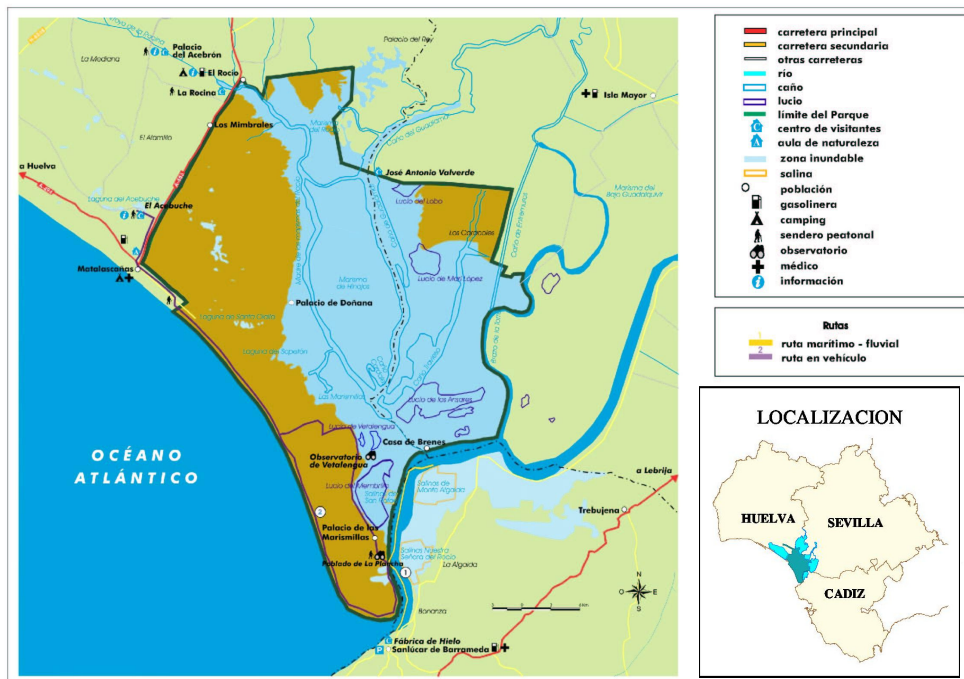


Figura 4. Mapa del Parque Nacional de Doñana y su localización.

halófito de quenopodiáceas, y zonas deprimidas con inundaciones estacionales, cubiertas por castañuelas (*Scirpus maritimus*) y manzanilla de agua (*Ranunculus baudotii*), entre otras especies vegetales. En las dunas estabilizadas se extiende una cobertura vegetal semiarbusciva de jaras y brezos. El área de la Reserva Biológica de Doñana está ocupada principalmente por matorral mediterráneo y el ecotono entre el matorral y las marismas adyacentes, llamado localmente “vera”, donde se encuentran las densidades más altas de conejos (al menos hasta la llegada de la neumonía hemorrágica en los años noventa del siglo XX) y la diversidad más alta de predadores vertebrados (Valverde 1958, Kufner 1986, Villafuerte et al. 1997). Sin embargo, la característica biológica más importante de Doñana es la gran abundancia y diversidad de especies animales que allí habitan. En el área de Doñana es posible encontrar reproduciéndose al menos 8 especies de peces, 9 de anfibios, 17 de reptiles, 125 de aves y 28 de mamíferos, siendo además un importante lugar de paso e invernada de otras 125 especies de aves (Aguilar Amat et al. 1986).

Climatología

El clima de Doñana se corresponde con el tipo seco-subhúmedo de acuerdo a la clasificación de Thornwaite. Se caracteriza por presentar un invierno lluvioso seguido de un período estival seco. La superficie del Parque recibe un medianamente elevado grado de insolación, con un mínimo de 147 horas, común para los meses de diciembre y enero, y máximos de 355 horas en julio. La humedad relativa es elevada, superando el 90% en los meses invernales y situándose por debajo del 80% durante el verano (Fernández 1982). La precipitación muestra un claro régimen estacional, con un período seco centrado en el mes de julio y otro húmedo cuyo centro puede ubicarse en los meses de diciembre y enero aproximadamente (Fernández 1982). La precipitación anual media es de 600 mm, con dos máximos de unos 80 mm en diciembre y marzo. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de julio y agosto, con medias de 23,4 y 23,6 °C respectivamente y precipitaciones inferiores a los 5 mm. Las temperaturas medias más bajas corresponden a los meses de diciembre y enero con 9,3°C (Aguilar Amat et al. 1986). Por último, la evaporación constituye, debido a la fuerte insolación, un factor climático importante en todo el Parque y en especial en ambientes marismesños, de aguas siempre someras (Fernández 1982).

1.7. LOS MAMÍFEROS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ Y DE DOÑANA

1.7.1. Las especies de carnívoros

El Orden **Carnívora**, uno de los 18 Órdenes en los que se agrupan los mamíferos, se caracteriza por la gran variabilidad morfológica, ecológica y comportamental de sus miembros. Las adaptaciones que presentan los Carnívora están relacionadas fundamentalmente con su rol como predadores y el Orden incluye un rango de especies de diferentes formas y tamaños, algunas capaces de lidiar con presas tan pequeñas como insectos y otras capaces de matar a presas significativamente mayores que ellas. Sin embargo, hay carnívoros que consumen vegetales e incluso algunas formas llegaron a ser secundariamente vegetarianas. El Orden Carnívora, entonces,

comprende mamíferos que originalmente evolucionaron como predadores, pero cuyas adaptaciones dentro del Orden se traducen en la diversificación de distintos linajes o Familias. Cada familia cuenta con sus propias características, relacionadas con su hábitat particular y su modo de vida, incluyendo el alimento y la forma de obtenerlo (Ewer 1973). Incluso dentro de las distintas Familias, los tipos de alimentación y la morfología dental de los carnívoros pueden ser muy variados.

1.7.2. La comunidad de carnívoros de Santa Cruz

De las 27 especies de carnívoros terrestres presentes en Argentina, 12 se encuentran en la Patagonia y 8 en la Patagonia extra andina (Redford y Eisenberg 1992), que incluye el área de nuestro estudio. Estas especies son dos cánidos: el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus* Molina, 1782) y el zorro gris (*Pseudalopex griseus* Gray, 1837), tres félidos: el puma (*Puma concolor* Linnaeus, 1771), el gato de pajonal (*Oncifelis colocolo* Molina, 1782) y el gato montés (*Oncifelis geoffroyi* d'Orbigny y Gervais, 1844), y tres mustélidos: el hurón menor (*Galictis cuja* Molina, 1872), el huroncito patagónico (*Lyncodon patagonicus* Blainville, 1842) y el zorrino patagónico (*Conepatus humboldtii* Gray, 1837) (Redford y Eisenberg 1992). La distribución de *P. griseus*, *Conepatus* y *Lyncodon* se restringe a zonas de Argentina y Chile de estepas arbustivas, bosques xerófilos y matorral, bajo condiciones de clima árido y semiárido (Ginsberg y Macdonald 1990, Redford y Eisenberg 1992, Prevosti y Pardiñas 2001). *P. culpaeus* se encuentra en áreas semidesérticas andinas, matorral y pastizales mediterráneos y zonas boscosas de Sudamérica, desde Ecuador hasta el sur de Chile y Argentina (Novaro 1997). *P. culpaeus* habría aumentado su rango hacia el Este en la Patagonia durante el siglo pasado. De acuerdo a los primeros registros, *P. culpaeus* se encontraba a comienzos del siglo pasado solamente a lo largo de la cordillera de los Andes y de sus estribaciones (Prichard 1902 citado en Novaro 1997), pero actualmente su distribución se extiende hasta la costa. El aumento en la distribución de *P. culpaeus* podría estar relacionado con la introducción de la liebre europea (*Lepus europaeus*) y del ganado ovino (*Ovis aries*) en los comienzos del siglo XX (Crespo y De Carlo 1963, Griguera y Rapoport 1983). *Galictis* está asociado a hábitats con agua y buena cobertura desde Perú, Paraguay y centro de Chile y Argentina hasta el sur de Chubut (Redford y Eisenberg 1992). Sin embargo, hemos encontrado dos ejemplares en el noreste de la provincia de Santa Cruz, fuera de su rango conocido de distribución (Zapata et al. en

prensa b). De los félidos, *Puma* es quien ocupa la mayor variedad de hábitats, desde bosques tropicales hasta áreas desérticas patagónicas alcanzando los 5800 m de altura en el sur de Perú. Su rango comprendía todo el continente americano, desde Canadá hasta el sur de Chile y Argentina, aunque su distribución actual es incierta en gran parte de Centro y Sudamérica (Redford y Eisenberg 1992, Nowell y Jackson 1996, López-González y González-Romero 1998). *F. geoffroyi* frecuenta regiones subtropicales y templadas de Sudamérica, prefiere bosques abiertos, sabanas y marismas. Se encuentra desde Bolivia, sur de Brasil, Chaco Paraguayo, Uruguay, Argentina y sur de Chile (Johnson et al. 1990, Redford y Eisenberg 1992). Por último, *F. colocolo* es el gato que ocupa la mayor variedad de hábitats de Sudamérica, desde los Andes a 5000m de altura hasta el Chaco Paraguayo, en la Patagonia desciende a bosques secos de baja altitud y hábitats esteparios (Redford y Eisenberg 1992, García Perea 1994). De estas especies, consideramos para nuestro estudio un ensamble constituido por los dos cánidos, *Oncifelis colocolo*, *Puma*, *Galictis* y *Conepatus humboldtii*. No incluimos a *F. geoffroyi* porque no fue posible diferenciar los excrementos de esta especie y los de *F. colocolo* cuando están en simpatria. Por lo tanto elegimos para nuestro trabajo un área donde se encuentra solamente *F. colocolo* (Travaini et al. 2000 b). Tampoco incluimos a *Lyncodon* por ser una especie muy poco conocida, que ocurre a muy bajas densidades en nuestra área de estudio (Redford y Eisenberg 1992).

1.7.3. La comunidad de carnívoros del Parque Nacional de Doñana

La comunidad de carnívoros de Doñana está integrada por nueve especies que pertenecen a cinco Familias. Estas son: el lince ibérico y el gato montés (*Lynx pardinus* y *Felis silvestris*, *Felidae*); el zorro colorado europeo (*Vulpes vulpes*, *Canidae*); el meloncillo (*Herpestes ichneumon*, *Herpestidae*); la gineta (*Genetta genetta*, *Viverridae*), el tejón europeo (*Meles meles*), el turón (*Mustela putorius*); la comadreja (*Mustela nivalis*) y la nutria (*Lutra lutra*), éstas últimas cuatro especies pertenecen a la Familia *Mustelidae*. El lobo (*Canis lupus*) que estuvo presente en el área se extinguió a mitad del siglo pasado (Montfort 1958). Del total de especies que conforman la comunidad consideramos para este estudio un ensamble integrado por las cinco especies más abundantes de Doñana y de las cuales se posee más información: el lince ibérico, el zorro colorado europeo, el tejón europeo, el meloncillo y la gineta. Los pesos oscilan entre 12 kg para el lince ibérico y 2 kg para la gineta (Delibes 1980, Palomares y

Delibes 1991). El resto de las especies se encuentran a densidades tan bajas que no existen estudios ecológicos acerca de ellas, exceptuando a la nutria.

1.7.4. Por qué estudiar los carnívoros

Los estudios en el campo de carnívoros terrestres han alcanzado a menos del 15% de las especies conocidas. Por esta razón, el conocimiento ecológico básico de algunos miembros del Orden, sobre todo el de las especies más pequeñas, es muy escaso (Schaller 1996). Los hábitos nocturnos y solitarios de los carnívoros, su cripticismo y las bajas densidades que alcanzan sus poblaciones, dificultan los estudios en el campo, especialmente en las especies que habitan áreas tropicales (Ray y Sunquist 2001) o desérticas, como la estepa patagónica (Novaro et al. 2000).

La información existente de los carnívoros en nuestra área de estudio es muy escasa e incluye fundamentalmente a las especies más abundantes, conspicuas y fáciles de ver en el campo, como *Conepatus* y los cánidos, de las cuales disponemos información acerca de sus hábitos alimenticios y estimaciones de sus abundancias relativas (Zapata et al. 2000, Travaini et al. 2000 b, 2001, 2004). Otras especies siguen siendo muy poco conocidas, como ocurre con el huroncito patagónico (*Lyncodon patagonicus*; Prevosti y Travani, en prensa). Las especies de Doñana son muy conocidas, contándose con información acerca de sus hábitos alimenticios (Delibes 1980, Rau 1987, Beltrán y Delibes 1991, Aldama 1993, Palomares 1993, Palomares y Delibes 1991 a y b, Martín et al. 1995, Fedriani 1996, Revilla y Palomares 2002), parámetros reproductivos (Aldama 1993, Zapata et al. 1998 b), demografía (Travaini 1994, Ferreras et al. en prensa), y uso que hacen del espacio (Travaini et al. 1993, Ferreras et al. 1997, Palomares et al. 2001). También se han estudiado las interacciones entre las distintas especies de carnívoros desde una aproximación trófica (Fedriani 1997, 1999, 2000) y espacial (Delibes y Beltrán 1986, Palomares et al 1996, 1998). En la actualidad se están llevando a cabo diversas acciones tendientes a la conservación de los carnívoros de Doñana, para las cuales, es fundamental contar con la información de base mencionada arriba. Por el contrario, la información disponible para evaluar el estado de conservación de la mayoría de las especies de carnívoros de la estepa patagónica es muy escasa (Parera 2002). Deseamos que nuestro estudio sea una

contribución al conocimiento de las especies de carnívoros terrestres que habitan la Patagonia extrandina.

CAPITULO 2

MORFOMETRÍA EXTERNA DE LOS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ

2.1. INTRODUCCIÓN

Los carnívoros son los mamíferos que presentan el mayor rango de tamaño corporal, desde los 100 g de las comadrejas más pequeñas hasta el oso polar, quien supera los 800 kg. Pero además, también existe una gran variación intraespecífica en su tamaño corporal. Así, se ha observado que la extensa distribución geográfica de algunas especies ha promovido el desarrollo de una amplia variación tanto en las medidas y coloraciones corporales (Ginsberg y Macdonald 1990) como en muchos de los rasgos de las estrategias de vida de las especies. Las variaciones geográficas en el tamaño del cuerpo de los vertebrados han sido interpretadas como adaptaciones, a lo largo del tiempo, a las condiciones ambientales y su generalización llevó a la formulación de las "reglas ecogeográficas" que asocian las diferencias del tamaño a gradientes latitudinales o climáticos (Mayr 1956, Geist 1987 pero ver Hawkins y Diniz-Filho 2004). En general, establecen que los vertebrados homeotermos en climas fríos tienden a ser mayores que las razas de la misma especie en climas cálidos (Regla de Bergmann) y que las partes sobresalientes del cuerpo, tales como cola, orejas y extremidades son relativamente más cortas en las áreas de distribución más frías de las especies (Regla de Allen) (Mayr 1956). Sin embargo, las variaciones intraespecíficas en el tamaño del cuerpo pueden ocurrir a escalas menores de espacio y tiempo, y en estos casos podrían estar relacionadas con la disponibilidad de alimento (Rosatte et al. 1991), con el tamaño de las presas (King 1991), con la dominancia de los individuos de mayor tamaño sobre sus conespecíficos de menor tamaño, relegándolos a hábitats más pobres en recursos

(Travaini 1994, Gortázar et al. 2000) y con desplazamiento ecológico de caracteres (Brown y Wilson 1956, Fuentes y Jaksic 1979).

Las diferencias sexuales de tamaño y morfología son un fenómeno ampliamente distribuido en el reino animal (Hedrick and Temeles 1989, Badyaev 2002). Entre los mamíferos, incluyendo a los Carnívora, las diferencias sexuales en tamaño son las más frecuentes (Ralls 1977, Moors 1980, Dayan y Simberloff 1994, Gittleman y Van Valkenburgh 1997). Darwin (1871) propone que el dimorfismo sexual surge cuando confiere a uno de los sexos ventaja en la competencia con otros individuos de su sexo por la obtención de la pareja: selección sexual. Una segunda alternativa surgiere que el dimorfismo evoluciona a partir de la competencia entre ambos sexos por el alimento, establece que el dimorfismo es una estrategia para evitar la competencia intraespecífica, permitiendo que los sexos exploten diferentes recursos tróficos (Hedrick y Temeless 1989, Shine 1989, Thom et al. 2004). Esta alternativa ha sido verificada fundamentalmente en reptiles y aves (e.g. Schoener 1967, Ebenman y Nilsson 1982, Ebenman 1986, Rising 1987). Por último, el dimorfismo sexual puede originarse también a partir de las diferencias en los roles reproductivos de cada sexo (Slatkin 1984). Estas tres posibilidades no son excluyentes entre sí, pudiendo actuar de manera simultánea (Hedrick y Temeles, 1989).

Dado que no existen datos previos sobre el tamaño corporal de los carnívoros en nuestra área de estudio, es importante conocer cómo son estas especies. En particular, resulta importante comparar el tamaño de los carnívoros de Santa Cruz con el de otras poblaciones patagónicas, con el fin de detectar posibles variaciones y sus causas asociadas. De las especies que son objeto de nuestro estudio, solamente se disponen de datos del tamaño corporal de los cánidos provenientes de la Patagonia chilena y del noroeste de la Patagonia Argentina (Crespo y De Carlo 1963, Fuentes y Jaksic 1979, Jiménez et al. 1995, Jaksic et al. 1993, Johnson y Franklin 1994 a).

En este capítulo caracterizaremos brevemente la población de *Oncifelis colocolo* y con más detalle las poblaciones de *Pseudalopex griseus* y *P. culpaeus* en

base a su morfometría externa. Los resultados obtenidos para los cánidos se compararán con los de otras poblaciones distantes, se evaluará la existencia de dimorfismo sexual, y se discutirán en el marco de las teorías que explican la variación geográfica en el tamaño de los vertebrados, así como sobre el origen de la existencia de dimorfismo sexual. Incluimos solamente a estas especies en la discusión por ser las únicas de las que disponemos de datos originales.

Además, dado que el tamaño del cuerpo de los carnívoros estudiados será utilizado en otra parte del trabajo para explorar la relación entre la talla de los depredadores y el tamaño de sus presas (Rosenzweig 1966, Gittleman 1985), incluimos el Apéndice 2.6 con los pesos y las medidas externas del resto de las especies tomados de la bibliografía.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

La muestra para el estudio de la morfometría externa de los carnívoros provino de ejemplares encontrados muertos en el campo, capturados por personal de estancias del NE de la provincia de Santa Cruz y cedidos a nosotros, o muertos por prácticas de control de predadores. Del total de individuos que forman la muestra hemos excluido a las crías y sólo emplearemos aquí los juveniles (aquellos que, con aspecto externo de adulto, aún no han alcanzado el primer año de vida y se les identifica por la dentadura definitiva sumamente nueva) y adultos (tienen más de un año). La inclusión de un individuo en una u otra clase de edad se hizo además a través de una observación macroscópica del desgaste de los dientes (Zapata et al. 1995).

La muestra de *Oncifelis* (n = 4) provino de 3 ejemplares capturados por personal de la Estancia La Pava (47° 31' latitud Sur, 66°38' longitud Oeste) con trampas-cepo y 1 ejemplar encontrado muerto en el mismo establecimiento. De los ejemplares de *P. culpaeus*, que en total sumaron 12, 4 fueron cazados con perros por personal de las Estancias La Pava (n= 3) y Cerro del Paso (47°53' S, 66°26' W) (n=1), 4 con trampas-cepo en Cerro del Paso, 2 cazados con rifles en la Estancia 8 de Julio

(47°53' S, 66°04' W), y los 2 últimos fueron encontrados por los autores atropellados en la Ruta Nac. 3, uno entre las localidades de Fitz Roy y Caleta Olivia y el otro en la Ruta Prov. 286, en las cercanías de la localidad de Tellier. Por último, de los ejemplares que conforman la muestra de *P. griseus* (n = 33), 12 animales que fueron envenenados con estricnina por prácticas de control en la Estancia La Pluma (47°13' S, 66°41' W), otros 15, también envenenados, son de Cerro del Paso, 2 fueron cazados con trampa-cepo en Cerro del Paso y el último fue cazado con rifle de La Negrita (47°57' S, 66°26' W). Como en los casos anteriores, nos fueron entregados por personal de los distintos establecimientos. De los restantes, 1 fue cedido por el guardaparques del Monumento Natural Bosques Petrificados, quien lo halló muerto y los otros dos fueron encontrados atropellados por los autores, 1 en la Ruta Prov. 286, en las cercanías de Puerto Deseado y el otro en la Ruta Nac. n° 3, en las cercanías de Fitz Roy.

Siempre que fue posible, a cada individuo se le tomaron las siguientes medidas con la ayuda de una cinta métrica (precisión de 5mm), un calibre (0.2mm) o un dinamómetro tipo pesola (50g), según la medición efectuada (Figura 1).

1-Peso. Se suspendía al ejemplar, dentro de una red de peso conocido, de una pesola en la que se leía su peso.

2-Longitud de cabeza + cuerpo. Dorsalmente, desde el extremo del hocico hasta el comienzo de la cola.

3-Longitud de la cola desde la base. Desde el comienzo de la cola, dorsalmente, hasta su extremo, sin incluir los pelos terminales.

4-Longitud del pie posterior. Desde la extremidad del talón hasta la extremidad de la pulpa del dígito más largo, sin incluir la uña.

5-Altura del cuerpo en la cruz. Es una medida de la altura del animal, empleada sobre todo en descripciones de ejemplares cinegéticos. Es la longitud desde el omóplato hasta la pulpa de la planta de la extremidad anterior, con ésta extendida.

6-Longitud de la oreja. Desde el borde inferior del meato auditorio externo hasta la cúspide de la oreja, sin incluir pelos.

7-Las medidas corporales se tomaron siempre que fue posible en el lado izquierdo del animal. En ciertas ocasiones (e.g. animales con algún miembro amputado,

probablemente a causa del trampeo) no fue posible realizar la medición en el lado izquierdo y se hizo en el derecho.

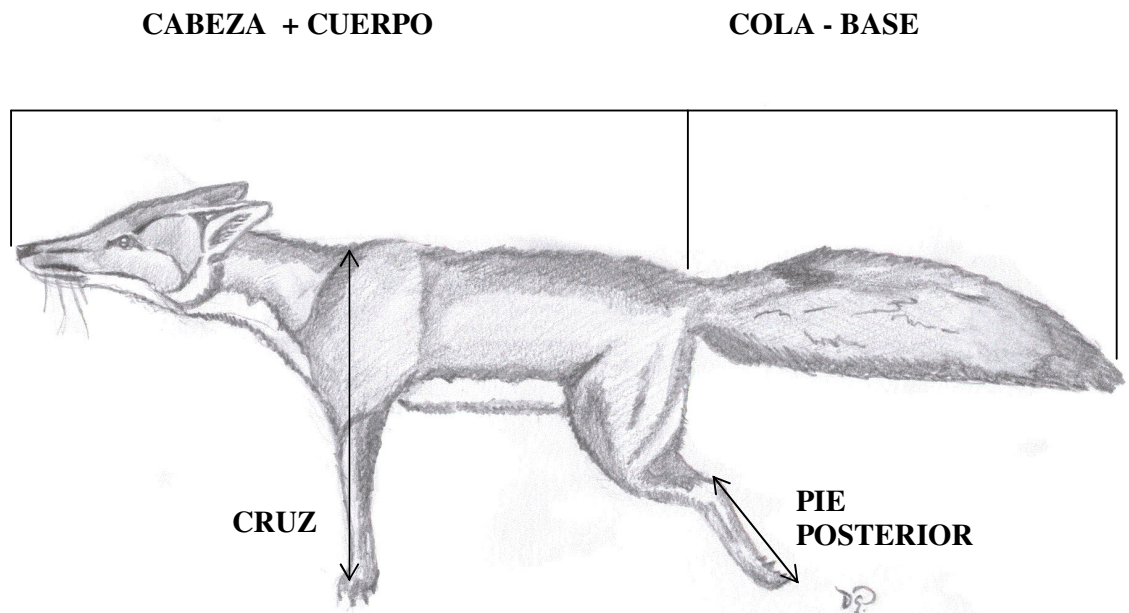


Figura1. Dibujo de ejemplar adulto extendido de zorro gris mostrando la forma en que se tomaron las medidas descritas en el texto.

2.3. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE LOS DATOS

Se compararon los valores de las medidas correspondientes a las variables estudiadas entre sexos en el caso de *P. culpaeus* y *P. griseus* y entre juveniles y adultos de *P. griseus* con el fin de detectar la existencia de dimorfismo sexual y diferencias de tamaño entre jóvenes y adultos respectivamente. Realizamos estas comparaciones mediante una prueba de remuestreo (Manly, 1991), generándose 5000 réplicas para cada evaluación de un par de muestras. Como medida de distancia entre las muestras se utilizó el estadístico *t*, aplicado para el caso de dos muestras con varianzas desiguales (modificación de la prueba de la *t* de Welch, Lancelotti 2002). Esta prueba es más apropiada que otros métodos estándar cuando las muestras a comparar no son balanceadas y son de tamaño pequeño (Potvin y Roff 1993). Dado que las diferencias entre muestras fueron evaluadas simultáneamente para múltiples variables, se aplicó el ajuste secuencial de Bonferroni del nivel de significación (Holm 1979, Rice 1989). Esta corrección somete a la prueba a un criterio de rechazo de la hipótesis nula más estricto, reduciendo la creciente probabilidad de obtener resultados significativos a medida que se incrementa el número de variables evaluadas.

2.4. RESULTADOS

2.4.1. Morfometría externa de *Oncifelis colocolo*

Los ejemplares de *Oncifelis colocolo* capturados en nuestra área de estudio presentan una coloración bastante uniforme, amarillo-grisácea, sin señales de manchas o anillos en el dorso ni en la cola. Las patas delanteras y traseras tienen franjas oscuras y el vientre es manchado (Figura 2). García-Perea (1994) revisó las formas sudamericanas de *Felis colocolo* proponiendo la existencia de tres especies agrupadas en el género *Lynchailurus*: *L. pajeros*, *L. braccatus* y *L. colocolo*, de las cuales solamente *L. pajeros* se encontraría en Argentina. El diseño del pelaje de los ejemplares capturados en este estudio coincide con el descrito para la subespecie *L. pajeros crucinus* que es la que se encontraría en la Patagonia (García-Perea 1994). En la Tabla 2 se resumen las medidas

corporales y el peso de la muestra estudiada. La información acerca de las medidas corporales y el peso de otras poblaciones de *Oncifelis* (nosotros seguimos la nomenclatura científica utilizada por Monjeau et al. 1994) es escasa como para hacer comparaciones, y lo mismo ocurre con nuestra muestra. Sin embargo, según García-Perea (1994) la subespecie patagónica sería más grande que la de centro y norte de Argentina.

Tabla 2. Medidas corporales y peso de una muestra compuesta por dos hembras adultas (media \pm desviación estándar), una hembra juvenil y un macho adulto de *Oncifelis colocolo* del NE de la provincia de Santa Cruz.

Medidas	Hembras adultas	H. juvenil	Macho adulto
Peso (kg)	3.30 \pm 0.56	2.45	3.30
Cabeza cpo. (mm)	496.0 \pm 67.8	428	540
Cola base (mm)	258.5 \pm 19.0	239	255
Cruz (mm)	335.0 \pm 14.1	285	335
Pie post. (mm)	120.0 \pm 0.0	106	124
Oreja (mm)	53.5 \pm 2.1	57	63



Figura 2. Hembra adulta de *Oncifelis colocolo* proveniente de la Estancia La Pava, SE de Santa Cruz.

2.4.2. Morfometría externa de *Pseudalopex culpaeus*

El zorro colorado en nuestra área de estudio tiene un pelaje espeso, amarillo con tonos rojizos. Su manto dorsal es negro, característico de la especie (Redford y Eisenberg 1992, Novaro 1997). Su cola, espesa y voluminosa, tiene la punta negra (Figura 3).



Figura 3. Ejemplar adulto de *Pseudalopex culpaeus* en el Monumento Natural Bosques Petrificados

A pesar de la tendencia de los machos a ser más pesados y grandes que las hembras, las diferencias no han sido estadísticamente significativas en nuestro estudio (Tabla 3). La gran variabilidad de la muestra, probablemente debida a su escaso número, no nos permite sacar conclusión alguna acerca de las diferencias en el tamaño corporal entre machos y hembras.

Tabla 3. Valores medios (X), desviación estándar (DS) y tamaño de la muestra (n) para cada una de las 6 medidas tomadas a la muestra de machos y hembras adultos de zorros colorados (*Pseudalopex culpaeus*). La p de la última columna corresponde a los valores p calculados para cada una de las comparaciones. El grado de significación verificado mediante el ajuste secuencial de Bonferroni se indica como *ns* (no significativo) y **** significativo al 95%.

Medidas	MACHOS			HEMBRAS			p
	X	DS	n	X	DS	n	
Peso (kg)	8.36	2.33	7	7.46	1.12	4	0.214 <i>ns</i>
Cabeza cpo. (mm)	801.8	22.7	8	780.0	8.6	4	0.297 <i>ns</i>
Cola base (mm)	445.3	26.8	8	432.3	32.8	4	0.149 <i>ns</i>
Cruz (mm)	427.4	47.7	7	436.0	3.6	4	0.311 <i>ns</i>
Pie post. (mm)	168.6	8.5	6	164.6	2.5	4	0.145 <i>ns</i>
Oreja (mm)	90.6	4.1	6	95.6	1.1	4	0.115 <i>ns</i>

Estudios realizados en Chile, mostraron que en el sur de su rango de distribución el zorro colorado aumenta su tamaño corporal al hacerlo la latitud en el sur de su rango de distribución (Fuentes y Jaksic 1979, Jiménez et al. 1995). Contrariamente a lo que se esperaría de acuerdo a las reglas ecogeográficas, los zorros de nuestra área de estudio, situada a una latitud intermedia entre Neuquén y Torres del Paine (Tabla 4), resultan ser menos pesados y más grandes en longitud.

Tabla 4. Variación latitudinal del peso, longitud del cuerpo (cabeza + cuerpo, en mm) y longitud total (longitud del cuerpo + longitud de la cola, en mm) y tamaño de la muestra (n) de *Pseudalopex culpaeus*.

Localidad	latitud	peso (kg)	long. cuerpo	long. total	n
Fray Jorge (Chile) ³	30°38′	6.52	-	-	5
Aucó (Chile) ²	31°30′	4.31	628.3	999.4	7
Neuquén (Argentina) ¹	39°33′	9.93			22
Nuestro estudio	47°	8.03	789.2	1228.8	12
T. del Paine (Chile) ²	51°03′	10.15	739.3	1152.1	7

¹Novaro (1997), ²Jiménez et al. (1995), ³Jaksic et al. (1993).

Lo mismo ocurre cuando se analizan machos y hembras por separado (Tabla 3). Los valores del peso de machos y hembras de zorro colorado en el Oeste de la provincia de Neuquén fueron de 9.06 y 7.29 kg respectivamente (n = 113 y n = 82 respectivamente, Crespo y De Carlo 1963), y de 11.65 y 7.82 kg en Torres del Paine (n = 4 y n = 3 respectivamente, Johnson y Franklin 1994 a). En cuanto a la longitud total, tanto las hembras como los machos de nuestro estudio son mayores que los de Neuquén: 1150 y 1102 mm para machos y hembras respectivamente (Crespo y De Carlo 1963) vs 1247.1 y 1212.3 mm para machos y hembras, respectivamente en este trabajo. Además de ser más largos, los zorros de nuestro estudio son mayores en otras medidas corporales como la longitud del pie posterior y la longitud de las orejas (ver Tabla 4) cuando se los compara con los zorros estudiados en el Oeste de la Provincia de Neuquén por Crespo y De Carlo (1963). Los valores encontrados por estos autores fueron para machos y hembras respectivamente de 163 y 152 mm para la longitud del pie posterior y de 88 y 84 mm para la longitud de las orejas (n = 143 y n = 106 para pie posterior y n = 144 y n = 104 para longitud de las orejas, Crespo y De Carlo 1963).

2.4.3. Morfometría externa de *Pseudalopex griseus*

El zorro gris tiene una coloración variable en nuestra área de estudio, el color de su pelaje es más uniforme que el del zorro colorado, de color gris amarillento, careciendo del manto negro característico de la especie (Parera 2002). Las extremidades son amarillas, ocráceas a rojizas, pero no tanto como las del zorro colorado. El pecho, el vientre y las extremidades pueden presentar zonas de color blanco (Figura 4).



Figura 4. Ejemplar adulto de *Pseudalopex griseus* en el Monumento Natural Bosques Petrificados

La Tabla 5 resume los valores medios y su desviación estándar de las 6 medidas corporales tomadas a la muestra de zorros grises, agrupadas según clase de edad y sexo.

Tabla 5. Valores medios (X), desviación estándar (DS) y tamaño de la muestra (n) para cada una de las 6 medidas tomadas en cada una de las 4 clases en que se separó la muestra de zorros grises (*Pseudalopex griseus*): machos jóvenes, machos adultos, hembras jóvenes y hembras adultas. La p de la última columna corresponde a los valores – p calculados para cada una de las comparaciones. El grado de significación verificado mediante el ajuste secuencial de Bonferroni se indica como *ns* (no significativo) y ** significativo al 95%.

Medidas	MACHOS			HEMBRAS				p
	X	DS	n	JUVENILES				
	X	DS	n	X	DS	n		
Peso (kg)	2.42	0.38	9	2.10	0.42	7	0.07	<i>ns</i>
Cabeza cpo. (mm)	548.7	25.8		508.8	22.7		0.002	**
Cola base (mm)	301.3	24.0		271.8	29.7		0.02	<i>ns</i>
Cruz (mm)	314.4	22.2		300.4	23.4		0.14	<i>ns</i>
Pie post. (mm)	125.0	13.2		114.4	6.4		0.02	<i>ns</i>
Oreja (mm)	80.2	6.2		77.5	4.9		0.17	<i>ns</i>

Tabla 5. Continuación

ADULTOS							
Peso (g)	2.90	0.42	9	2.35	0.37	8	0.008 **
Cabeza cpo. (mm)	569.2	28.2		539.2	18.9		0.01 **
Cola base (mm)	316.7	26.3		307.8	28.0		0.24 <i>ns</i>
Cruz (mm)	344.7	16.8		315.0	12.1		0.001 **
Pie post. (mm)	125.8	5.5		116.7	4.8		0.002 **
Oreja (mm)	84.6	3.3		79.9	2.5		0.006 **

Los machos son más grandes y pesados que las hembras. Si bien en los jóvenes las diferencias en las medidas corporales no fueron significativas (excepto para la longitud cabeza + cuerpo), ésta es la tendencia. Entre los jóvenes, los machos pesan un 13% más que las hembras, mientras que el mismo valor alcanza un 19% para los adultos. La misma relación para la longitud de la cabeza + cuerpo, medida que mejor describe el tamaño de los mamíferos (McNab 1971), fue de 7% para los jóvenes y de 5% para los adultos.

De la comparación entre las dos clases de edad en cada sexo por separado, encontramos diferencias significativas en solamente 1 de las 6 medidas tanto en machos jóvenes y adultos como en hembras jóvenes y adultas (Tabla 6). Esto podría significar que los machos jóvenes tardarían más en alcanzar la altura de los adultos y las hembras jóvenes en alcanzar la longitud de las adultas.

Tabla 6. Diferencia de tallas entre jóvenes y adultos dentro de cada sexo. La *p* es la probabilidad de que las medidas de los jóvenes pertenezcan a la misma población que las de los adultos. El grado de significación verificado mediante el ajuste secuencial de Bonferroni se indica como *ns* (no significativo) y ****** significativo al 95%. *t* es el valor de la prueba de Student, *a/j* es el cociente entre la media de cada medida de los adultos y la misma de los jóvenes, *n_a*- *n_j* son los tamaños de la muestra para adultos y jóvenes respectivamente.

Medidas	MACHOS				HEMBRAS			
	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>a/j</i>	<i>n_a</i> - <i>n_j</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>a/j</i>	<i>n_a</i> - <i>n_j</i>
Peso	0.01 <i>ns</i>	2.69	1.19	9-9	0.12 <i>ns</i>	1.22	1.11	8-7
CC	0.11 <i>ns</i>	1.23	1.03		0.003 **	2.82	1.05	
CB	0.16 <i>ns</i>	0.98	1.05		0.01 <i>ns</i>	2.41	1.13	
Cruz	0.00 **	3.13	1.09		0.10 <i>ns</i>	1.40	1.04	
PP	0.45 <i>ns</i>	0.09	1.00		0.24 <i>ns</i>	0.79	1.02	
Oreja	0.04 <i>ns</i>	1.78	1.05		0.14 <i>ns</i>	1.22	1.03	

El dimorfismo sexual, presente en ambas clases de edad, es sólo significativo en los adultos (Tablas 5 y 7). El nivel de dimorfismo promedio de las 6 medidas, fue tanto para los jóvenes como para los adultos de 1.06. De acuerdo al criterio de Ralls (1976) se trata en ambos casos de un dimorfismo pequeño.

Tabla 7. Dimorfismo sexual. Nivel de dimorfismo sexual para cada una de las medidas en jóvenes y adultos. *m/h* es el cociente entre la media del macho y la de la hembra para cada medida. *n_m* - *n_h* indica los tamaños, *p* indica la probabilidad de que dos medias pertenezcan a la misma población. En el caso de los pesos empleamos la raíz cúbica.

MEDIDAS	JOVENES			ADULTOS		
	<i>m/h</i>	<i>n_m</i> - <i>n_h</i>	<i>p</i>	<i>m/h</i>	<i>n_m</i> - <i>n_h</i>	<i>p</i>
Peso	1.05	9 - 7	--	1.08	9 - 8	**
CC	1.08		**	1.05		**
CB	1.10		--	1.03		--
Cruz	1.04		--	1.09		**
PP	1.09		--	1.07		**
Oreja	1.03		--	1.06		**

Con respecto a la variación geográfica, existe una clara tendencia al aumento del tamaño y longitud con el aumento de la latitud (Tabla 8).

Tabla 8. Variación latitudinal del peso, longitud del cuerpo (cabeza + cuerpo, en mm) y longitud total (longitud del cuerpo + longitud de la cola, en mm) y tamaño de la muestra (n) de *Pseudalopex griseus*

Localidad	latitud	peso (kg)	long. cuerpo	long. total	n
Aucó (Chile) ¹	31°30′	2.49	513.4	824.4	16
Nuestro estudio	47°	2.64	555.1	867.6	17
T. del Paine (Chile) ¹	51°03′	3.64	602.4	938.6	36

¹ Jiménez et al. (1995)

Los zorros grises de nuestra área de estudio tienen un peso y una longitud intermedia entre las de los zorros grises estudiados en el Centro y Sur de Chile.

2.4.4. Variación latitudinal en el tamaño de *Pseudalopex culpaeus* y *P. griseus*

No existe correlación entre el peso del cuerpo, la longitud cabeza + cuerpo, ni la longitud total con la latitud para el zorro colorado (correlación por rangos de Spearman, $R_s = 0.8, 0.5$ y 0.5 , $p = 0.1, 0.6$ y 0.6 para cada medida respectivamente). Sin embargo, lo contrario ocurre para el zorro gris ($R_s = 1$, para el peso del cuerpo y las longitudes cabeza + cuerpo y total). La Figura 4 resume estas tendencias.

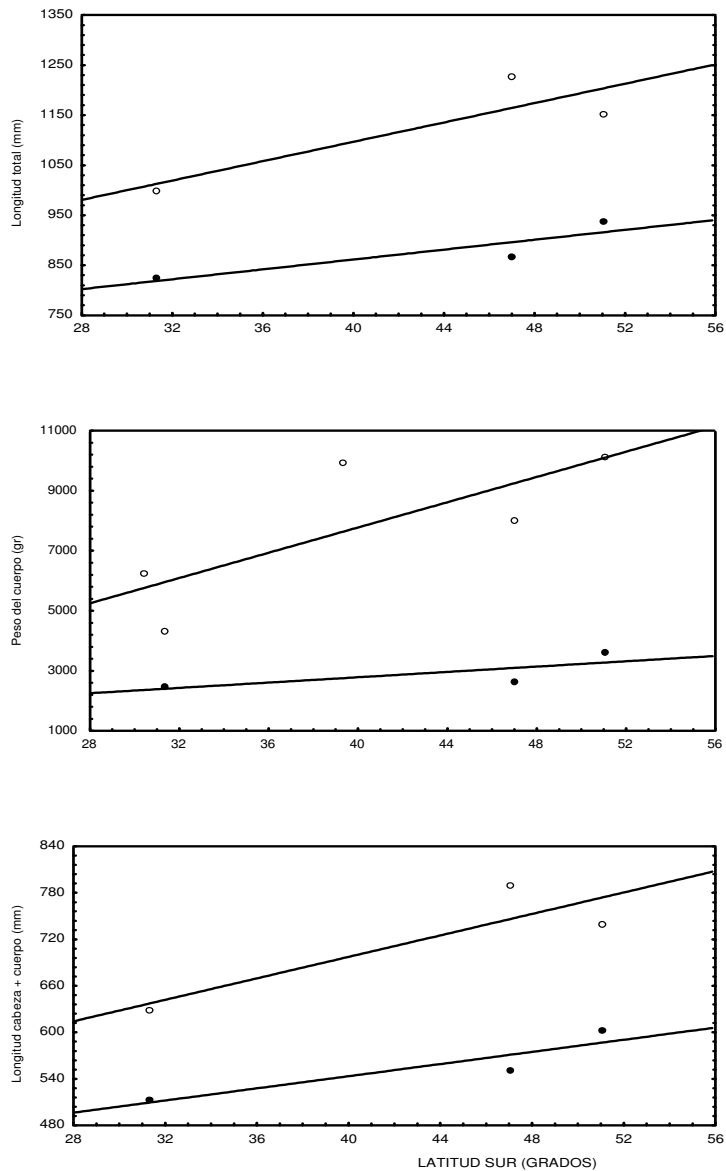


Figura 4. Gradiente latitudinal en relación al tamaño entre *Pseudalopex culpaeus* y *P. griseus*. Los círculos vacíos y los círculo negros representan las medias de las distintas medidas para *P. culpaeus* y *P. griseus* respectivamente. Las líneas indican la tendencia de estas medias en función de la latitud.

2.5. DISCUSIÓN

2.5.1. Dimorfismo sexual en el zorro colorado y en el zorro gris

El zorro colorado no mostró dimorfismo sexual significativo en nuestra área de estudio. Creemos que el tamaño de muestra utilizado en las comparaciones no fue suficiente para que las diferencias, si existieran, fueran significativas. Otros estudios han demostrado la existencia de dimorfismo sexual en esta especie por sus medidas externas: peso, longitud total, de la cola, pie y oreja (Crespo y De Carlo 1963, en Neuquén) y posteriormente Novaro (1991) y Johnson y Franklin (1994 a) en Neuquén y Torres del Paine respectivamente, para el peso del cuerpo. El nivel de dimorfismo sexual para el peso del cuerpo calculado según el criterio de Ralls (1976) como el cociente de la raíz cúbica del peso de los machos sobre el de las hembras, es pequeño en el Oeste de la provincia de Neuquén. Este nivel alcanza un valor de 1.07 (Crespo y De Carlo 1963, Novaro 1991) en esa localidad. Sin embargo, en Torres del Paine, el nivel de dimorfismo sexual es mayor (1.14, Johnson y Franklin 1994 a). Por otro lado, Travaini et al. (2000 a) encontraron dimorfismo sexual en el zorro colorado analizando la morfología craneal de esta especie.

En cuanto a la morfometría externa de los zorros jóvenes, no contamos con datos en nuestro estudio, pero otros autores han observado que los zorros colorados alcanzan rápidamente el tamaño adulto durante el primer año de vida (Crespo y De Carlo 1963).

El zorro gris presentó dimorfismo sexual en nuestra área de estudio. Teniendo en cuenta a los individuos adultos, los machos fueron significativamente más grandes y pesados que las hembras y la misma tendencia se observó en los jóvenes, aunque las diferencias no fueron significativas. Lo mismo ocurre en Torres del Paine donde los machos son significativamente más pesados que las hembras (3.98 kg vs. 3.34 kg, $n = 23$ y $n = 21$ para machos y hembras respectivamente Johnson y Franklin 1994 b). Las

escasas diferencias en la morfometría externa entre las distintas clases de edad sugieren una tasa de crecimiento igual en las hembras y en los machos durante el primer año de vida. Esta podría ser una causa de la ausencia de dimorfismo sexual en los zorros juveniles. Algo comparable ocurre en poblaciones sometidas a fuertes extracciones, como es el caso de la población estudiada (Travaini et al. 2000 b). La estructura de edades está sensiblemente desequilibrada hacia las clases más jóvenes (y por lo tanto de menor talla) como consecuencia de un rejuvenecimiento global de la población (Ralls 1976, Travaini 1994).

El dimorfismo sexual moderado es común entre los cánidos (Ewer 1973, Travaini 1994, Prestrud y Nilssen 1995, Travaini et al. 2000 a). La selección intrasexual, la monogamia y el cuidado biparental de las crías se han utilizado para explicar el escaso dimorfismo sexual en cánidos pequeños (< 6.0 kg) (Ralls 1977, Moehlmann 1989, Travaini 1994, Prestrud y Nielsen 1995). Esto podría aplicarse al pequeño dimorfismo observado en el zorro gris, un cánido pequeño, omnívoro, monógamo y con cuidado biparental de las crías (Johnson y Franklin 1994 b, Zapata et al. 1998 a). También para el zorro colorado, a pesar de su mayor tamaño, por presentar el mismo comportamiento (Johnson y Franklin 1994 a). Sin embargo llama la atención el grado de dimorfismo sexual de los zorros colorados en Torres del Paine, más pronunciado que en Neuquén y que en nuestro estudio. Otras posibles explicaciones de la diferencia en el tamaño de machos y hembras, como podría ser la competencia entre ambos sexos por el alimento (Hedrick y Temeless 1989, Shine 1989), deberían ser examinadas.

2.5.2. Variación latitudinal en el tamaño de *Pseudalopex culpaeus* y *P. griseus*

Estudios previos han demostrado que en el norte de Chile, donde los zorros colorados y grises son alopátridos, tienen un tamaño corporal muy similar. Sin embargo, a partir de los 33° de latitud Sur, aumenta progresivamente su simpatria y se produce divergencia en el tamaño corporal de ambos zorros (Fuentes y Jaksic 1979). Esto es, mientras el zorro colorado aumenta su tamaño hacia el Sur, el tamaño corporal del zorro

gris disminuye. En este caso, las tendencias latitudinales predichas por la regla de Bergmann resultaron inválidas para el zorro gris, aunque siguieron siendo válidas para el colorado. Basándose en los patrones de distribución de ambos zorros a lo largo de Chile, desde los 33° hasta los 53° de latitud Sur, Fuentes y Jaksic (1979) pusieron a prueba la hipótesis de complementariedad de nicho (Schoener 1974) entre la dieta y el hábitat para explicar las distribuciones y el tamaño del cuerpo de ambos cánidos. Fuentes y Jaksic (1979) propusieron que los zorros se reparten el hábitat en forma altitudinal en el Norte debido a las elevaciones de los Andes. A medida que los Andes decrecen en altitud hacia el Sur de Chile, esta segregación no es posible, y los zorros compiten por el alimento produciéndose un desplazamiento en el tamaño corporal. Esta hipótesis fue revisada por Jiménez et al. (1995) quienes aportaron nuevos datos de la distribución y tamaño de los zorros en Chile y mostraron que ambas especies aumentaban de tamaño con la latitud. La distribución latitudinal del tamaño de los dos cánidos podría entonces no ser resultado del desplazamiento de caracteres mediado por competencia, sino de adaptaciones bioenergéticas a la vida en climas fríos (Regla de Bergman) (Jiménez et al. 1995). Posteriormente, Jiménez et al. (1996 b) reanalizaron y pusieron a prueba nuevamente la hipótesis de complementariedad de nicho entre el zorro colorado y el zorro gris aportando nuevos datos acerca del reparto del hábitat a una escala más fina y del tamaño de las presas disponibles para ambos zorros. Según estos autores, el zorro colorado selecciona los hábitats donde las presas son óptimas para satisfacer sus demandas energéticas, y desplaza al zorro gris hacia hábitats más pobres (Johnson y Franklin 1994 c). Su pequeño tamaño corporal le permitiría explotar presas alternativas.

Nuestros resultados no se ajustan a la regla de Bergmann para el zorro colorado, pero sí lo hacen para el zorro gris. Teniendo en cuenta el peso corporal, los zorros colorados en el NE de Santa Cruz (47° de latitud Sur) son considerablemente menos pesados que en Neuquén (39° de latitud Sur). Pero a la vez son más grandes en longitud que en Torres del Paine, situada más al Sur (51° de latitud Sur). Otros estudios han mostrado que el tamaño del cuerpo estaría correlacionado con el grado de estacionalidad climática (James 1970). Cuando los cambios estacionales producen

variaciones en la abundancia de los recursos, la selección natural favorecería a los individuos de rápido crecimiento hacia un tamaño grande. Esto se traduce en un aumento en su resistencia para afrontar los períodos de escasez de recursos y aumentar por lo tanto su supervivencia. Esta hipótesis ha sido apoyada por varios autores (Lindstedt y Boyce 1985, Zeveloff y Boyce 1988, Millar y Hickling 1990, Gay y Best 1996 pero ver Dunbrack 1993) y podría explicar el mayor tamaño de los zorros colorados en nuestro estudio, un área con marcada estacionalidad y cambios en la disponibilidad de recursos para la especie (ver área de estudio y Capítulo 3). Sin embargo no explicaría el peso del cuerpo observado en la muestra de zorros colorados. El hecho de que los zorros sean más delgados de lo que se esperaría indica la existencia de otras presiones selectivas diferentes del clima (Dayan y Simberloff 1996). Pero es muy probable que nuestros datos, escasos y con una variabilidad muy grande no sean representativos del peso real de los zorros del NE de Santa Cruz. Además, al compararse los pesos corporales de los zorros entre distintas áreas geográficas deben tenerse en cuenta la variación de las reservas del cuerpo y de la condición de los animales. Por otro lado es probable que los zorros que utilizamos en este estudio hayan sufrido deshidratación al tratarse de cadáveres (Martínez-Peck, com. pers.) y estemos en realidad subestimando el peso real de los mismos. Piersma y Davidson (1991) recomiendan la utilización de medidas del esqueleto en lugar del peso corporal para comparar el tamaño de los animales a lo largo de su rango de distribución. Ellos argumentan que estas medidas son menos sensibles a las variaciones en la condición de los animales y por lo tanto, más apropiadas.

Otra posibilidad para explicar el mayor tamaño corporal de los zorros colorados de nuestro estudio está relacionada con la introducción de la liebre europea (*Lepus europaeus*) y del ganado ovino (*Ovis aries*) en la Patagonia. Crespo y De Carlo (1963) y Griguera y Rapoport (1983) sostienen que el incremento de la distribución del zorro colorado hacia el Este, se vio favorecido por la introducción de la liebre europea y del ganado ovino en los comienzos del siglo XX. Esta situación puede compararse con la expansión del rango del coyote (*Canis latrans*) que ocurrió en el Sur de Canadá y Norte de Estados Unidos durante el siglo XIX, siguiendo al exterminio del lobo (*Canis*

lupus). Thurber y Peterson (1991), que examinaron la variación geográfica del peso corporal del coyote (*Canis latrans*), detectaron una asociación entre el aumento del peso corporal y su expansión hacia el Este. Durante el invierno, en el Este, los coyotes predan fundamentalmente sobre ciervos de cola blanca adultos (*Odocoileus virginianus*). Cuando las condiciones invernales son más adversas, los coyotes aumentan el consumo de ciervos (Dibello et al. 1990 citado en Larivière y Crête 1993). El aumento del peso corporal de los coyotes en el Este ha sido explicado por un lado como una respuesta fenotípica al aumento en la disponibilidad del alimento, dado que las condiciones ambientales son más favorables en estas áreas (Thurber y Peterson 1991). Y por el otro, como una adaptación evolutiva al consumo de presas grandes, como el ciervo de cola blanca. En este caso, el incremento en tamaño refleja una respuesta genotípica a la selección de alimentos de gran tamaño (Larivière y Crête 1993).

De acuerdo a Thurber y Peterson (1991) y Larivière y Crête (1993), es probable entonces que haya habido una selección a favor de un tamaño del cuerpo mayor en los zorros colorados en el SE de la Patagonia, influenciado por el tamaño o por la abundancia de sus presas (i.e. liebre y ovejas). La liebre es una presa muy importante para el zorro colorado en nuestra área de estudio y las liebres adultas pueden superar los 4 kilos de peso (datos propios sin publicar). Por otro lado, la predación de ovinos por el zorro colorado es un problema muy extendido en la Patagonia, incluyendo el Este de la región (Crespo y De Carlo 1963, Bellati y Von Thungen 1990, Travaini et al. 2000 b).

Apéndice 2.6. Morfometría externa de *Puma*, *Galictis* y *Conepatus*. Medidas corporales y peso (X: media aritmética).

	<i>Puma concolor</i> ^{1,2}		<i>Galictis cuja</i> ^{2,3}		<i>Conepatus humboldtii</i> ^{2,4}	
Medidas	X	rango	X	rango	X	rango
Peso(kg)	39.2	22.7-73.8	1.35	1.02-2.45	1.3	-
Cabeza Cpo (mm)	1079.9	900-1537	388.6	280-508	252.4	123-370
Cola base (mm)	615.0	469-815	154.1	120-193	170.1	110-200
Pie posterior (mm)	235.7	200-263	56.1	32-75	52.1	45-60
Oreja (mm)	84.6	80-101	22.8	13-30	19.3	10-25

¹ Gomes de Oliveira (1994), ² Redford y Eisenberg (1992), ³ Legendre y Roth (1988),

⁴ Fuller et al (1987).

PARTE 2

RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ: IDENTIFICACIÓN DE GREMIOS TRÓFICOS Y MORFOGREMIOS

CAPITULO 3

LA DIETA DE LOS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ

3.1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los hábitos alimenticios de algunos carnívoros terrestres de América del Sur han sido estudiados con detalle, sobre todo en áreas protegidas y en Chile (Medel y Jaksic 1988, Iriarte et al. 1990, Johnson y Franklin 1991, 1994 a, Branch et al. 1996, entre otros). Sin embargo, existe poca información acerca de los hábitos alimenticios de los carnívoros de la Patagonia Argentina. Las descripciones de sus dietas se han concentrado en áreas no protegidas del noroeste de la provincia de Neuquén (Novaro et al. 2000), en las especies más abundantes como el zorrino común (*Conepatus chinga*) (Travaini et al. 1998) y que además tienen un valor económico ya sea por la calidad de su piel o porque son predadoras de ganado doméstico como el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) y el zorro gris (*Pseudalopex griseus*) (Crespo y De Carlo 1963, Novaro 1991, Corley et al. 1995, Zapata et al. 1998 a).

3.1.1. La dieta del zorro colorado

El zorro colorado es, probablemente, el cánido más estudiado de Sudamérica. Sus hábitos alimenticios son muy conocidos, sobre todo en Chile. Este zorro ha sido descrito como un predador oportunista, cuyas presas más importantes son los roedores y lagomorfos (Fuentes y Jaksic, 1979; Jaksic et al. 1980; Johnson y Franklin 1994 a; Simonetti 1986; Yañez y Rau 1980, entre otros). Las presas adicionales incluyen artrópodos y frutos, principalmente en Chile; ovejas (*Ovis aries*) en el noroeste de Patagonia Argentina (Crespo y De Carlo 1963, Novaro 1991) y Tierra del Fuego; y aves

y guanacos (*Lama guanicoe*) en el sur de Chile (ver Novaro 1997). En general estos estudios se restringen al área cordillerana y no existe información hasta ahora de su dieta en su área oriental de distribución.

En la Patagonia Argentina el zorro colorado es considerado responsable de la muerte de corderos y ovejas (Travaini et al. 2000 b). Estudios realizados en estancias de Neuquén y Río Negro han demostrado que los ovinos son importantes en la dieta de este carnívoro (Bellati y von Thungen 1991, Crespo y De Carlo 1963, Novaro 1991), mientras que otros realizados en Chile mostraron que los lagomorfos constituyen su presa principal tanto en áreas protegidas como no protegidas (Simonetti 1986, Johnson y Franklin 1994 a).

3.1.2. La dieta del zorro gris

La dieta del zorro gris ha sido extensamente estudiada en Chile, donde es considerado un predador oportunista que se alimenta fundamentalmente de roedores de acuerdo a su disponibilidad (Medel y Jaksic 1988). Según éstos trabajos la proporción de roedores en la dieta de este zorro disminuye con el aumento de latitud. En ambientes desérticos y de matorral mediterráneo chilenos (26°S y 33°S respectivamente) la dieta del zorro gris estuvo dominada por roedores, los cuales aparecieron en al menos el 75% de los excrementos analizados (Simonetti et al. 1984; Jaksic et al. 1980). En ambientes boscosos (37°S) los roedores estuvieron presentes en un 48% de los excrementos analizados (Medel et al. 1990 en Martínez et al. 1993) y en la estepa patagónica chilena la frecuencia de aparición de roedores sólo alcanzó 24 a 27% (Jaksic et al. 1983, Johnson y Franklin 1994 a).

En la Argentina, la dieta del zorro gris ha sido poco estudiada. En la provincia de Neuquén, NO de la Patagonia, el zorro gris consume roedores (Zapata et al. 1998 a), carroña y lagomorfos (Novaro et al. 2000).

3.1.3. La dieta del zorrino patagónico

En Patagonia se encuentran dos especies de zorrinos: el zorrino chileno (*Conepatus chinga*) y el zorrino patagónico. El conocimiento acerca de la biología de

ambas especies es escaso, a pesar de que ambas son conspicuas y fáciles de ver en el campo (Cabrera and Yeppes 1960). Fuller et al. (1987) y Johnson et al. (1988, 1990) estudiaron algunos aspectos de la biología del zorrino patagónico en el Parque Nacional Torres del Paine en Chile, sobre todo en lo referente a sus patrones de actividad y algunos aspectos cualitativos de su dieta.

Los zorrinos del género *Conepatus* han sido descritos principalmente como insectívoros, depredando ocasionalmente sobre huevos y pequeños mamíferos (Cabrera y Yeppes 1960, Johnson et al. 1990, Redford y Eisenberg 1992, Mares et al. 1996). Sin embargo, en el noroeste de la Patagonia Argentina durante el verano, el zorrino chileno consume mayor biomasa de presas vertebradas que invertebrados (Travaini et al. 1998). Estos autores sugirieron que la importancia de los vertebrados en la dieta de *Conepatus chinga* debería ser mayor en invierno, cuando los invertebrados son menos abundantes. Un patrón similar fue descrito para otras especies de zorrinos en América del Norte (Bailey 1931, en Howard y Marsh 1982).

3.1.4. La dieta del hurón menor

El hurón menor (*Galictis cuja*) es un hurón Neotropical que se asemeja a un gran visón en sus proporciones, pero es más robusto y tiene un llamativo patrón negro y blanco (Redford and Eisenberg 1992).

Los hurones han sido considerados como predadores eclécticos que se alimentan de reptiles, pequeñas aves y roedores (Redford y Eisenberg 1992). Además, cuando las presas vertebradas son escasas, *Galictis cuja* se alimenta de invertebrados e incluso de animales de granja (ver Ebensperger et al. 1991). Pero trabajos previos realizados en el noroeste de la Patagonia Argentina describieron al hurón menor como un cazador especialista en mamíferos (Diuk-Wasser y Cassini 1998; Delibes et al. 2003).

3.1.5. La dieta del gato de pajonal

A pesar de la amplia distribución del gato de pajonal (*Oncifelis colocolo*) (desde Ecuador hasta el Estrecho de Magallanes en Argentina) (Gomes de Oliveira 1994), la información acerca de su biología es muy escasa, convirtiéndolo en uno de los gatos menos conocidos de Sudamérica (Gomes de Oliveira 1994, Silveira 1995).

Algunos aspectos de su distribución e historia natural fueron estudiados en Brasil por Silveira (1995). Redford y Eisenberg (1992) describen a esta especie como arbórea y nocturna, aunque ocupa una gran variedad de hábitats, y como su nombre indica prefiere las zonas abiertas (pampas) (Gomes de Oliveira 1994). En el sur de la Patagonia chilena el gato de pajonal parece estar asociado a pastizales en áreas de estepa (Johnson et al. 1990).

Sus hábitos alimenticios no han sido analizados en detalle, pero distintos autores coinciden en que se alimenta de pequeños mamíferos: *Cavia* sp. y aves terrestres (Tinamiformes) en Argentina y sur de Chile (Cabrera y Yeppes 1960, Johnson et al. 1990), vizcachas (*Lagidium peruanum*) en Perú (Pearson 1951 citado en Gomes de Oliveira 1994) e incluso puede depredar sobre cabras adultas (que son de mayor tamaño que este gato) en Chile (Jiménez com. pers. citado en Gomes de Oliveira 1994). En el Parque Nacional Río Abiseo en Perú, Romo (1995) estudió la dieta del gato de pajonal encontrando restos de roedores cuyos pesos oscilaban entre 12 gramos a 5 kilos, pero este estudio se basó en 9 excrementos.

3.1.6. La dieta del puma

El puma (*Puma concolor*) es el felino más estudiado de América y los hábitos alimenticios de varias de sus subespecies son bien conocidos (Anderson 1983). El puma ha sido descrito como un carnívoro generalista cuyas presas varían a lo largo de su gran rango geográfico. Según Iriarte et al. (1990) el tamaño medio de las presas vertebradas del puma estuvo positivamente correlacionado con el tamaño del cuerpo e inversamente correlacionado con la amplitud de nicho trófico en toda América.

En la Patagonia chilena la dieta del puma estuvo dominada por ungulados nativos como el guanaco (*Lama guanicoe*), introducidos (ganado ovino) y lagomorfos

introducidos (liebre europea, *Lepus europaeus*) (Iriarte et al. 1990). En el noroeste de la Patagonia argentina la presa principal del puma es la liebre europea seguida de edentados y micromamíferos (Novaro et al. 2000). Estos autores encontraron que en esa región el puma consume mamíferos introducidos (liebre europea y ciervo colorado *Cervus elaphus*) con más frecuencia que lo esperado y presas pequeñas con menor frecuencia de lo esperado de acuerdo a su biomasa disponible.

3.2. OBJETIVOS DEL PRESENTE CAPÍTULO

En este capítulo analizamos los patrones alimenticios de cada predador, ya que es un pre-requisito para entender los mecanismos que estructuran el ensamble que conforman. Presentamos una descripción cuantitativa de la dieta anual de las distintas especies de carnívoros, estimando la importancia relativa de las diferentes presas en la dieta, así como su fluctuación estacional. Hacemos hincapié en las dietas de *Conepatus humboldtii* (Zapata et al. 2001) y *Galictis cuja* (Zapata et al. en prensa, b), por ser las primeras descripciones cuantitativas de la dieta anual de estas especies.

3.3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1. Criterios utilizados en la identificación de los excrementos de cada especie de carnívoro y sus dificultades

El análisis de los restos de las presas presentes en los excrementos de los carnívoros para describir sus dietas es una metodología extensamente utilizada y es la que se aplicó en el presente estudio. La primera dificultad de esta metodología surge al intentar distinguir los excrementos de los distintos carnívoros (Weaver y Fritz 1979; Daner y Dodd 1982; Capurro et al. 1997). El tamaño y la forma de los mismos, su ubicación en el campo (en letrinas, asociados a caminos, en cuevas, enterrados), la presencia de huellas u otros signos asociados a los excrementos, la presencia de pelos del propio animal cuando se acicaló, son factores que hemos tenido en cuenta para identificar los excrementos que corresponden a las distintas especies. En nuestro estudio no tuvimos dificultad para asignar los excrementos encontrados en el campo, excepto para el gato de pajonal (*Oncifelis colocolo*) y gato montés (*Oncifelis geoffroyi*), ambos

presentes en nuestra área de estudio (Redford y Eisenberg 1992). Una metodología de identificación de excrementos que fue utilizada con éxito en carnívoros neotropicales por Capurro et al. (1997), Fernández et al. (1996) y Taber et al. (1997), es la cromatografía en capa fina de los ácidos biliares presentes en los excrementos. Sin embargo, este método requiere de técnicas de laboratorio (lo cual requiere tiempo y dinero), y en algunos casos no da buenos resultados (Jiménez et al. 1996 a, Watt 1987). Esta técnica no ha sido exitosa para separar los excrementos de los dos felinos (Capurro et al. 1997), por lo que no se ha utilizado en este trabajo. Según Johnson y Franklin (1991), el gato montés en Torres del Paine defeca en árboles y está asociado a áreas más boscosas, mientras que el gato de pajonal está asociado a ambientes más llanos. En nuestra área de estudio es probable que el gato de pajonal tenga una distribución más oriental que el gato montés, por cuanto solamente la primera especie ha sido capturada con trampas-cepo en estancias localizadas en el Este de la provincia (observaciones propias). Esto fue concordante con los resultados de una encuesta realizada a productores ganaderos de la provincia de Santa Cruz (Travaini et al. 2000 b) que incluía preguntas sobre la presencia de ambos felinos en sus campos (datos sin publicar). Sin embargo, debido a que no fue posible identificar con certeza los excrementos correspondientes a una u otra especie de gato, para nuestro estudio tuvimos en cuenta únicamente aquellos excrementos provenientes de estancias en donde se ha detectado tan sólo la presencia de gato de pajonal. No obstante, nuestros datos acerca de la dieta del gato de pajonal deberán ser tomados con cierta cautela.

Las letrinas de *Oncifelis*, *Galictis* y *Conepatus* se encontraron en pequeñas cuevas naturales presentes en las laderas de los cañadones (ver área de estudio). Los excrementos de *Oncifelis* tenían mayor tamaño y tanto su color verdoso como su forma ondulada hacían que fuera imposible confundirlos con los de *Galictis*, de menor tamaño, un color marrón oscuro y más alargados. Los excrementos de *Conepatus* eran menores que los de hurón, tenían forma cilíndrica y, a diferencia de los de las otras dos especies, siempre estaban enterrados (Zapata et al. 2000). Los excrementos de *Puma*, *P. culpaeus* y *P. griseus* se encontraron en el suelo y se pudieron distinguir por el tamaño. Las de *Puma*, el único gran felino presente en el área de estudio, son significativamente más grandes que las de los cánidos y las de *P. culpaeus* son significativamente mayores que los de *P. griseus* (Zapata et al. en prensa, a).

3.3.2. Área de estudio y tamaño de la muestra de excrementos de cada especie

El estudio de la dieta de *P. culpaeus* fue llevado a cabo en Cabo Blanco y el Monumento Natural Bosques Petrificados (MNBP). Ambas áreas se caracterizan por la ausencia de explotación ganadera. Desde julio de 1998 hasta mayo de 2000 se recogieron un total de 404 excrementos de zorro colorado mientras se recorrían a pie las distintas áreas del Parque Nacional y de Cabo Blanco. Los excrementos pertenecientes a Bosques Petrificados ($n = 316$) correspondieron a las estancias anexadas al Monumento Natural (El Cuadro, $n = 121$ y Horquetas, $n = 123$) y los 72 restantes a otras áreas dentro del parque. Las muestras fueron agrupadas estacionalmente (primavera-verano, $n = 166$ y otoño-invierno, $n = 150$). En Cabo Blanco se recogieron 88 excrementos, 10 durante el invierno y 78 durante la primavera-verano. El estudio de la dieta de *P. griseus* se realizó también en el Monumento Natural Bosques Petrificados. Durante Febrero de 1999 hasta mayo de 2000 se recogieron en total de 203 excrementos de zorro gris mientras se recorrían a pie las distintas áreas del Parque Nacional. De éstos, 127 correspondieron a primavera y verano; el resto ($n = 76$) correspondieron a otoño e invierno. Para la de *Conepatus*, los excrementos fueron recolectados en un área de alrededor de 10 km paralela a la ría Deseado ($47^{\circ}47'S$; $65^{\circ}49'W$). En total se recolectaron 217 excrementos durante el verano (enero a marzo, $n = 111$) y el otoño-invierno (mayo a junio, $n = 106$) de 1999, caminando periódicamente a lo largo de cañadones. Los excrementos de *Galictis* fueron recolectados en la misma área y de la misma forma que los de *Conepatus* y también en Cabo Blanco. Se recolectaron en total 115 excrementos durante otoño e invierno ($n = 71$) y primavera-verano ($n = 44$) de 1999-2000. Los excrementos de *Oncifelis*, que en total sumaron 126, fueron recolectados durante otoño e invierno ($n = 79$) y primavera-verano ($n = 47$) desde febrero de 1998 hasta julio de 1999 en las Estancias 8 de Julio y 25 de Marzo, caminando periódicamente a lo largo de cañadones. Por último, se recogieron en total 39 excrementos de *Puma* de los cuales 16 fueron recolectados en las estancias 25 de Marzo y María Clotilde y los 23 restantes en el Monumento Natural de Bosques Petrificados. Los mismos fueron recogidos en recorridos a pie por áreas de acantilados.

3.3.3. Análisis de los excrementos y forma de expresar los resultados de la dieta

Los excrementos recolectados se guardaron en forma individual en bolsas de papel en el campo. Una vez en el laboratorio se secaron en estufa a 60°C durante 48 horas, luego se pesaron (precisión 0.01gr) antes de separar sus componentes a mano. Los restos de mamíferos fueron identificados a nivel de especie (siempre que fuera posible) basándonos en los restos de huesos y pelos, usando una colección de referencia y las claves de cráneos y pelos desarrolladas por Pearson (1995) y Chehébar y Martín (1989) respectivamente. Las aves, los reptiles y los invertebrados fueron identificados a nivel de Clase u Orden.

Luego de identificar y contar los restos de las presas presentes en los excrementos, el problema es cómo expresar esos recuentos. Una forma de hacerlo es calculando el número de excrementos sobre el total (porcentaje) en que aparece una presa particular (porcentaje de ocurrencia), muy utilizada en estudios de dietas de carnívoros a pesar de que así pueden sobrestimarse los ítems menores o subestimarse los mayores (Wise et al. 1981). La principal dificultad es que los resultados no dan una medida directa de importancia de cada ítem en la dieta (Ewer 1973). Otra forma consiste en calcular el porcentaje del volumen total ocupado por cada resto de presa. Esto es complicado en los excrementos, porque por ejemplo se puede esperar que un escarabajo deje en los excrementos un porcentaje mayor de materia no digerible que una liebre (Ewer 1973).

Lockie (1959), trabajando con zorros europeos (*Vulpes vulpes*), ha refinado la técnica de evaluación de la dieta por análisis de excrementos. Una vez que las presas principales de la dieta fueron identificadas, determinó la proporción de materia digerible de cada una de ellas. Para esto, alimentó a zorros cautivos con éstas presas y calculó qué cantidad de peso vivo devorado correspondía al peso seco de los restos recolectados en los excrementos. Luego calculó un factor de corrección para cada presa, por medio del cual el peso de los restos presentes en los excrementos se puede expresar como peso vivo digerido. Como era de esperar, cada gramo de restos de invertebrados corresponde a menos comida que un gramo de restos de vertebrados. Lockie (1961) calculó también los factores de conversión para la dieta de la marta (*Martes martes*) y posteriormente Palomares y Delibes (1990) los calcularon para las dietas de la gineta (*Genetta genetta*)

y del meloncillo (*Herpestes ichneumon*), y Aldama (1993) para la dieta del lince ibérico (*Lynx pardina*). Estos índices fueron luego utilizados para distintas especies de carnívoros como el tejón *Meles meles* (Martín et al. 1995), el zorro gris patagónico *Pseudalopex griseus* (Zapata et al. 1998 a), el zorrino común *Conepatus chinga* (Travaini et al. 1998), y el visón americano (*Mustela vison*) (Ferrerías y MacDonalld 1999), entre otros.

Nosotros expresamos los resultados del análisis de los excrementos como:

1) porcentaje de ocurrencia de cada ítem presa en el total de los excrementos, para hacer que nuestros resultados sean comparables con la mayoría de los trabajos de dietas en carnívoros.

2) estimación del porcentaje de biomasa consumida, para cuantificar la contribución relativa de biomasa de cada ítem presa a la dieta de cada predador (Reynolds y Aebischer 1991). Utilizamos para calcular la biomasa consumida por cada predador los índices desarrollados por Lockie (1959, 1961) y Palomares y Delibes (1990). Para la dieta del *Puma*, los resultados sólo se expresaron como frecuencia de ocurrencia.

Tanto para ver si existieron cambios estacionales en la dieta de de los distintos carnívoros como diferencias en la dieta según la localidad, se utilizaron pruebas no paramétricas (Sokal and Rohlf 1981).

3.4. RESULTADOS

3.4.1. Descripción de la dieta del zorro colorado

La dieta de *P. culpaeus* en el sureste de la Patagonia estuvo basada en el consumo de vertebrados, presentes en el 100 % de los excrementos. Dentro de éstos, los mamíferos fueron las presas más abundantes, con un 90.84% de ocurrencia. Entre los mamíferos, los roedores tuvieron gran importancia en la dieta (50.5% de ocurrencia) y fueron encontradas al menos 7 especies, siendo las más frecuentes la rata conejo (*Reithrodon auritus*) y el cuis chico (*Microcavia australis*) (Tabla 1). Le siguió en abundancia la liebre europea (*Lepus europaeus*), con un 25% de ocurrencia. Otros

mamíferos encontrados en los excrementos fueron el pichi patagónico (*Zaedyus pichi*), el guanaco (*Lama guanicoe*) y la oveja (*Ovis aries*), estos dos últimos probablemente consumidos como carroña, mientras que los otros carnívoros, el zorrino patagónico *Conepatus humboldtii* y el hurón menor *Galictis cuja*, se encontraron en frecuencias muy bajas (Tabla 1). Las aves tuvieron una ocurrencia total de 10.9 % en los excrementos. Entre las aves de mayor peso se identificaron el choique (*Pterocnemia pennata*), y la avutarda (*Chloephaga picta*), entre las de peso intermedio la martineta común (*Eudromia elegans*), y entre las de menor peso tan sólo Paseriformes (Tabla 1). Los frutos, con una frecuencia de ocurrencia del 19.06%, estuvieron representados por especies nativas (calafate, *Berberis buxifolia* y molle, *Schinus molle*) e introducidas (manzanas, membrillos y ciruelas). Los reptiles y los invertebrados (coleópteros con sus larvas y escorpiones) estuvieron pobremente representados, con un 0.99% y 6.44% de frecuencia de ocurrencia, respectivamente (Tabla 1). Por último, aunque con poca frecuencia, también se encontraron en los excrementos restos de basura.

Cuando los resultados fueron expresados como porcentaje de biomasa consumida la liebre ocupó el primer lugar, con un 41.08 %, seguida por los roedores con un 20.25%. Al igual que ocurría con la frecuencia de ocurrencia, las mayores biomásas de roedores estuvieron representadas por el cuis y la rata conejo. Los edentados y los ungulados, fundamentalmente el pichi y el guanaco, aportaron cantidades similares de biomasa en la dieta (Tabla 1). Dentro de las aves, que representaron un 7.53% de la biomasa consumida, el choique y la avutarda aportaron la mayor cantidad. Los frutos representaron un 5.19 % de la biomasa consumida mientras que la de reptiles e invertebrados fue despreciable (Tabla 1).

3.4.1.1. Comparación entre localidades

La dieta del zorro colorado fue significativamente diferente entre las dos localidades estudiadas ($\chi^2 = 84.23$, $df = 3$, $p < 0.01$). En Cabo Blanco el zorro colorado se alimentó casi exclusivamente de mamíferos, los cuales estuvieron presentes en el 100% del los excrementos analizados y representaron un 98% de la biomasa consumida (Tabla 1). Los roedores fueron las presas más abundantes en la dieta (90% de frecuencia de ocurrencia) y dentro de éstos la rata conejo fue la más abundante (Tabla 1). La liebre

europaea estuvo presente en el 77.27% de los excrementos analizados y representó la mayor biomasa consumida (62.33%). Las aves y los invertebrados estuvieron pobremente representados.

La dieta del zorro colorado en MNBP fue más diversa y al igual que en Cabo Blanco los roedores fueron las presas más abundantes (Tabla 1). Dentro de éstos, el cuis chico fue el más frecuente. Los lagomorfos nuevamente aportaron la mayor cantidad de biomasa a la dieta. Otros mamíferos estuvieron presentes en la dieta, aunque con menor importancia, entre ellos, el guanaco, que fue el más abundante (Tabla 1). Los invertebrados y las aves tuvieron menor importancia y los frutos se encontraron en el 24.37% de los excrementos analizados. Por último, aunque con poca frecuencia, se encontraron restos de basura de origen antrópico (Tabla 1).

Tabla 1. Dieta del zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) en el Monumento Nacional Bosques Petrificados (MNBP, $n = 316$) y en Cabo Blanco (CB, $n = 88$) expresada en frecuencia de ocurrencia % y porcentaje de biomasa consumida. En negrita se indican los grandes grupos taxonómicos.

Presas	MNBP		Cabo Blanco		Total	
	frec. de ocurrencia (%)	biomasa (%)	F.O (%)	biomasa (%)	F.O. (%)	biomasa (%)
VERTEBRADOS	79.43	93.05	100	100	100	95.57
Mamíferos	68.67	84.28	100	97.92	90.84	86.81
Edentados	7.60	11.99	1.14	1.93	6.19	10.13
<i>Chaetophractus villosus</i>	0.32	0.55	–	–	0.25	0.45
<i>Zaedyus pichiy</i>	7.28	11.44	1.14	1.93	5.94	9.68
Roedores	39.24	17.30	90.01	33.27	50.50	20.25
<i>Akodon spp.</i>	5.70	1.32	13.64	1.54	7.43	1.36
<i>Eligmodontia typus</i>	0.95	0.20	–	–	0.74	0.16
<i>Phyllotis darwini</i>	0.32	0.07	1.14	0.29	0.50	0.11
<i>Reithrodon auritus</i>	3.16	0.91	64.77	29.93	16.58	6.27
<i>Microcavia australis</i>	21.52	12.17	–	–	16.88	9.92
<i>Ctenomys magellanicus</i>	1.90	0.73	1.14	0.03	1.73	0.60
<i>Rattus sp.*</i>	–	–	1.14	0.26	0.25	0.05
Roedor indeterminado	5.70	1.91	9.09	1.22	6.44	1.78
Lagomorfos	10.44	36.19	77.27	62.33	25.00	41.08

<i>(Lepus europaeus)*</i>						
Carnivoros	1.91	2.03	1.14	0.09	1.74	1.66
<i>Galictis cuja</i>	0.32	0.52	–	–	0.25	0.42
<i>Conepatus humboldtii</i>	1.27	1.36	1.14	0.09	1.24	1.12
Gato doméstico*	0.32	0.15	–	–	0.25	0.12
Ungulados	8.23	14.86	–	–	6.44	12.12
<i>Lama guanicoe</i>	5.06	9.93			3.96	8.10
<i>Ovis aries*</i>	2.85	4.37			2.23	3.57
<i>Equus caballus*</i>	0.32	0.56			0.25	0.45
Mamíferos no determinados	1.27	1.93	–	–	0.99	1.57
Aves**	10.76	8.77	11.36	2.07	10.89	7.53
Aves grandes	4.75	4.81	3.41	0.73	4.46	4.04
Aves medianas	3.17	2.56	4.55	1.23	3.46	2.32
Aves pequeñas	2.85	1.40	3.41	0.11	2.97	1.17
Huevo de ave	1.58	0.07	–	–	1.24	0.06
Reptiles (lagartija)	1.27	0.30	–	–	0.99	0.24
INVERTEBRADOS	7.59	0.21	2.28	0.01	6.44	0.17
Coleopteros	5.7	0.15	1.14	0.01	4.70	0.13
Larvas de coleoptero	0.63	0.01	–	–	4.70	0.13
Escopiones	1.27	0.05	1.14	0.00	1.24	0.04

Tabla1. continuación

FRUTOS	24.37	6.33	-	-	19.06	5.19
BASURA	1.24	-			1.24	

Nota: * mamíferos introducidos, ** Aves grandes: mayores de 1000 gramos; aves medianas: entre 200 y 1000 ggramos, aves pequeñas: menores de 200 gramos.

3.4.1.2. Estacionalidad en la dieta del zorro colorado

La dieta del zorro colorado en el Monumento Natural Bosques Petrificados mostró diferencias estacionales ($\chi^2 = 66.78$, $df = 7$, $p < 0.01$). El consumo de mamíferos (expresado tanto en frecuencia de ocurrencia como en biomasa consumida) fue mayor durante el otoño-invierno ($\chi^2 = 13.38$, $df = 4$, $p < 0.01$) (Tabla 2), siendo los roedores (y dentro de éstos el cuis chico) y los lagomorfos las presas más abundantes. Por el contrario, las aves, invertebrados y frutos fueron más abundantes en la dieta del zorro colorado durante la primavera-verano ($\chi^2 = 171.95$, $df = 2$, $p < 0.01$) (Tabla 2).

Tabla 2. Dieta estacional del zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) en el Monumento Natural Bosques Petrificados expresada en frecuencia de ocurrencia (%) y biomasa consumida (%)

Presa	Primavera-verano ($n = 166$)		Otoño-invierno ($n = 150$)	
	F.O. (%)	Biomasa (%)	F.O.(%)	Biomasa (%)
Edentados	7.23	11.41	8.00	12.49
Roedores	31.93	10.43	47.33	23.77
Lagomorfos	21.08	39.03	32.00	33.33
Otros mamíferos	8.42	11.8	4.67	6.04
Guanaco	3.61	5.51	6.67	14.13
Aves	13.25	9.54	8.67	8.41
Invertebrados	12.05	0.37	2.67	0.06
Frutos	36.75	11.58	10.67	1.36

3.4.2 La dieta del zorro gris

3.4.2.1. Descripción de la dieta

Los alimentos consumidos por *P. griseus* en Bosques Petrificados incluyeron mamíferos (al menos 11 especies), aves, artrópodos y frutos (Tabla 3). Los invertebrados estuvieron presentes en el 95.6% de los excrementos analizados pero representaron sólo el 5.68% de la biomasa total consumida. Los mamíferos, que en total sumaron el 83.25 y 83.68% de frecuencia de ocurrencia y porcentaje de biomasa respectivamente, estuvieron mejor representados por los roedores (60.58% del total de ocurrencias y 36.79% de la biomasa presente en los excrementos). Dentro de éstos, el cuis chico, *Akodon spp.* y el tuco-tuco magallánico fueron los roedores más abundantes en los excrementos con un 18.72%, 17.24% y 7.88% de frecuencia de ocurrencia respectivamente.

Los otros mamíferos, el piche patagónico, la liebre europea, el guanaco (consumido como carroña), el hurón menor y el zorrino patagónico tuvieron una representación menor (Tabla 3). Las aves, reptiles y frutos fueron poco frecuentes en la dieta del zorro gris.

3.4.2.2. Estacionalidad en la dieta

La dieta del zorro gris en el área de estudio mostró diferencias estacionales ($\chi^2 = 41.52$, $df = 3$, $p < 0.001$). Estas diferencias se debieron al mayor consumo de invertebrados durante primavera y verano (100% de ocurrencias vs 57.89% de ocurrencias, Tabla 3) y al menor consumo de aves (3.15% vs 10.53%, Tabla 3). Los reptiles y los frutos estuvieron presentes solamente en este período. Los roedores y otros mamíferos tuvieron ocurrencias similares en ambas estaciones climáticas (Tabla 3).

Tabla 3. Dieta anual del zorro gris patagónico *Pseudalopex griseus* en el Monumento Natural Bosques Petrificados (sureste de la Patagonia Argentina) durante febrero 1999-mayo 2000. La dieta está expresada en porcentaje de frecuencia de ocurrencia de cada presa en los excrementos y porcentaje de biomasa ingerida. *n*= número de excrementos; entre paréntesis figuran los valores de los grandes grupos taxonómicos. P-V (primavera y verano); O-I (otoño e invierno).

	Porcentaje de frecuencia de ocurrencia			Porcentaje de biomasa ingerida		
	P-V (<i>n</i> = 127)	O-I (<i>n</i> = 76)	Total (<i>n</i> = 203)	P-V	O-I	Total
Vertebrados	(86.61)	(96.05)	(91.13)	(91.45)	(97.21)	(94.14)
Mamíferos	(80.31)	(85.53)	(83.25)	(80.49)	(86.95)	(83.68)
Roedores						
<i>Akodon</i> spp.	22.05	9.21	17.24	12.69	3.04	8.21
<i>Reithrodon auritus</i>	2.36		1.48	0.84	-	0.45
<i>Ctenomys maguellanicus</i>	7.09	9.21	7.88	5.71	8.08	6.65
<i>Eligmodontia</i> spp.	4.72	3.95	4.43	2.36	3.43	2.79
<i>Microcavia australis</i>	16.54	19.74	18.72	14.08	12.44	13.11
<i>Phyllotys</i> sp.	-	1.32	0.49	-	0.64	0.28
Roedor no identificado	9.45	11.84	10.34	3.15	8.12	5.30
Lagomorfos						
<i>Lepus europaeus</i>	3.15	11.84	6.40	3.04	18.89	9.98
Edentados						
<i>Zaedyus pichiy</i>	8.66	11.84	9.85	20.16	21.55	22.15

Ungulados						
<i>Llama guanicoe</i>	4.72	5.26	4.93	17.79	10.47	14.25
Carnívoros						
<i>Conepatus humboldti</i>	1.57	-	0.99	0.68	-	0.37
<i>Galictis cuja</i>	-	1.32	0.49	-	0.29	0.13
Aves	(3.15)	(10.53)	(5.91)	(9.62)	(10.26)	(9.74)
Aves medianas*	0.79	1.32	0.99	4.80	0.46	2.80
Aves pequeñas**	2.36	9.21	4.93	4.82	9.80	6.94
Reptiles	3.15	-	1.97	1.34	-	0.72
Invertebrados	(100)	(57.89)	(95.57)	(8.21)	(2.79)	(5.68)
Coleopteros	53.54	28.95	44.33	4.41	0.90	2.78
Coleopteros (larvas)	8.66	13.16	10.34	0.34	0.70	0.49
Ortopteros	32.28	6.58	20.2	2.50	0.21	1.45
Insectos no identificados	3.15	2.63	22.66	0.32	0.80	0.53
Escorpiones	20.47	6.58	15.27	0.66	0.17	0.43
Frutos	1.57	-	0.99	0.34	-	0.18

* aves entre 200 y 1000 gramos, ** passeriformes

3.4.3. La dieta del zorrino patagónico

Una gran variedad de alimentos, desde frutos hasta vertebrados y carroña estuvieron representados en el total de la muestra (Tabla.4). Los invertebrados estuvieron presentes en un 81.6% de los excrementos, predominando los insectos del Orden *Coleoptera* y sus larvas (65% y 15.6% respectivamente). Los escorpiones y las arañas (*Chelicerata*) también fueron importantes. Las presas vertebradas se encontraron con un 33.8% de frecuencia de ocurrencia en los excrementos. Los roedores (al menos 5 especies) y otros mamíferos (lagomorfos, edentados y carnívoros) también estuvieron presentes. Las lagartijas y sus huevos así como las aves y sus huevos fueron consumidos en forma ocasional (Tabla 4). Los frutos y alimentos indeterminados de origen vegetal estuvieron pobremente representados.

La presencia de restos de algunos mamíferos de gran tamaño tales como la liebre europea, el piche patagónico, la oveja y el choique fueron consumidos presumiblemente como carroña. Además 2.5% de los excrementos tenían restos de zorrino. Este canibalismo podría ser explicado por el consumo de zorrinos atropellados los cuales se encuentran con frecuencia en las rutas en Patagonia.

Cuando los resultados se expresaron en biomasa consumida, los vertebrados predominaron sobre los invertebrados en la muestra total (60.7% y 29.0%), mientras que los alimentos de origen vegetal fueron menos importante (9.5%).

Las ocurrencias de las distintas presas consumidas fueron significativamente diferentes en las distintas estaciones ($G = 15.34$; $p < 0.01$; $df = 4$), con un incremento en el consumo de presas vertebradas durante la estación fría, fundamentalmente roedores y carroña, y un menor consumo de invertebrados y vegetales (Tabla 4). En cuanto a la biomasa consumida, los vertebrados predominaron sobre los invertebrados en ambos períodos (Tabla 4).

Tabla 4. Dieta del zorrino patagónico *Conepatus humboldtii* en el sureste de la Patagonia Argentina durante verano y otoño-invierno de 1999. La dieta está expresada como frecuencia de ocurrencia (%) en los excrementos y porcentaje de biomasa consumida. *n* = número de excrementos analizados. Entre paréntesis figuran los valores de los grandes grupos taxonómicos.

	Frecuencia de ocurrencia			Porcentaje de biomasa consumida		
	Verano (<i>n</i> = 111)	Otoño-Invierno (<i>n</i> = 106)	Total (<i>n</i> = 217)	Verano	Otoño-Invierno	Total
Vertebrados	(27.0)	(32.6)	(33.8)	(56.0)	(70.5)	(60.7)
Mamíferos	(18.9)	(30.5)	(25.1)	(38.8)	(66.5)	(49.5)
Roedores						
<i>Akodon</i> spp.	3.6	3.7	3.7	2.8	9.9	7.2
<i>Reithrodon auritus</i>	1.8	5.6	3.7	3.0	6.7	4.9
<i>Ctenomys magellanicus</i>	1.8	0.9	1.4	0.8	1.4	1.9
<i>Eligmodontia</i> spp.		1.8	0.9		1.0	0.5
<i>Microcavia australis</i>		2.8	1.4		6.7	3.6
Roedor no identificado	5.4	6.6	6.0	12.3	3.9	3.7
Lagomorfos						
<i>Lepus europaeus</i>	1.8	3.7	2.8	2.3	5.9	1.7
Edentados						
<i>Zaedyus pichi</i>		1.8	0.9		4.6	2.4
Carnívoros						
<i>Conepatus humboldtii</i>	2.7	1.8	2.5	5.6	12.3	9.9
Otros mamíferos (carroña)	1.8	1.8	1.8	12.0	14.1	13.7
Reptiles	(7.2)	(1.8)	(4.5)	(8.3)	(3.8)	(6.5)
Sauria	6.3	1.8	4.1	8.3	3.8	6.5

Huevos	0.9	0.4				
Aves	(5.4)	(0.9)	(3.3)	(8.9)	(0.2)	(4.7)
Aves	1.8		0.8	8.4		4.2
Huevos	3.6	0.9	2.5	0.5	0.2	0.5
Invertebrados	(86.5)	(68.9)	(81.6)	(29.8)	(24.9)	(29.0)
Artropodos						
Insectos						
Orthoptera	3.6	1.8	2.9	0.8		0.4
Coleoptera	70.3	59.4	65.0	10.2	11.6	11.7
Coleoptera (larvas)	24.3	6.6	15.6	12.9	5.2	9.7
Insectos no identificados	1.8	2.8	2.5	0.3	1.0	0.5
Quelicerados						
Escorpiones	45.0	17.0	31.3	4.9	1.7	3.5
Arañas	10.8	6.6	8.7	0.7	0.9	0.8
Solifugos		8.5	4.1		4.5	2.4
Vegetales	(22.5)	(5.6)	(14.3)	(13.3)	(3.9)	(9.5)
Frutos	9.0	4.7	7.0	5.5	3.2	4.6
No identificados	13.5	0.9	7.3	7.8	0.7	4.9
Suelo	(12.6)	(10.4)	(12.0)	(0.9)	(0.7)	(0.8)

3.4.4. La dieta del hurón menor

La dieta de *Galictis* se concentra en alimentos vertebrados (100% de ocurrencia y 99.8 % de biomasa consumida), incluyendo roedores, lagomorfos, edentados, carnívoros y algunas aves junto a un escaso consumo de invertebrados (18.1% de frecuencia de ocurrencia y 0.2 % de biomasa consumida) (Tabla 5).

Entre los mamíferos (92.9 % de biomasa consumida) los roedores nativos y la liebre europea contribuyeron a la dieta como las presas más comunes con 56 y 34.5 % de biomasa consumida respectivamente (Tabla 5). Al menos 8 especies de roedores (*Akodon longipilis*, *A. Xanthorhinus* y *A. Iniscatus* se agruparon en *Akodon spp.* en la Tabla 5) estuvieron representados en nuestra muestra. El cuis chico fue el roedor más consumido (16.2% de la biomasa consumida) seguido de la rata conejo (8.9% de biomasa) y el pericote panza gris (7.4% de biomasa). Las tres especies de *Akodon* (6.9% de biomasa), el tuco-tuco magallánico (6.2% de biomasa) y la laucha colilarga baya (2.4% de biomasa) (Tabla 5) tuvieron una representación menor.

No encontramos diferencias significativas en la dieta del hurón en las distintas estaciones climáticas ($\chi^2 = 1.55$, $df = 2$, $p = 0.46$). Sin embargo, los edentados (pichi patagónico) se encontraron solamente en la muestra correspondiente a otoño-invierno, mientras que los restos de zorrino patagónico y los invertebrados fueron encontrados solamente en las muestras de primavera-verano, aunque estos tres tipos de alimentos fueron escasamente consumidos.

Tabla.5. Composición de la dieta del hurón menor *Galictis cuja* en el sureste de la Patagonia Argentina durante primavera-verano y otoño-invierno de 1999-2000. La dieta está expresada como frecuencia de ocurrencia (%) en los excrementos y porcentaje de biomasa consumida. *n* = número de excrementos. Los grandes grupos taxonómicos figuran entre paréntesis.

	Frecuencia de ocurrencia (%)			Porcentaje de biomasa consumida		
	Primavera-verano (<i>n</i> =44)	Otoño-invierno (<i>n</i> = 71)	Total (<i>n</i> = 115)	Primavera-verano	Otoño-invierno	Total
VERTEBRADOS	(100)	(100)	(100)	(99.2)	(100)	(99.8)
MAMIFEROS	(95.5)	(100)	(100)	(91.5)	(93.6)	(92.9)
EDENTADOS						
<i>Zaedyus pichiy</i>		2.8	1.7		2.9	2.0
ROEDORES	(75.0)	(81.7)	(79.1)	(64.3)	(52.0)	(56.0)
<i>Akodon spp.</i>	9.1	9.9	9.6	5.4	7.6	6.9
<i>Ctenomys magellanicus</i>	9.1	5.6	7.0	6.9	5.9	6.2
<i>Eligmodontia typus</i>	6.8	4.2	5.2	5.1	1.1	2.4
<i>Phyllotis darwini</i>	2.3	9.9	7.0	2.4	9.7	7.4
<i>Reithrodon auritus</i>	18.2	18.3	18.3	11.1	7.9	8.9
<i>Microcavia australis</i>	13.6	25.4	20.9	16.6	16.1	16.2
Roedor no indentificado	15.9	8.5	11.3	16.9	3.7	7.9
LAGOMORFOS						
<i>Lepus europaeus</i>	18.2	22.5	20.9	25.6	38.7	34.5
CARNIVOROS						

<i>Conepatus humboldtii</i>	2.3		0.9	1.6		0.5
AVES	(6.8)	(8.5)	(7.8)	(7.8)	(6.4)	(6.9)
INVERTEBRADOS	(18.1)		(5.2)	(0.6)		(0.2)

3.4.5. La dieta del gato de pajonal

La dieta de *Oncifelis* se concentró en el consumo de vertebrados, presentes en todos los excrementos analizados. Las presas identificadas incluyeron roedores, lagomorfos, edentados, carnívoros, aves y reptiles (Tabla 6).

Los mamíferos (100% de frecuencia de ocurrencia en los excrementos y 81.7% de biomasa consumida) estuvieron representados fundamentalmente por roedores nativos (al menos 8 especies, *Akodon longipilis*, *A. xanthorhinus* y *A. iniscatus* se agruparon en una sola categoría, Tabla 6). La rata conejo fue el roedor más consumido, con un 34.9% de frecuencia de ocurrencia y un 25.7% de biomasa consumida, seguido del tuco-tuco magallánico (24.6% y 20.2%) y el cuis chico (15.9% y 13.9%). Las tres especies de *Akodon* representaron el 11.1% de frecuencia de ocurrencia y el 3.1% de biomasa consumida, mientras que el pericote panza gris y la laucha colilarga baya tuvieron una representación menor. Los otros mamíferos presentes en la dieta de *Oncifelis* fueron la liebre europea, el pichi patagónico y el hurón menor, todos escasamente consumidos (Tabla 6)

Las aves y los reptiles (que tuvieron un 8.7% y un 11.1% de frecuencia de ocurrencia y un 13% y 5.2 de biomasa consumida respectivamente, Tabla 6) estuvieron representados por paseriformes y martineta común (*Eudromia elegans*), mientras que las lagartijas pertenecieron al género *Liolaemus*.

La dieta del gato de pajonal no mostró diferencias estacionales significativas teniendo en cuenta las ocurrencias de las distintas presas (prueba de la G, $p > 0.05$). Sin embargo, el consumo de liebre y reptiles fue mayor durante la primavera-verano y las aves y otros carnívoros fueron más abundantes en otoño-invierno (Tabla 6).

Tabla 6. Dieta anual de *Oncifelis colocolo* en el sureste de la Patagonia Argentina. La dieta está expresada en frecuencia de ocurrencia de las distintas presas presentes en los excrementos y en porcentaje de biomasa consumida. *n*= número de excrementos. Entre paréntesis figuran los valores de los grandes grupos taxonómicos.

	Frecuencia de ocurrencia (%)			Porcentaje de biomasa consumida		
	Primavera-verano (<i>n</i> = 47)	Otoño-invierno (<i>n</i> =79)	Total (<i>n</i> = 126)	Primavera-verano	Otoño-invierno	Total
Mamíferos	(100)	(100)	(100)	(85.9)	(79.3)	(81.7)
Roedores	(87.2)	(100)	(100)	(61.6)	(71.8)	(68.0)
<i>Akodon</i> spp.	8.5	12.6	11.1	2.5	3.7	3.1
<i>Reithrodon auritus</i>	29.8	38.0	34.9	24.2	26.5	25.7
<i>Ctenomys maguellanicus</i>	23.4	25.3	24.6	19.7	20.4	20.2
<i>Eligmodontia</i> spp.	2.1	1.3	1.6	0.2	0.5	0.4
<i>Microcavia australis</i>	10.6	19.0	15.9	9.0	16.7	13.9
<i>Phyllotis</i> sp.		2.5	1.6		1.0	0.6
Roedor no identificado	12.8	8.9	11.1	5.9	3.0	4.1
Lagomorfos						
<i>Lepus europeus</i>	12.8	3.8	7.1	24.3	5.0	12.1
Edentados						
<i>Zaedyus pichiy</i>		1.3	0.8		0.5	0.3
Carnívoros						
<i>Galictis cuja</i>		2.5	1.6		1.9	1.2
Reptiles	(25.5)	(2.5)	(11.1)	(13.6)	(0.4)	(5.2)

<i>Liolaemus sp.</i>		25.5	2.5	11.1		13.6	0.4	5.2
Aves		(2.1)	(12.6)	(8.7)		(0.4)	(20.3)	(13.0)
Paseriformes	2.1	2.5	2.4		0.4	1.3	1.0	
<i>Eudromia elegans</i>		10.1	6.3			19.0	12.0	

3.4.6. La dieta del puma

La dieta de *Puma* en el área de estudio estuvo compuesta fundamentalmente por mamíferos, presentes en el 100% de los excrementos. El pichi patagónico fue la presa más abundante con un 33.3% de ocurrencia seguido por el guanaco y la liebre europea ambos presentes en el 26% de los excrementos. La mara (*Dolichotis patagonum*) tuvo 10% de ocurrencia mientras que el zorrino y el hurón tuvieron una representación menor (Tabla 7).

Las aves, presentes en el 10% de los excrementos, estuvieron representadas por el choique (*Pterocnemia pennata*), la martineta común (*Eudromia elegans*) y la avutarda (*Chloephaga picta*) (Tabla 7).

Tabla 7. Dieta del puma (*Puma concolor*) en el sureste de la Patagonia Argentina basada en el análisis de excrementos ($n = 39$).

Tipo de presa	Frecuencia de ocurrencia
Mamíferos	
Roedores	
<i>Dolichotis patagonum</i>	10.3
Lagomorfos	
<i>Lepus europaeus</i>	25.7
Edentados	
<i>Chaetophractus villosus</i>	2.6
<i>Zaedyus pichiy</i>	33.3
Ungulados	
<i>Lama guanicoe</i>	25.7
Carnívoros	
<i>Galictis cuja</i>	2.6
<i>Conepatus humboldtii</i>	2.6

Aves	
<i>Pterocnemia pennata</i>	2.6
Otras aves*	7.7

* Incluye *Eudromia elegans* y *Chloephaga picta*

3.5. DISCUSIÓN

3.5.1. La dieta del zorro colorado

Una gran variedad de alimentos conforman la dieta de *P. culpaeus* en el sureste de Patagonia. Aunque fundamentalmente los mamíferos, y dentro de éstos los roedores y lagomorfos constituyen las presas más abundantes. Le siguen en importancia los frutos mientras que las aves e invertebrados constituyen presas adicionales.

La introducción de mamíferos herbívoros en la Patagonia Argentina (ganado doméstico, ungulados silvestres y lagomorfos), produjo una alteración de la estructura y composición de la vegetación autóctona, acelerando la degradación del hábitat (Soriano y Movia 1986, Veblen et al. 1992). Estos cambios de hábitat, sumados a la caza incontrolada, fueron responsables de la disminución de las poblaciones de guanaco, choique (*Pterocnemia pennata*) y mara (*Dolichotis patagonum*), entre otras especies nativas de la región (Braivlovsky y Foguelman 1991, Roig 1989). Esto representó su "extinción ecológica" como presas para los carnívoros nativos, los cuales debieron cambiar su dieta hacia presas introducidas (Novaro et al. 2000).

Sin embargo, este cambio hacia presas introducidas favoreció a algunos predadores, quienes pudieron alcanzar altas densidades debido a la abundancia de ovejas, liebres (*Lepus europaeus*) y conejos (*Oryctolagus cuniculus*). Este parece ser el caso del águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) (Hiraldo et al. 1995) y el zorro colorado (Crespo 1975). De este modo, y al igual que otros estudios realizados en el noroeste de la Patagonia Argentina (Crespo y De Carlo 1963, Novaro 1991, Novaro et al. 2000) el zorro colorado consume en proporción más roedores que liebre europea,

aunque ésta última es la presa más abundante cuando los resultados se expresan en biomasa consumida. Según Novaro et al. (2000) el zorro colorado es selectivo en el consumo de liebre, por cuanto consume mas de lo esperado de acuerdo a su densidad. Lo mismo ocurre en Torres del Paine, Patagonia Chilena, donde la proporción de liebre en la dieta del zorro colorado varía de acuerdo a su densidad pero siempre es mayor que la proporción de roedores (Jhonson y Franklin 1994 a).

En Cabo Blanco la dieta del zorro colorado fue menos diversa que en el Monumento Natural Bosques Petrificados, aunque en ambas áreas la liebre europea aportó mayor cantidad de biomasa a la dieta. MNBP es un área más extensa con mayor heterogeneidad de ambientes que Cabo Blanco y por lo tanto con mayor diversidad de alimentos disponibles para el zorro colorado. Esto es evidente en la composición específica de roedores en los excrementos que fue mayor en MNBP, y en la presencia de carroña, reptiles y frutos en los mismos, reforzando además los hábitos oportunistas del zorro colorado.

En cuanto a las diferencias estacionales en la dieta del zorro colorado en MNBP, es interesante el aumento en el consumo de aves, invertebrados y sobre todo frutos, durante la primavera-verano. Por otro lado, durante el otoño-invierno cuando el clima es más riguroso, el zorro consume más cantidad de mamíferos probablemente para satisfacer sus demandas energéticas debido a su gran tamaño del cuerpo (Johnson y Franklin 1994 a).

Los resultados encontrados en el presente trabajo indican que el zorro colorado en su área sureste de distribución sigue el mismo patrón que en otras áreas de Patagonia: las presas exóticas (en este caso la liebre europea) son las que aportan mayor biomasa a su dieta y la gran diversidad de alimentos encontrados reflejan su carácter oportunista.

3.5.2. La dieta del zorro gris

En una revisión sobre la ecología trófica del zorro gris en Chile, Medel y Jaksic (1988) encontraron que los roedores eran el principal componente en la dieta de

este cánido, seguido de aves e insectos. Los frutos, lagomorfos y reptiles estaban pobremente representados, dependiendo de la región y estación y nuestros resultados concuerdan con este patrón. El zorro gris en Bosques Petrificados se alimenta fundamentalmente de mamíferos, siendo los roedores las presas más abundantes tanto en frecuencia de ocurrencia en los excrementos como en porcentaje de biomasa consumida. Los invertebrados constituyen presas importantes en la dieta de este predador, pero la biomasa que aportan a la misma es escasa.

La dieta del zorro gris en Bosques Petrificados mostró diferencias estacionales, fundamentalmente debido al aumento en el consumo de invertebrados durante la estación cálida, los cuales estuvieron presentes en todos los excrementos analizados, y a la presencia de reptiles y frutos durante esta estación, mientras que los mamíferos tuvieron ocurrencias similares en la dieta. Sin embargo la composición específica de los micromamíferos fue distinta en ambas estaciones, los roedores del género *Akodon* fueron los más abundantes durante la estación cálida mientras que en la estación fría lo fue el cuis chico (*Microcavia australis*). La importancia relativa de los invertebrados, reptiles y frutos en la dieta del zorro gris durante la estación cálida sugieren que éste aprovecha los recursos que son más abundantes durante esta estación, indicando el oportunismo y plasticidad trófica de esta especie. Nuestras observaciones concuerdan con otros estudios realizados en el noroeste de la Patagonia Argentina (Zapata et al. 1998 a). Estos autores encontraron que durante el verano los roedores fueron el grupo mejor representado en la dieta del zorro gris seguido de frutos e invertebrados, y durante la estación fría en la misma localidad los mamíferos introducidos (ganado doméstico consumidos como carroña y liebre europea) y roedores cricétidos eran los principales alimentos del zorro gris (Novaro et al. 2000). Este patrón fue similar al encontrado por Johnson y Franklin (1994 a) en el Parque Nacional Torres del Paine en Chile, aunque en esta localidad la liebre europea fue el principal alimento en todas las estaciones.

3.5.3. La dieta del zorrino patagónico

Conepatus en el sureste de la Patagonia puede ser descrito como un predador omnívoro oportunista, que se alimenta de presas fáciles de capturar. Esta especie es más

un "cosechador" que un cazador, como otras especies de zorrino (Aleksiuk and Stewart 1977, Travaini et al. 1998)

Además, los zorrinos patagónicos son fáciles de encontrar escarbando en áreas de pastizales abiertos durante el crepúsculo y el amanecer (observaciones personales durante primavera y verano), lo que confirmaría sus hábitos "cosechadores". Esto fue también observado por Fuller et al. (1987) en el Parque Nacional Torres del Paine, Chile.

En cuanto a su anatomía trófica, el zorrino Patagónico se ajusta a la descripción general de las especies del género *Conepatus*, quienes fueron descritas principalmente como insectívoros, con peculiares hocicos alargados y flexibles adaptados para capturar escarabajos, saltamontes, y langostas enterrados superficialmente, y para comer frutos (Howard and Marsh 1982). Además, la gran área de trituración de los molares carnívoros en contraposición al escaso desarrollo de la cuchilla cortante, así como el gran desarrollo de los molares postcarnívoros con función de trituración apoyan esta descripción (Zapata et al. 2000). También, sus garras largas y el gran desarrollo de las patas anteriores sugieren que estos zorrinos escarban usualmente para localizar sus presas.

Como hemos visto, la anatomía de este pequeño zorrino está designada para alimentarse de insectos. Sin embargo, teniendo en cuenta la biomasa estimada consumida, encontramos que las presas vertebradas contribuyen a la dieta en mayor cantidad que los invertebrados. Lo mismo fue observado para el zorrino chileno *Conepatus chinga* en la provincia de Neuquén (Travaini et al. 1998). Consecuentemente, *Conepatus humboldtii* debería ser considerado primariamente como carnívoro en vez de insectívoro.

Los cambios estacionales en el consumo de vertebrados e invertebrados podrían estar relacionados con el aumento en la abundancia de invertebrados durante el verano. Por otro lado, Fuller et al. (1978) y Johnson et al. (1988) estudiando patrones de actividad de *Conepatus humboldtii* en Torres del Paine, demostraron que a medida que los días se acortaban los zorrinos cambiaban de áreas de pastizales abiertos (en verano)

hacia áreas de matorral, bosques y de uso humano. Estos cambios estaban aparentemente relacionados con el uso de áreas con poca acumulación de nieve. El aumento en el consumo de roedores y carroña durante el otoño-invierno en nuestra área de estudio también podría estar relacionado con este comportamiento. Es probable que cuando los días se acortan y son más fríos, la abundancia de invertebrados decline en las áreas de pastizales abiertos y los zorrinos deban buscar otros hábitats para encontrar presas alternativas, es decir, vertebrados.

3.5.4. La dieta del hurón menor

El hurón menor en el sureste de la Patagonia Argentina se especializa en la caza de mamíferos, presentes en el 100% de los excrementos analizados y representaron el 92.9 de la biomasa consumida. Este patrón es consistente con el observado en 3 localidades del noroeste de la Patagonia (Diuk-Wasser y Cassini 1998, Delibes et al. 2003). Al igual que en estos estudios, las presas más importantes del hurón menor en nuestra área fueron los roedores nativos y los lagomorfos introducidos. Los roedores más consumidos, el cuis chico (*Microcavia australis*) y la rata conejo (*Reithrodon auritus*) son especies de madrigueras que construyen complejos de túneles, al igual que el tuco-tuco magallánico (*Ctenomys magellanicus*) (Harris 1998). Las otras especies de roedores son características de áreas de pastizales abiertos y matorrales (Redford y Eisenberg 1992).

Los Mustelinae (*Mustela* spp.) del hemisferio norte han desarrollado una estrategia óptima de caza, maximizando su habilidad para buscar sus presas (roedores y lagomorfos) a través de los complejos de túneles y madrigueras (King 1989). Esta estrategia está apoyada por el diseño y el pequeño tamaño de su cuerpo junto con sus adaptaciones dentales para una dieta carnívora (Ewer 1973, King 1989, Zapata et al. 2000). Teniendo en cuenta nuestros resultados de la dieta y observaciones de campo en el noroeste de la Patagonia Argentina (Delibes et al. 2003), es probable que el hurón menor se ajuste a esta descripción general. Delibes et al. (2003) han observado hurones introduciéndose en la entrada de sistemas subterráneos de roedores; en Chile incluso, ésta especie fue entrenada para conducir chinchillas (*Chinchilla lanigera*) fuera de sus madrigueras (Redford and Eisenberg 1992). Sin embargo, el consumo de *Reithrodon*

por los hurones podría estar relacionado con la gran cantidad de horas que este roedor pasa alimentándose en áreas abiertas, lo que lo expone a una intensa predación (Pearson 1988).

En cuanto a los lagomorfos, la liebre europea fue introducida en Argentina a finales del siglo XIX, expandiéndose desde entonces por toda la Patagonia (Grigera and Rapoport 1983). Es interesante que el hurón menor, descrito como un cazador de mamíferos, pudo haber sacado provecho de esta especie introducida. Sin embargo, nosotros especulamos que hasta que la liebre europea estuvo disponible para el hurón menor en Patagonia, éste habría sido un predador activo de roedores. Por ejemplo, Rood (1970, citado en Jaksic y Simonetti 1987) informó que la población principal de cuis chico que él estaba estudiando fue eliminada por hurones. Aparentemente una pareja de hurones se estableció en un área de gran abundancia de cuis chico y produjeron 3 cachorros, contribuyendo a la desaparición de la población de cuis chico local. Este comportamiento también fue observado por Kraus y Rödel (2004) en Uruguay.

No hemos encontrado diferencias estacionales significativas en el consumo de roedores, lagomorfos y aves. Aunque nuestros resultados sugieren que el hurón menor en la Patagonia es un especialista en la caza de mamíferos, es probable que aproveche recursos local y estacionalmente disponibles, como los invertebrados, abundantes durante el verano, aunque nunca se encontraron solos en los excrementos y siempre acompañaban restos de mamíferos. También durante el verano, en un área costera a 700 km al norte de nuestra área de estudio, el hurón menor depredó alrededor de 500 huevos de una colonia de gaviotines sudamericanos (*Sterna hirundinacea*) (Blanco et al. 1999).

La especialización en el consumo de mamíferos podría establecer una separación ecológica entre el hurón menor y el zorrino patagónico, dado que son especies simpátricas en Patagonia. El zorrino patagónico es un predador oportunista que consume principalmente invertebrados (Zapata et al. 2000 y este Capítulo). Sin embargo, algún tipo de interferencia podría ocurrir entre estas dos especies ya que encontramos restos de zorrino en los excrementos de *G. cuja*.

3.5.5. La dieta del gato de pajonal

Los roedores constituyen el principal alimento de *Oncifelis* en el sureste de la Patagonia, mientras que los lagomorfos, edentados, aves y reptiles constituyeron presas adicionales.

La escasa información acerca de los hábitos alimenticios del gato de pajonal coincide en que sus presas principales son roedores, sobre todo cuises (*Cavia sp.*), y aves terrestres (Cabrera y Yepes 1960, Johnson et al. 1990, Silveira 1995).

Nuestro estudio concuerda con esta descripción. Los roedores más abundantes en la dieta del gato de pajonal fueron la rata conejo (*Reithrodon auritus*) y el tuco-tuco magallánico (*Ctenomys maguellanicus*). Es probable que estos roedores sean abundantes en las estancias estudiadas dada la gran disponibilidad de hábitat para estas especies. *Reithrodon* es una especie nocturna frecuente en áreas pastoreadas en la estepa Patagónica donde construye sistemas de túneles o bien utiliza los de tuco-tuco (*Ctenomys*) (Pearson 1988). Los cuises (*Microcavia australis*) también han sido consumidos por el gato, pero en menor proporción.

El gato de pajonal no mostró diferencias estacionales en su dieta, aunque el consumo de lagomorfos y reptiles aumentó en primavera-verano. Los reptiles (lagartijas del género *Liolaemus*) alcanzaron un porcentaje elevado en los excrementos del gato de pajonal durante la primavera-verano estando presentes en el 25 % de los mismos. La ocurrencia de reptiles en la dieta de los felinos ha sido relacionada con la latitud, siendo mayor en los trópicos en donde los reptiles alcanzan tamaños mayores y su consumo es más ventajoso para los carnívoros desde un punto de vista energético (Delibes et al. 1997). Sin embargo en nuestra área de estudio situada a una alta latitud el consumo de reptiles podría responder al aumento de su disponibilidad en los ambientes esteparios patagónicos durante la estación cálida.

3.5.6. La dieta del puma

La dieta de *Puma* en el sureste de la Patagonia Argentina se basa en el consumo de mamíferos, como ocurre en la mayor parte de su área de distribución (Gomes de Oliveira 1994). A diferencia de otras áreas de la Patagonia Argentina (Novaro et al. 2000), el puma en nuestro estudio consumió fundamentalmente presas nativas.

Los edentados fueron las presas más consumidas por *Puma* en Santa Cruz. En otras áreas de Patagonia los edentados son consumidos en forma ocasional (Novaro et al. 2000), aunque estas presas son importantes en la dieta de *Puma* en áreas tropicales (Iriarte et al. 1990). El piche patagónico (*Zaedyus pichii*) es frecuente en el área de estudio (datos sin publicar) y es probable que *Puma* los consuma en forma oportunista. Como en otras áreas de su distribución en Patagonia, en nuestro estudio encontramos restos de guanaco en sus excrementos. Es importante también destacar la presencia de maras y choiques en la dieta de *Puma*, resaltando la presencia de poblaciones saludables de las especies presa autóctonas (Novaro et al. 2000).

Si bien *Puma* consume liebre europea en nuestra área, no constituye una presa importante en su dieta. En la Patagonia Chilena, la liebre y el guanaco fueron las presas más importantes de *Puma*, y en áreas no protegidas, el ganado ovino tuvo una alta representación en la dieta de este felino (Yañez et al. 1986, Iriarte et al. 1991). En nuestro estudio, que incluyó tanto áreas protegidas como no protegidas, no encontramos restos de ovejas en los excrementos de *Puma*, sin embargo, nuestro tamaño de muestra es muy pequeño y es posible que hayamos subestimado la presencia de esta presa en su dieta. En la actualidad, se está reestableciendo la actividad ganadera en muchos establecimientos santacruceños, y varios ganaderos de la región han detectado la presencia de *Puma* en sus campos y han reportado el daño que los pumas producen por predación sobre su ganado (Sociedad Rural de Puerto Deseado, comunicación personal).

CAPITULO 4

RELACIONES TROFICAS Y ESTRUCTURA GREMIAL DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ

4.1. INTRODUCCIÓN

4.1.1. El reparto de recursos en las comunidades de carnívoros

La estructura de las comunidades ecológicas surge de la forma en que las especies utilizan los recursos. El propósito de los estudios de reparto de recursos es analizar los límites que impone la competencia interespecífica sobre el número de especies que pueden coexistir en forma estable. En su generalización acerca de la importancia de las dimensiones particulares del nicho ecológico, Schoener (1974) estableció que el reparto en la dimensión espacial (hábitat) es más importante que el reparto en la dimensión trófica (alimento) y que ambos son más importantes que la dimensión temporal.

El estudio de los factores que posibilitan simpatria en comunidades de mamíferos carnívoros ha sido abordado fundamentalmente desde una aproximación trófica (Jaksic y Delibes 1987, Konecny 1989, Sunquist y Sunquist 1989, Karanth y Sunquist 1995, Travaini et al. 1996, Ray y Sunquist 2001, Juarez y Marinho-Filho 2002, entre otros). Por un lado, el alimento es un recurso crucial, y la forma en que los animales obtienen y localizan las diferentes clases de alimento es muy importante en términos de interacciones intra e interespecíficas (Wiens 1989). Por otro, la técnica para describir las dietas de los carnívoros basada en el análisis de sus excrementos es sencilla y permite obtener muestras sin ocasionar molestias a los animales (Ewer 1973).

El tamaño del cuerpo de los consumidores en relación al tamaño de sus presas también ha generado interés como factor de estructuración de comunidades de predadores. Rosenzweig (1966) y Gittleman (1985) han encontrado una correlación positiva entre el tamaño del cuerpo de predadores carnívoros y el tamaño de sus presas. Las razones utilizadas para explicar esta relación son variadas. Por un lado, los predadores más grandes son capaces de detectar, capturar y consumir presas tanto grandes como pequeñas, mientras que los predadores pequeños están limitados a presas pequeñas (Wilson 1975). Así, el tamaño máximo de presa aumenta con el tamaño corporal del predador, mientras que el tamaño mínimo de presa debería permanecer constante en un rango de tamaños de cuerpo de predadores (Brandl et al. 1994). Otra razón (no excluyente de la anterior) sería que los predadores más pequeños preferirían presas relativamente más pequeñas porque los costos de tiempo y energía requeridos para capturar y manipular presas grandes son, para ellos, relativamente grandes. De forma similar, los predadores más grandes descartarían presas pequeñas debido a la baja energía aportada por ellas (Brandl et al. 1994).

Coincidimos, de acuerdo con distintos trabajos en diversas áreas, en que la separación ecológica entre especies de predadores carnívoros estaría primariamente relacionada con diferencias en sus dietas. Por ejemplo en áreas templadas: Jaksic y Delibes (1987), Palomares et al. (1996), Jedrzejewka y Jedrzejewski (1998), en áreas tropicales, fundamentalmente en sabanas, bosques y selvas tropicales: Bothma et al. (1984), Ray et al. 2001, Juarez y Marinho-Filho (2002) y en la estepa norteamericana: Marti et al. (1993). Sin embargo, debido a que los proyectos enfocados a estudiar las comunidades de carnívoros en biomas desérticos como la estepa patagónica son escasos (Schaller 1996), los factores que promueven su separación ecológica no están claros. En la estepa patagónica, la diversidad de presas disponibles para los carnívoros es baja en relación a otras áreas del planeta (Terborgh 1992), por lo que a priori podríamos esperar poca segregación trófica entre los miembros de la comunidad (Wiens 1989) y por lo tanto mayor segregación en dimensiones complementarias (espacial, temporal) del nicho ecológico (Schoener 1974).

4.1.2. Aproximación al estudio de la estructura gremial en carnívoros

Los trabajos que abordaron el estudio de la estructura gremial, y sus factores asociados, de comunidades de predadores vertebrados son escasos. Los mismos han sido abordados tanto desde una aproximación "a priori" como "a posteriori" (Jaksic 1981, Wiens 1989) mediante las cuales se han caracterizado a los gremios.

Van Valkenburgh (1985, 1989) utilizó la aproximación "a priori" para identificar gremios de predadores terrestres extintos y actuales. Esta autora incluyó en los mismos gremios a aquellas especies de alrededor de 7 kg ("tamaño chacal"), porque suponía que la competencia era mayor entre predadores de gran tamaño y porque éstos estaban mejor representados en los yacimientos de fósiles. Posteriormente utilizó índices dentales, los cuales reflejan el tipo de alimentación de los distintos carnívoros, así como sus pesos corporales, para examinar la diversidad de las dietas representadas dentro de cada gremio. Dayan y Simberloff (1996) utilizaron la morfología de los miembros anteriores de distintas especies de carnívoros para identificar gremios, bajo el supuesto de que la morfología de los miembros refleja y afecta la locomoción de los carnívoros y por lo tanto refleja su comportamiento de búsqueda del alimento. Estos autores supusieron, para esta forma de asignación de gremios, que las similitudes en el comportamiento locomotor de los carnívoros implican mayor superposición ecológica y por lo tanto un aumento de competencia potencial. Posteriormente estudiaron las relaciones morfológicas entre las distintas especies de carnívoros incluidas en sus respectivos gremios (ver Dayan y Simberloff 1996).

Los trabajos que estudiaron la estructura gremial de comunidades de predadores vertebrados desde la aproximación "a posteriori" utilizaron métodos numéricos para clasificar a las especies en gremios basados en el tipo de alimento que usan. Estos fueron realizados en Chile por Jaksic y Delibes (1987), Jaksic et al. (1981 y 1993), en la Patagonia argentina (Travaini et al. 1996), en los Estados Unidos (Jaksic y Medel 1990, Marti et al. 1993), y en España (Jaksic y Delibes 1987). Estos trabajos tienen en común la toma en consideración de especies muy diferentes taxonómicamente pero que utilizan los recursos tróficos de manera similar y que son potencialmente competidoras: aves rapaces y mamíferos carnívoros, o bien estos dos grupos más

reptiles. Esto es consistente con la definición de Root (1967). Sin embargo, las especies de mamíferos carnívoros utilizadas en esos estudios no supera el número de dos (excepto Jaksic y Delibes 1987 y Travaini et al. 1996) y resulta imposible por lo tanto hacer una generalización sobre los patrones de organización gremial de los miembros de este Orden y mucho menos de los factores que la determinan. Una excepción la constituyen los trabajos de Travaini (1995) y Fedriani y Travaini (2000) quienes utilizaron la metodología descrita más arriba para identificar gremios, basados en el tipo de alimento que usan, dentro del ensamble de carnívoros del Parque Nacional de Doñana (España).

Por otro lado, muchos de éstos trabajos se basaron en descripciones de las dietas de los predadores para áreas muy extensas o comprendiendo intervalos de hasta 10 y 15 años entre ellas. Esto es comprensible dado el enorme esfuerzo que significa el estudio de la dieta de todos los predadores al mismo tiempo y en un área localizada, pero los resultados que se obtienen pueden ser contradictorios. Travaini (1995) estudió la organización gremial de los carnívoros del Parque Nacional de Doñana, y concluyó que las especies con plasticidad trófica pueden cambiar de gremio dependiendo del sitio y del año específico en que su dieta fue estudiada, y que esto debería tomarse en cuenta a la hora de interpretar los resultados que se obtengan. Sin embargo, las variaciones estacionales en la estructura de los gremios han sido escasamente abordadas para estas comunidades (pero ver Jaksic et al. 1993, 1996).

4.2. OBJETIVOS

En este capítulo examinamos en primer lugar la separación en la dimensión trófica del nicho ecológico del ensamble de carnívoros del sureste de la Patagonia Argentina. Seguidamente evaluaremos la existencia de estructura gremial del ensamble en función del uso que hacen de los recursos tróficos utilizando una aproximación "a posteriori". Siguiendo la clasificación de Wilson (1999), los gremios que identificamos en este trabajo son denominados "gremios objetivos Rootianos". Estos son gremios formados por métodos objetivos, a partir de observaciones cuantitativas realizadas en el campo, con el fin de agrupar a las especies (aproximación "a posteriori") y se intenta

que sean indicativos de similitud en el uso de recursos, en nuestro caso, tróficos (ver Wilson 1999).

4.3 MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1. Análisis comparativo de la dieta de los carnívoros

Para este fin utilizamos los resultados de las distintas dietas de los carnívoros del Capítulo anterior. Las presas encontradas en las diferentes dietas de los carnívoros fueron agrupadas según distintos criterios. Primero se clasificaron en 5 grandes grupos taxonómicos: mamíferos, aves, reptiles (saurios), invertebrados, y frutos y alimentos de origen vegetal. Luego las aves y los mamíferos se subdividieron en categorías más finas que incluyeron géneros o especies para los mamíferos (*Akodon* spp., *Ctenomys magellanicus*, *Reithrodon auritus*, *Eligmodontia* sp., *Phyllotis* sp., *Microcavia australis*, roedor no identificado, *Dolichotis patagonum*, *Zaedyus pichiy*, *Chaetophractus* sp., *Lepus europaeus*, *Lama guanicoe*, *Galictis cuja*, *Conepatus humboldtii*, carroña). Las aves más frecuentes se clasificaron a nivel de especie (*Pterocnemia pennata*, *Eudromia elegans*) y el resto se incluyeron en tres grandes grupos según su peso: aves grandes (> 1000 gr), medianas (200-1000 gr) y pequeñas (< 200 gr).

La importancia de las diferentes presas en la dieta de cada predador fue expresada en dos formas: 1) frecuencia de aparición de cada tipo de presa x 100 dividido por el número total de excrementos y 2) peso seco de cada tipo de presa x 100 dividido por el peso seco total de los excrementos. Esta elección se basa, por un lado, en que no es posible aplicar los factores de corrección de Lockie (1959, 1961) y Palomares y Delibes (1990) al puma, quien consume presas de gran tamaño como el guanaco, y en la necesidad de expresar las dietas de todos los predadores de la misma forma para poder hacer comparaciones. Y por el otro, Fedriani y Travaini (2000) estudiando la concordancia entre éstos los dos métodos de cuantificación de la dieta que figuran arriba y sus efectos en la asignación de predadores a su correspondiente gremio trófico encontraron que la composición de los gremios se veía claramente afectada por el método utilizado. Ellos concluyeron que los métodos que tienen en cuenta la biomasa de

las presas son más recomendables para estimar relaciones tróficas interespecíficas, sobre todo cuando el tamaño de las presas es muy variable. Con los resultados de las dietas calculamos los siguientes estimadores cuantitativos de la dieta:

4.3.2. Amplitud de nicho trófico

Para cada predador estimamos la amplitud de nicho trófico (B) utilizando la fórmula de Levins (1968) a fin de estimar en que proporción utiliza las distintas presas:

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

donde p_i es la proporción de la presa i en la dieta. Este índice toma valores desde 1 (mínima amplitud) hasta el número de categorías usadas (máxima amplitud) y da idea de la versatilidad de un predador, es decir, valores mayores indican que el predador es capaz de detectar, capturar y manipular diversas clases de presas. Este índice fue aplicado a dos niveles de resolución de categorías presa (Greene y Jaksic 1983; Marti et al. 1993):

- 1) $B_{cl.}$, donde se utilizaron las categorías presa a nivel de Clase.
- 2) $B_{sp.}$, donde las categorías presas se utilizaron a nivel taxonómico de especie o género para las presas vertebradas y de Orden para las presas invertebradas. De esta forma se permite una discriminación más fina entre las dietas de los distintos predadores. En este estudio utilizamos las 24 categorías que figuran más arriba.

4.3.3. Solapamiento de la dieta entre predadores

La similitud de las dietas de los predadores fue calculada por medio del índice simétrico de solapamiento de nicho desarrollado por Pianka (1973) aplicado a los porcentajes de peso seco de cada tipo de presa (Fedriani y Travaini 2000, ver más arriba):

$$O = \sum p_i q_i / (\sum p_i^2 \sum q_i^2)^{1/2}$$

donde p_i = porcentaje de peso seco de un tipo de presa en la dieta de un predador y q_i = porcentaje de peso seco del mismo tipo de presa en la dieta del otro predador. Según Zaret y Rand (1971) un valor de solapamiento de nicho por encima de 0.6 es considerado biológicamente significativo. Bosakowski y Smith (1992) calcularon

un valor teórico de solapamiento basándose en el modelo de similitud de MacArthur y Levins (1967) y obtuvieron un valor de 0.617, muy similar al propuesto por Zaret y Rand (1971). Con los valores obtenidos se han construido matrices de solapamiento de nicho, anual y estacional, entre los distintos predadores.

4.3.4. Media geométrica del peso de las presas

El peso medio de los distintos tipos de presas consumidas por cada predador se calculó como la media geométrica del peso de las presas (MGPP) (Jaksic y Delibes 1987, Marti et al. 1993). Los pesos medios de las presas utilizados en este estudio fueron tomados de la bibliografía y de datos propios de animales capturados en el campo. El peso de los micromamíferos indeterminados se estimó como el promedio de los micromamíferos identificados en la dieta para cada predador. La clasificación de las aves en tres categorías de pesos se hizo en base al trabajo de Bustamante et al. (1997) y el peso utilizado en el cálculo del MGPP fue el promedio de los pesos de las diferentes aves encontradas en cada categoría para cada predador. El peso de los reptiles e invertebrados fueron tomados de Donazar et al. (1997). Cuando las presas fueron consumidas como carroña y excedían la capacidad del predador para capturarlas no se incluyeron en los cálculos para no sobreestimar la MGPP de ese predador. A continuación figuran los pesos de las presas utilizados en el cálculo de la MGPP y la fuente de donde se obtuvieron.

Presa	Peso medio (gramos)	Fuente
<i>Chaetophractus villosus</i> (peludo)	3400	Redford y Eisenberg (1992)
<i>Zaedyus pichiy</i> (piche patagónico)	1200	datos propios
<i>Dolichotis patagonum</i> (mara)	9000	Parera (2002)
<i>Akodon spp.</i>	23	Corley et al. (1995)
<i>Eligmodontia typus</i> (laucha colilarga baya)	19	Corley et al. (1995)
<i>Phyllotis darwini</i> (pericote panza gris)	58	Pearson (1984)
<i>Reithrodon auritus</i> (rata conejo)	73	Pearson (1988)
<i>Microcavia australis</i> (cuis chico)	286	Pearson (1984)
<i>Ctenomys magellanicus</i> (tuco-tuco magallánico)	256	Redford y Eisenberg (1992)
<i>Rattus sp.</i> (rata)	200	Redford y Eisenberg (1992)

Roedor indeterminado	----	(promedio de los roedores)
<i>Lepus europaeus</i> (liebre europea)	2500	datos propios
<i>Galictis cuja</i> (hurón menor)	1350	(Legendre y Roth 1988, Redford y Eisenberg 1992)
<i>Conepatus humboldtii</i> (zorrino patagónico)	1300	Fuller et al. (1987)
<i>Lama guanicoe</i> (guanaco)	150000	"
Aves grandes	>1000	
<i>Pterocnemia pennata</i> (choique)	30000	Martínez-Peck (com. pers.)
<i>Chloephaga picta</i> (avutarda)	3500	"
Aves medianas	200-1000	
<i>Eudromia elegans</i> (martineta)	750	datos propios
Aves pequeñas	<200	
Lagartija	19	Donázar et al. (1997)
Coleopteros	2	Donázar et al. (1997)
Larvas de coleoptero	2	Donázar et al. (1997)
Escopiones	4	Donázar et al. (1997)

4.3.5. Análisis de los datos

Para analizar la importancia relativa de las distintas presas para los distintos predadores utilizamos un análisis de correspondencia (CA; Manly 1994). Este análisis es especialmente apropiado para medidas de abundancia y puede ser usado con los datos presentados en una matriz con las filas correspondiendo a un tipo de clasificación (en nuestro caso especies de predadores) y las columnas correspondiendo a un segundo tipo de clasificación (porcentaje de peso seco de cada tipo de presa en la dieta de un predador) (Manly 1994). Las presas que fueron utilizadas en el análisis fueron: *Akodon spp.* (AKO), *Ctenomys magellanicus* (CTE), *Reithrodon auritus* (REI), *Microcavia australis* (MIC), *Dolichotis patagonum* (DOL), edentados (EDE), *Lepus europaeus* (LAG), *Lama guanicoe* (LAM), carnívoros (CAV), carroña (CAR), *Pterocnemia pennata* (CHO), aves grandes (AVG), aves medianas (AVM), aves pequeñas (AVP), reptiles (REP), invertebrados (INV) y alimentos de origen vegetal (VEG).

El resto de los análisis estadísticos se realizaron mediante pruebas no paramétricas. Para ver si existía asociación entre la amplitud de nicho trófico (B_{sp}) de cada predador y su correspondiente tamaño de muestra; entre B_{sp} y el solapamiento promedio de cada predador y entre la media geométrica del peso de las presas y el peso del predador se utilizó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (R_s). Para ver si existían diferencias entre dos o más muestras independientes (B_{sp} de cada predador; peso de las presas consumidas entre todos los predadores) se utilizó la prueba de la mediana de Mann-Whitney (U) y de rangos de Kruskal Wallis (H) (Siegel y Castellán 1995).

4.3.6. Identificación de gremios tróficos

Para identificar gremios tróficos dentro del ensamble de predadores utilizamos las matrices de solapamiento trófico (anual y estacional) calculadas en el apartado 4.3.3. Adicionalmente se construyó una matriz de solapamiento trófico anual a partir de las dietas individuales de cada predador pero utilizando las frecuencias de ocurrencia (%) de cada ítem presa sobre el total de excrementos. Esto se hizo con el fin de comparar el efecto de los dos métodos de cuantificación de la dieta, porcentaje de peso seco y frecuencia de ocurrencia, en la asignación de cada predador a su correspondiente gremio trófico (Fedriani y Travaini 2000).

Cada una de las matrices denominadas "matrices de similitud" fue sometida a un Análisis de Agrupamiento para clasificar, objetivamente, a las especies de acuerdo a sus similitudes y diferencias tróficas. Cada dendrograma fue construido a través de la técnica del ligamiento promedio aritmético no ponderado ("UPGMA"), que es la que produce la menor distorsión en la representación de la matriz de similitud (Sneath y Sokal 1973, Jaksic y Delibes 1987). Para estimar esa distorsión se utilizó el Coeficiente de Correlación Cofenética (Crisci y López Armengol 1983), que fue evaluado por medio del coeficiente momento-producto de Pearson (Crisci y López Armengol 1983). Valores superiores a 0.8 indican una buena correlación entre la matriz de similitud y la obtenida a partir de los valores del dendrograma (matriz cofenética) (Crisci y López Armengol 1983).

Para determinar el nivel de similitud que define los grupos en el dendrograma, es decir, los gremios, se consideraron simultáneamente dos criterios:

1) uno objetivo, que permite la identificación de gremios con significación estadística, desarrollado por Strauss (1982) y modificado por Jaksic y Medel (1990) basado en procedimientos de bootstrap. El método consiste en la obtención de pseudovalores de similitud en el uso de los recursos tróficos entre los predadores utilizando un algoritmo de aleatorización (Lawlor 1980) para remuestrear la matriz de dietas original (nosotros hemos utilizado 1000 réplicas). Jaksic y Medel (1990) utilizaron como algoritmo de aleatorización uno de entre cuatro propuestos por Lawlor (1980). Las frecuencias de uso de recursos distintas de cero se reasignan aleatoriamente dentro de cada columna y los ceros se retienen en sus posiciones originales, por lo que este algoritmo retiene al máximo la estructura original de la matriz de dietas. Esta elección se basó en la historia natural de los predadores. Un cero en la matriz de dietas indica generalmente alguna especialización en el modo de caza, que puede ser estar relacionado con el tiempo de actividad o con la selección del hábitat, o bien con restricciones ecomorfológicas: los predadores pequeños no pueden capturar, matar o manejar presas relativamente grandes, mientras que los predadores grandes generalmente ignoran a las presas pequeñas debido a su bajo aporte energético (Jaksic y Medel 1990). En cada réplica se calcula la similitud en la dieta (pseudovalores de solapamiento) entre todos los pares de predadores. Posteriormente se obtiene la distribución de frecuencias acumuladas de los pseudovalores, y aquel pseudovalor de solapamiento que exceda el percentil 95 es considerado estadísticamente significativo. El mismo es utilizado como punto de corte para identificar clusters de especies significativos (gremios) en el dendrograma obtenido a partir de la matriz original de similitud (Jaksic y Medel 1990).

Y 2) uno subjetivo, utilizado por Jaksic y Delibes (1987) en la identificación de gremios tróficos en ensambles de predadores vertebrados y que consiste en la elección del 50% de nivel de similitud como el valor mínimo para definir grupos. Este criterio fue posteriormente utilizado por Jaksic et al. (1993), Marti et al. (1993), Travaini (1995), Travaini et al. (1996) y Fedriani y Travaini (2000) para identificar

gremios de predadores vertebrados. Nosotros lo incluimos con el fin de comparar ambos métodos de asignación de las distintas especies a sus correspondientes gremios.

4.4. RESULTADOS

4.4.1. Análisis comparativo de la dieta de los carnívoros

Las dietas de los carnívoros del sureste de la Patagonia no fueron muy diversas (Figura 1). Claramente los mamíferos fueron las presas más importantes tanto en frecuencia de ocurrencia como en porcentaje de peso seco para todos los carnívoros excepto para *Conepatus*. En la Tabla 1 se puede ver que estuvieron presentes en el 100% de los excrementos de los felinos y *Galictis*, y en el 83% y 68.6% de los excrementos de *Pseudalopex griseus* y *P. culpaeus*, respectivamente. Las aves estuvieron presentes en la dieta de los felinos y cánidos y estuvieron ausentes en la de los mustélidos, siendo su importancia, tanto en ocurrencia como en peso seco menor del 10.7 % del total de las presas consumidas (Tabla 1). Los reptiles tuvieron una escasa representación en la dieta de todos los carnívoros y estuvieron ausentes en *Puma* y en *Galictis*. Las dietas de los cánidos y mustélidos incluyeron invertebrados, aunque en distinta proporción. Fueron muy abundantes en la dieta de *Conepatus* y *P. griseus* y escasos en la dieta de *Galictis* y *P. culpaeus* (Tabla 1). Por último, los alimentos de origen vegetal fueron consumidos solamente por los cánidos y *Conepatus* (Tabla 1 y Figura 1).

Cuando se tienen en cuenta solamente los mamíferos presa, los roedores dominaron las dietas de todos los componentes del ensamble excepto las de *Puma* y *P. culpaeus* (Figura 2). En total se identificaron al menos 9 especies de roedores (*Akodon longipilis*, *A. xanthorhinus* y *A. iniscatus* se agruparon en *Akodon spp.*) (Tabla 2).

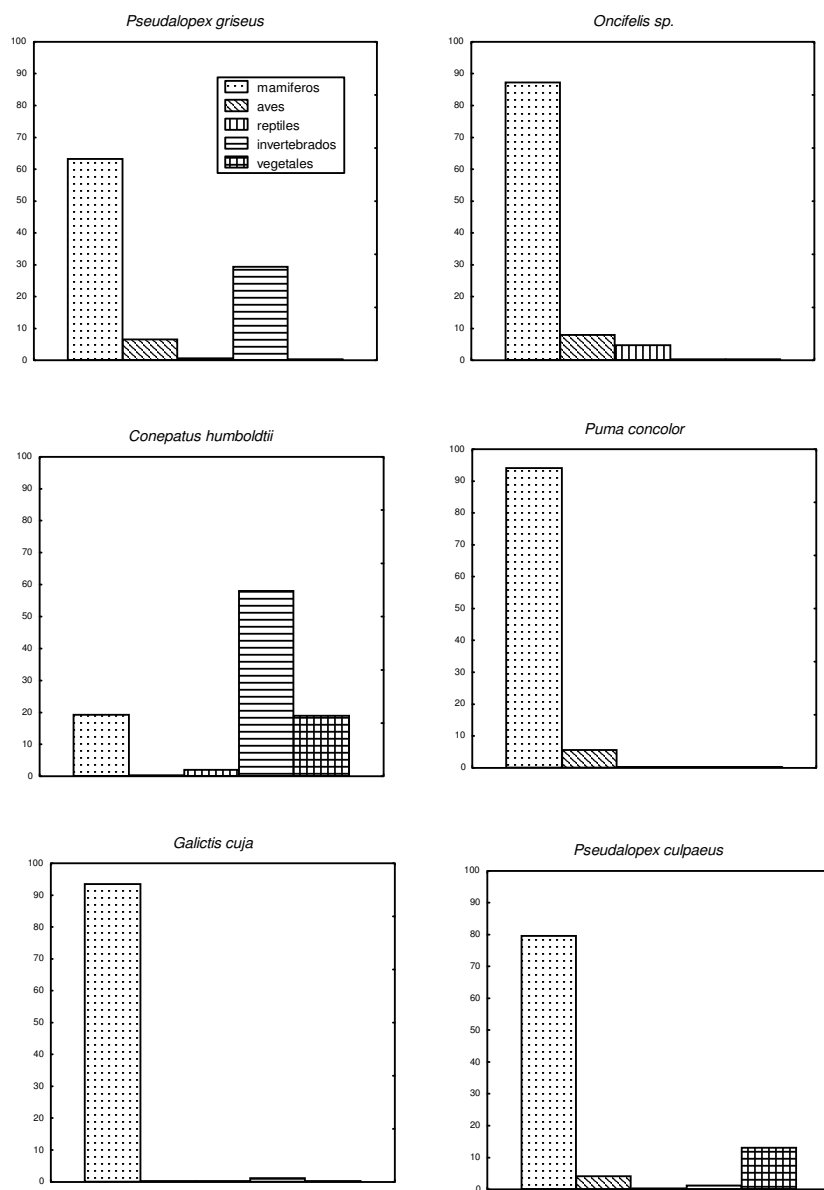


Figura 1. Porcentaje de peso seco de las presas encontradas en los excrementos de las 6 especies de carnívoros estudiados agrupadas a nivel de Clase: mamíferos, aves, reptiles y otros grandes grupos taxonómicos (invertebrados y vegetales).

Tabla 1. Frecuencia de ocurrencia (F.O.), porcentaje de peso seco (P.S.) de las presas encontradas en los seis carnívoros estudiados agrupadas en 10 categorías de presas (nivel de Clase, Orden u otro). El mínimo número de individuos a nivel de Clase figura entre paréntesis.

PRESA	<i>Puma</i>		<i>Oncifelis</i>		<i>Galictis</i>		<i>Conepatus</i>		<i>Pseudalopex culpaeus</i>		<i>P. griseus</i>	
	n = 39		n = 126		n = 115		n = 217		n = 316		n = 203	
	F.O.	P.S.										
MAMIFEROS	100 (44)	94.1	100 (138)	87.4	100 (118)	93.5	25.1 (54)	19.4	68.6 (??)	79.7	83.2 (110)	63.1
AVES	10.2 (5)	5.7	8.7 (11)	7.9	-	-	-	-	10.7 (45)	4.3	6.0 (12)	6.6
REPTILES	-	-	11.1	4.7 (14)	-	-	4.5	2.2 (10)	1.2 (4)	0.3	2.0 (4)	0.6
INVERTEBRADOS	-	-	-	-	5.2	1.3	81.6	58.1	7.6	1.2	95.6	29.4
ALIMENTOS DE ORIGEN VEGETAL	-	-	-	-	-	-	14.3	19.1	24.3	13.2	0.9	0.3

Tabla 2. Frecuencia de ocurrencia (F.O.) y porcentaje de peso seco (P.S.) de los mamíferos presa encontrados en las dietas de los carnívoros estudiados.

PRESA	<i>Puma</i>		<i>Oncifelis</i>		<i>Galictis</i>		<i>Conepatus</i>		<i>Pseudalopex culpaeus</i>		<i>P. griseus</i>	
	<i>n</i> = 39		<i>n</i> = 126		<i>n</i> = 115		<i>n</i> = 217		<i>n</i> = 316		<i>n</i> = 203	
MAMIFEROS	F.O.	P.S.										
<i>Chaetophractus sp.</i>	2.6	2.1	0	0	0	0	0	0	0.3	0.3	0	0
<i>Zaedyus pichi</i>	33.3	39.6	0.8	0.2	1.7	1.0	0.9	2.4	7.2	7.3	9.9	14.9
<i>Akodon spp.</i>	0	0	11.1	4.1	9.6	9.2	3.7	20.5	5.7	2.6	17.2	14.7
<i>Eligmodontia sp.</i>	0	0	1.6	0.6	5.2	3.2	0.9	1.9	0.9	0.3	4.4	5.0
<i>Phyllotis sp.</i>	0	0	1.6	0.9	7.0	9.9	0	0	0.3	0.2	0.5	0.5
<i>Reithrodon auritus</i>	0	0	34.9	34.3	18.3	12.0	3.7	15.0	3.2	12.1	1.5	0.8
<i>Ctenomys magellanicus</i>	0	0	24.6	26.9	7.0	8.4	1.4	6.0	1.9	1.2	7.9	11.9
<i>Microcavia australis</i>	0	0	15.9	18.5	20.9	21.8	1.4	10.4	21.5	19.2	17.7	23.4
<i>Dolichotis patagonum</i>	10.3	14.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Roedor no identificado	0	0	10.3	5.5	11.3	10.7	6.0	11.4	5.7	3.4	10.3	9.5
<i>Lepus europaeus</i>	25.6	22.9	7.1	8.6	20.9	23.7	2.8	6.8	10.4	42.4	6.4	9.5
<i>Lama guanicoe</i>	25.6	18.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galictis cuja</i>	2.6	1.5	1.6	0.6	0	0	0	0	0.3	0.3	0.5	0.1
<i>Conepatus humboldtii</i>	2.6	0.9	0	0	0.9	0.2	0	0	1.2	0.8	1.0	0.2
Carroña	0	0	0	0	0	0	4.1	25.5	8.2	9.9	4.9	9.6

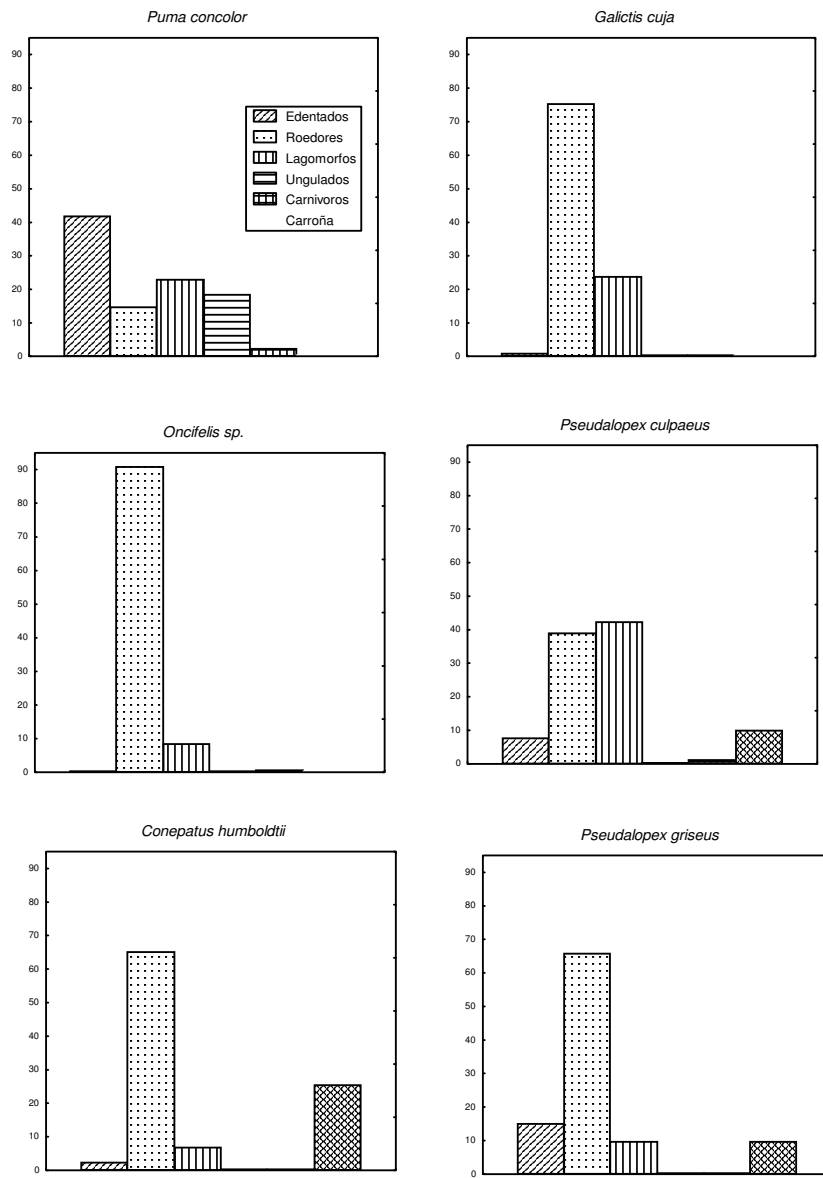


Figura 2. Porcentaje de peso seco de los mamíferos presa presentes en los excrementos de las 6 especies de carnívoros estudiados agrupados a nivel taxonómico de Orden y carroña.

La mara (*Dolichotis patagonum*) fue consumida solamente por *Puma* y fue el único roedor encontrado en la dieta de este félido. Las restantes especies de roedores

fueron consumidas por todo el resto del ensamble aunque en distinta proporción (Tabla 2) excepto *Phyllotis sp.*, cuyos restos no fueron encontrados en la dieta de *Conepatus*.

La liebre europea (*Lepus europeus*) estuvo presente en todas las dietas y fue muy abundante en la de *P. culpaeus*, *Puma* y *Galictis*. Los edentados fueron las presas más consumidos por *Puma* y estuvieron poco representados en las dietas del resto de los predadores (Figura 2). Dentro de los ungulados, asumimos que el guanaco *Lama guanicoe* fue consumido como presa solamente por *Puma* y estuvo presente como carroña en la dieta de los cánidos y *Conepatus* (ver Capítulo anterior y Figura 2). Por último, aunque en muy baja proporción, se encontraron restos de *Galictis*, de *Conepatus* o de ambos en todos los predadores (Figura 2).

Un análisis de correspondencia en el que los dos primeros ejes de variación explicaron un 75.54% de la varianza total mostró que *Conepatus* y *Puma* se separaron del resto como consumidores frecuentes de invertebrados por un lado y edentados y guanaco por el otro. Los restantes carnívoros formaron un grupo más compacto. *Oncifelis* y *Galictis* consumieron fundamentalmente roedores, mientras que los lagomorfos y la carroña fueron importantes en las dietas de *P. culpaeus* y *P. griseus* respectivamente (Figura 3).

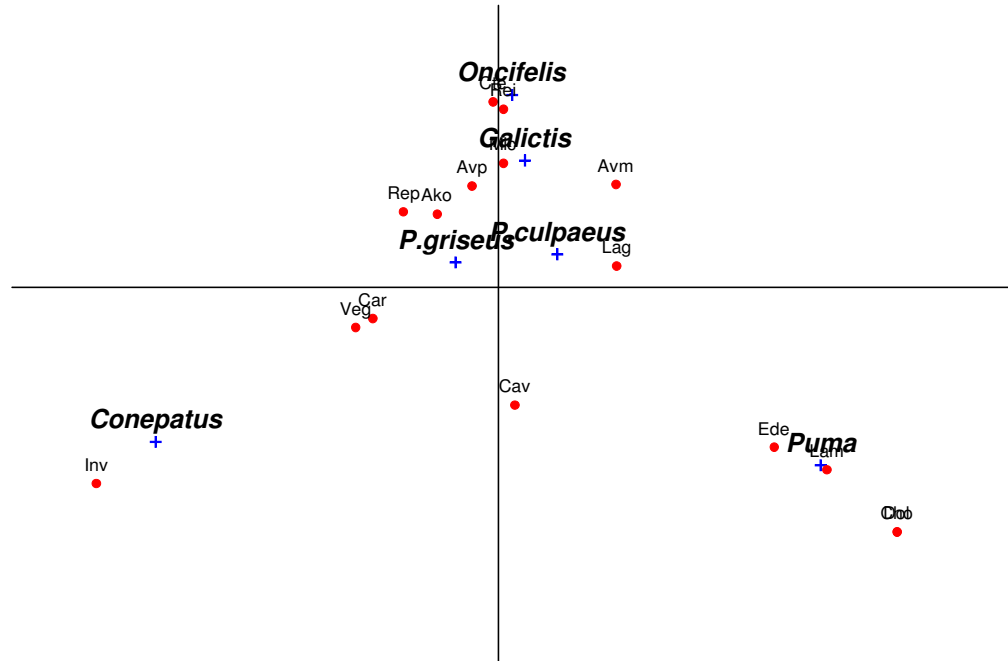


Figura 3. Variación en la composición de las presas (puntos) entre los carnívoros de Santa Cruz (cruces). El primer eje explica el 41.26% de la variación total y el segundo eje el 33.92% (variación total 75.18%). Para las abreviaturas de las presas ver métodos.

4.4.2 Amplitud de nicho trófico

Las amplitudes de nicho a nivel de Clase (Bcl) fueron similares entre los seis predadores (Tabla 3). A nivel de especie u otros (Bsp.) presentaron un rango entre 2.1 y 8.4 (Tabla 3) y no estuvieron correlacionadas con los tamaños de las muestras ($R_s = 0.02$, $n = 6$, $p = 0.95$). La menor amplitud de nicho trófico a este nivel de clasificación de las presas fue para *Conepatus*, por cuanto los invertebrados que dominaron su dieta no fueron clasificados a nivel de especie, y fue baja para *P. griseus* por la misma razón (Tabla 3). *Puma* presentó una baja amplitud de nicho trófico porque solamente se

identificaron 9 especies en su dieta. Por el contrario, *Oncifelis*, *Galictis* y *P. culpaeus* presentaron mayores amplitudes de nicho trófico (Tabla 3) debido a la mayor diversidad de mamíferos presa y a la inclusión de aves, reptiles y/o invertebrados en sus dietas.

Tabla 3. Amplitud de nicho trófico (B, Levins 1968) a nivel de Clase (Bcl) y especie u otros (Bsp) para los seis carnívoros estudiados

	Bcl	Bsp
<i>Puma concolor</i>	1.2	4.8
<i>Oncifelis colocolo</i>	1.4	6.6
<i>Pseudalopex culpaeus</i>	1.6	8.4
<i>Pseudalopex griseus</i>	2.1	3.4
<i>Galictis cuja</i>	1.1	8.3
<i>Conepatus humboldtii</i>	1.9	2.1

4.4.3. Solapamiento de la dieta

La matriz de solapamiento de nicho trófico entre las seis especies de carnívoros del sureste de Patagonia permitió hacer 14 combinaciones posibles (Tabla 4). El solapamiento medio de la dieta fue bajo para cada especie contra todas las demás, ya que fue menor del 50% en todos los casos (Tabla 4). *Puma* y *Conepatus* tuvieron los menores índices de solapamiento (promedio) con el resto de las especies, seguido por *Oncifelis*. Los valores del resto fueron similares (Tabla 4). La amplitud de nicho trófico (Bsp.) de cada predador y el solapamiento promedio de cada predador no estuvieron correlacionados ($R_s = 0.34$, $n = 6$, $p = 0.49$), por lo que las especies con mayor amplitud de nicho trófico no presentan mayor solapamiento con los otros predadores. Sin embargo, entre pares de especies la mayor superposición trófica ocurrió entre *Conepatus* y *P. griseus*, entre *Galictis* y *P. culpaeus* y entre *Galictis* y *Oncifelis*, con valores mayores del 60% de superposición trófica (Tabla 4).

Tabla 4. Solapamiento de nicho trófico (Pianka 1973) entre los carnívoros del sureste de la Patagonia. Media \pm desviación estándar del solapamiento de nicho para cada especie.

En negrita los valores de superposición mayores del 50%.

	<i>Puma</i>	<i>Oncifelis</i>	<i>Galictis</i>	<i>Conepatus</i>	<i>P.culpaeus</i>	media \pm DE
<i>Puma</i>						0.22 \pm 0.19
<i>Oncifelis</i>	0.07					0.33 \pm 0.26
<i>Galictis</i>	0.26	0.68				0.47 \pm 0.28
<i>Conepatus</i>	0.01	0.07	0.11			0.23 \pm 0.34
<i>P.culpaeus</i>	0.5	0.46	0.79	0.1		0.45 \pm 0.25
<i>P.griseus</i>	0.27	0.35	0.53	0.84	0.39	0.47 \pm 0.22

4.4.4. Variación estacional en la dieta de los carnívoros

Cuando los resultados de la dieta se analizaron estacionalmente, existieron variaciones en la amplitud de nicho trófico (Bsp.) de los carnívoros aunque en conjunto estas diferencias no fueron significativas ($U = 17$, $Z = 0.16$, $p = 0.87$, Tabla 5). Durante el otoño-invierno, convergieron las dietas de *Galictis*, *Oncifelis*, y los dos cánidos debido al alto consumo de roedores (Figura 4 y Capítulo anterior). En la primavera - verano la superposición de las dietas de *Galictis* y *Oncifelis* siguió siendo alta mientras que no existió superposición en la dieta de los cánidos entre ellos ni con las dos especies anteriores, pero en cambio *P. griseus* y *Conepatus* presentaron un valor alto de superposición trófica debido al alto consumo de invertebrados (Tabla 5, Figura 5).

El promedio de solapamiento entre todas las especies no varió estacionalmente ($U = 14$, $Z = 0.64$, $p = 0.52$).

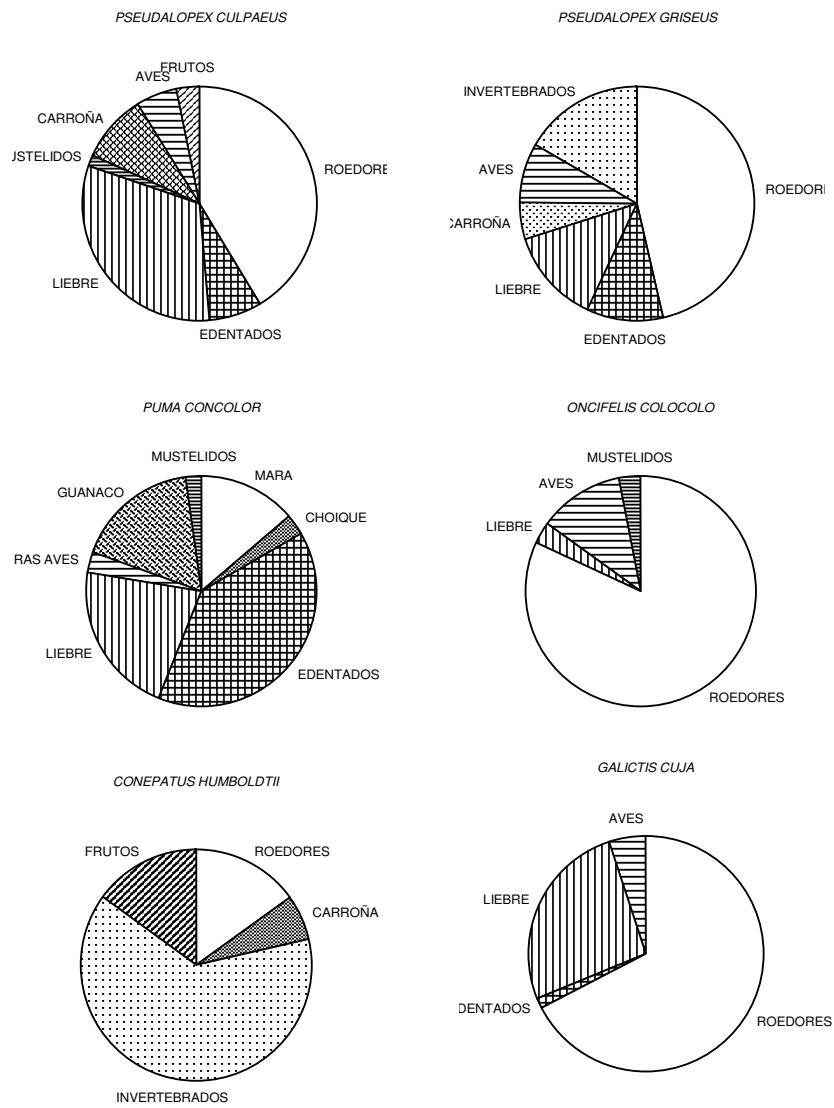


Figura 4. Dieta de los carnívoros del sureste de Patagonia durante otoño -invierno, expresada en porcentaje de peso seco de los diferentes ítems en los excrementos.

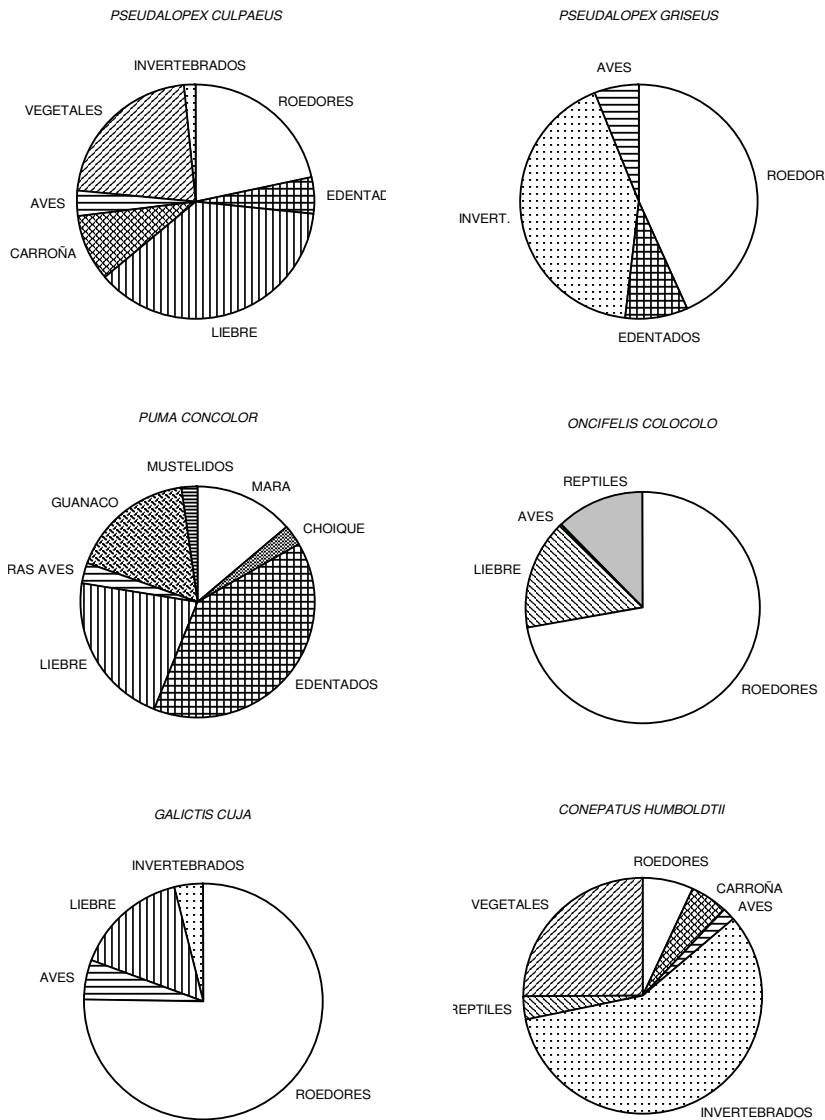


Figura 5. Dieta de los carnívoros del sureste de Patagonia durante primavera - verano expresada en porcentaje de peso seco de los diferentes ítems presentes en los excrementos.

Tabla 5. Solapamiento de nicho trófico (Pianka 1973) entre los carnívoros del sureste de la Patagonia durante primavera-verano (a la izquierda de las x) y durante el otoño-invierno (a la derecha de las x). B.sp.¹ = amplitud de nicho trófico en otoño-invierno y B.sp.² en primavera-verano. En negrita los valores de superposición mayores del 50%.

	<i>Puma</i>	<i>Oncifelis</i>	<i>Galictis</i>	<i>Conepatus</i>	<i>P.culpaeus</i>	<i>P.griseus</i>	B.sp. ¹	Bsp. ²
<i>Puma</i>	X	0.03	0.33	0.01	0.45	0.41	-	-
<i>Oncifelis</i>	0.15	X	0.62	0.06	0.31	0.43	5.4	5.4
<i>Galictis</i>	0.18	0.72	X	0.05	0.84	0.71	6.3	7.5
<i>Conepatus</i>	0.0	0.08	0.14	X	0.05	0.52	1.9	1.8
<i>P.culpaeus</i>	0.43	0.46	0.52	0.09	X	0.69	5.7	6.6
<i>P.griseus</i>	0.15	0.21	0.42	0.82	0.14	X	4.6	2.6

4.4.5. Tamaño medio de las presas

La media geométrica del peso de las presas (expresado en gramos) varió desde 13.5 para *Conepatus* hasta 4240.2 para *puma* (Tabla 6) y estuvo directamente correlacionada con el peso del predador ($R_s = 0.94$, $p < 0.05$).

Tabla 6. Media geométrica del peso de las presas expresado en gramos (MGPP) de los 6 predadores estudiados y su desviación estándar (DS).

Predador	MGPP	DS
<i>Puma concolor</i>	4240.2	5.5
<i>Pseudalopex culpaeus</i>	165.0	9.3
<i>Oncifelis colocolo</i>	167.7	5.4
<i>Pseudalopex griseus</i>	127.6	8.9
<i>Galictis cuja</i>	117.7	7.7
<i>Conepatus humboldtii</i>	13.5	6.9

El peso de las presas consumidas fue significativamente diferente entre todos los predadores (K-W, $H = 17.58$, $p = 0.0035$), aunque las comparaciones a posteriori mostraron que las diferencias no fueron significativas entre *Oncifelis*, *Galictis*, *P.culpaeus* y *P. griseus* (prueba de Dunn, $p > 0.02$).

4.4.6. Estructura gremial del ensamble de carnívoros de Santa Cruz sobre una base anual de uso de los recursos tróficos

En la Figura 6 se representa el dendrograma obtenido en el Análisis de Agrupamiento, donde se muestran las relaciones entre las seis especies de carnívoros en función de su similitud trófica a partir de las dietas expresadas en porcentaje de peso seco de cada ítem presa presente en los excrementos. El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética ($r = 0.81$) indicó que la representación de dichas relaciones en el espacio del dendrograma tuvo una mínima distorsión con respecto a la estructura de la matriz de similitud original (matriz de solapamiento).

El 95% de los pseudovalores obtenidos del remuestreo de la matriz de dietas original fue alcanzado a un nivel de similitud del 62%. Por lo tanto, cualquier valor de similitud por encima del 62% pudo considerarse significativo ($p < 0.05$). De este modo se identificaron 4 gremios con significación estadística (Figura 6). La denominación de cada gremio respondió al tipo de presa o presas dominantes a la cual convergieron los miembros de cada grupo:

Gremio I. Este gremio estuvo constituido por una sola especie, *Puma*, caracterizada por consumir edentados y grandes roedores (maras, *Dolichotis patagonum*) además de presas grandes en relación a su tamaño como los ungulados. Hemos denominado a este gremio como el de "consumidores de edentados-ungulados".

Gremio II. Este gremio estuvo también constituido por una sola especie, *Oncifelis*, especialista en el consumo de roedores. Hemos denominado a este gremio como "consumidores de roedores".

Gremio III. Este gremio estuvo constituido por dos especies, *Galictis* y *P. culpaeus*. *Galictis* es especialista en el consumo de mamíferos y su dieta incluye roedores, lagomorfos, edentados y pequeños carnívoros. *P. culpaeus* es una especie generalista, pero los mamíferos (sobre todo la liebre europea, los roedores, edentados y carroña) constituyen sus presas más abundantes. Ambos convergen entonces en el consumo de mamíferos, pero sobre todo de cuis chico (*Microcavia australis*) y liebre europea (*Lepus europaeus*). Para diferenciarlo del gremio anterior, hemos denominado a este gremio como el de "consumidores de lagomorfos".

Gremio IV. Este gremio estuvo constituido por dos especies, *Conepatus* y *P. griseus*. Ambos son omnívoros y oportunistas, con una dieta que incluye una gran variedad de alimentos, desde frutos e invertebrados a vertebrados y carroña. Por lo tanto hemos denominado a este gremio como el de "consumidores oportunistas".

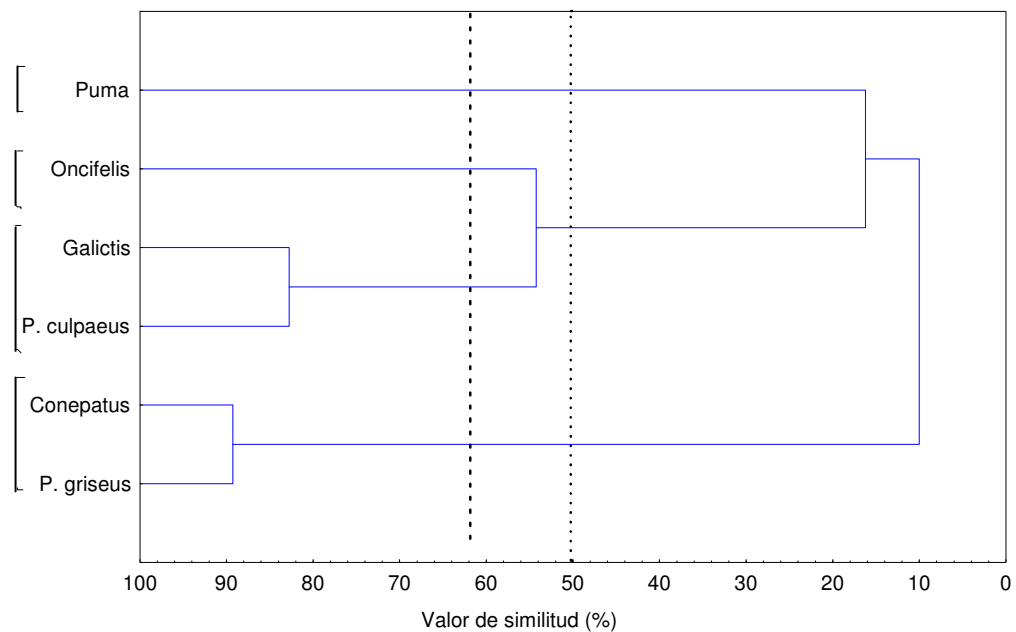


Figura 6. Estructura gremial del ensamble de carnívoros del NE de Santa Cruz. La línea discontinua en el 62% de similitud indica la existencia de cuatro gremios (encerrados en corchetes) con significación estadística ($p < 0.05$). La línea punteada en el valor del 50% de similitud permite indentificar tres gremios en forma subjetiva (ver texto).

Cuando se utilizaron las frecuencias de ocurrencia (%) como método de cuantificación de la dieta se obtuvo el dendrograma que se puede ver en la Figura 7. El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética asociado a ese dendrograma indica mínima distorsión ($r = 0.80$) con respecto a la matriz de similitud original. El 95% de los pseudovalores obtenidos del remuestreo de la matriz de dietas original fue alcanzado a un nivel de similitud del 56%. En este caso, el valor de similitud del 56% como el valor mínimo para definir grupos, determinó la existencia de 3 gremios con significación estadística ($p < 0.05$, Figura 7). En relación con el dendrograma anterior, los gremios II y III se unieron en un único gremio (Figura 7). Por lo tanto, el efecto de los dos métodos de cuantificación de la dieta, porcentaje de peso seco y frecuencia de ocurrencia, afectó como era de esperar a la asignación de cada predador a su correspondiente gremio trófico.

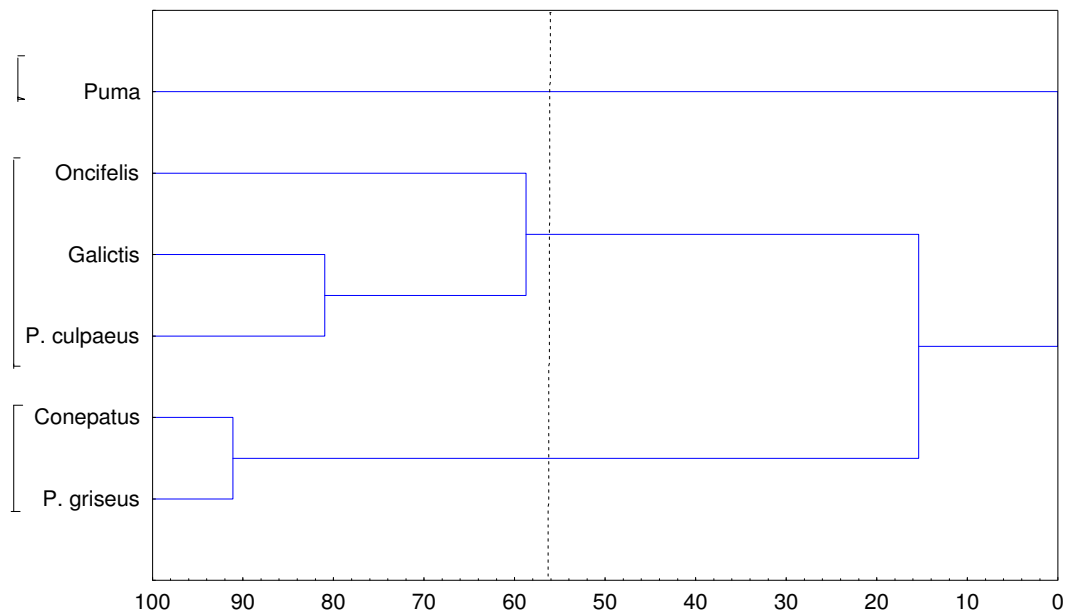


Figura 7. Estructura gremial del ensamble de carnívoros de Santa Cruz identificada a partir de la frecuencia de ocurrencia de las distintas presas presentes en los excrementos como método de cuantificación de la dieta. La línea discontinua en el 56% de similitud indica la existencia de tres gremios (encerrados en corchetes) con significación estadística ($p < 0.05$)

Por otro lado, el criterio subjetivo del 50% de nivel de similitud como el valor mínimo para definir grupos en el dendrograma permitió identificar 3 gremios (Figura 6). En este caso, los gremios "roedores" y "lagomorfos" conformaron un único gremio formado por 3 especies (Figura 6), y no hubo por lo tanto coincidencia en los dos métodos de asignación de predadores a sus respectivos gremios.

4.4.7. Estructura gremial del ensamble de predadores de Santa Cruz sobre una base estacional de uso de los recursos tróficos

En las figuras 8 y 9 se representan los dendrogramas obtenidos en los Análisis de Agrupamiento, que muestran las relaciones entre las seis especies de carnívoros en función de su similitud trófica. Las mismas corresponden a los dos períodos estudiados: otoño-invierno (Figura 8) y primavera-verano (Figura 9). Los valores del Coeficiente de Correlación Cofenética (r) fueron 0.90 para otoño-invierno y 0.89 para primavera-verano. El 95% de los pseudovalores obtenidos del remuestreo de las matrices de dietas originales fueron alcanzados a un nivel de similitud del 54% y 63% para otoño-invierno y primavera-verano respectivamente, por lo que se han determinado 4 grupos en ambas estaciones (Figuras 8 y 9).

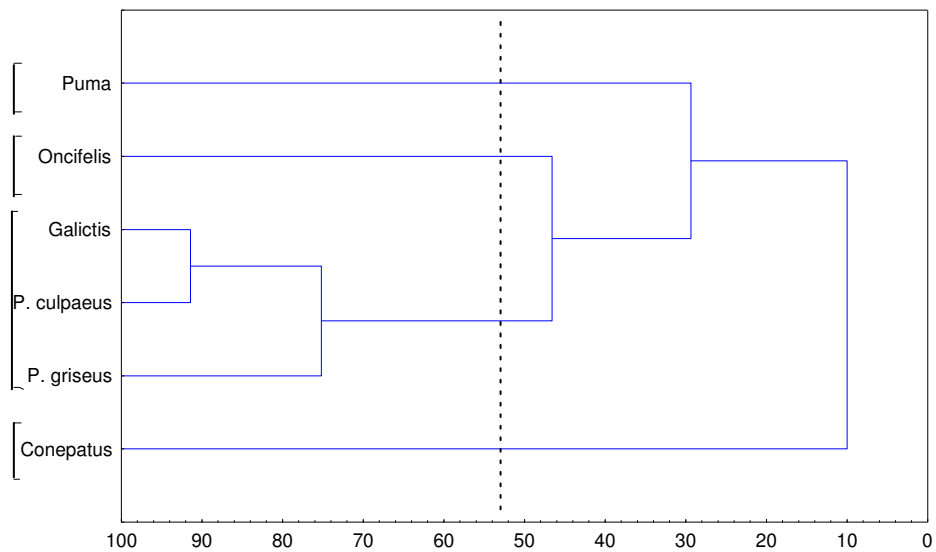


Figura 8. Estructura gremial del ensamble de carnívoros del NE de Santa Cruz durante el otoño-invierno. La línea discontinua en el 54% de similitud indica la existencia de cuatro gremios (encerrados en corchetes) con significación estadística ($p < 0.05$).

Estos gremios tróficos, han sido los mismos que aquellos identificados sobre una base anual de uso de los recursos tróficos. Sin embargo, la composición específica de los gremios durante los dos períodos estudiados fue diferente. Durante el otoño-invierno, el gremio "lagomorfos" estuvo constituido por 3 especies que convergieron en el consumo de estas presas: los dos cánidos y *Galictis* (Figura 8). Obsérvese que *Galictis* y *P. culpaeus* forman una subunidad dentro del gremio porque estas dos especies consumen liebre europea en mayor proporción que *P. griseus* (Figura 8). Las restantes especies, *Puma*, *Oncifelis* y *Conepatus* constituyen gremios mono-específicos: "edentados-ungulados", "roedores" y "oportunistas" respectivamente (Figura 8).

Durante el otro período estudiado, la primavera-verano, *Galictis* se incorporó al gremio "roedores" y *P. griseus* al "oportunistas" por consumir una alta proporción de roedores e invertebrados respectivamente (Figura 9). El resto de las especies fueron fieles en su asignación, es decir, siguieron conformando los mismos gremios de la estación anterior (Figura 9).

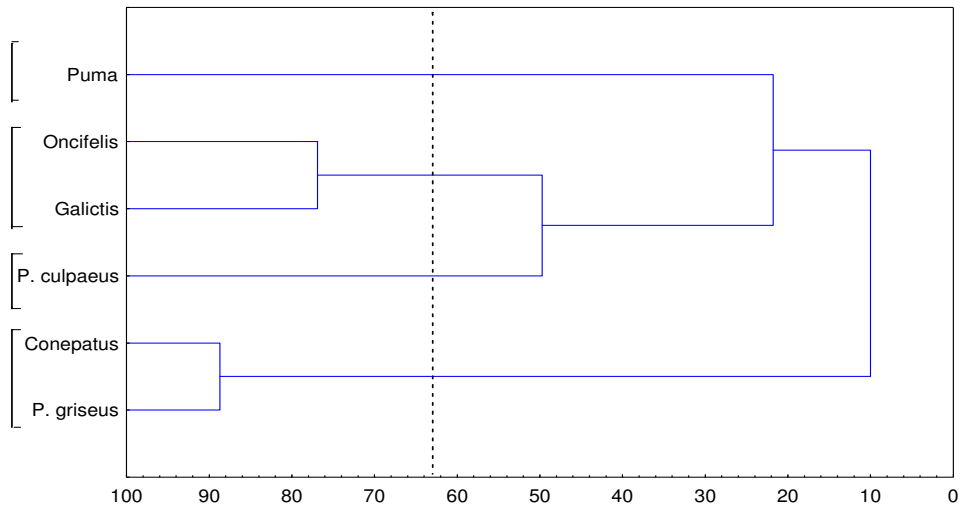


Figura 9. Estructura gremial del ensamble de carnívoros del NE de Santa Cruz durante la primavera-verano. La línea discontinua en el 63% de similitud indica la existencia de cuatro gremios (encerrados en corchetes) con significación estadística ($p < 0.05$).

4.5. DISCUSIÓN

4.5.1. Características tróficas de los predadores del sureste de Patagonia

La dieta de los predadores del sureste de la Patagonia se caracterizó por ser poco diversa, hecho que no es sorprendente debido a la baja diversidad de presas potenciales que caracteriza a los biomas desérticos y a la Patagonia en particular (Terborgh 1992, Redford y Eisenberg 1992). Exceptuando a *Galictis* y a *Oncifelis*, especialistas en sus dietas y sin variación estacional, y *Puma*, de quien dispusimos de pocos datos, el resto de los predadores del ensamble estuvo compuesto por especies generalistas y esto se vio reflejado en la estructura trófica del ensamble.

Los mamíferos dominaron las dietas de todos los predadores excepto la de *Conepatus* y *Pseudalopex griseus*, en las que los artrópodos tuvieron una importancia mayor, sobre todo en *Conepatus*. Estas dos especies resultaron ser las más omnívoras,

presentando las mayores amplitudes de nicho trófico calculado a nivel de Clase, lo que indica que estos predadores son capaces de detectar, capturar y manejar diversas clases de presas (Greene y Jaksic 1983). Los felinos utilizaron mamíferos casi exclusivamente y tuvieron amplitudes de nicho trófico menores. *Galictis*, presentó la menor amplitud de nicho trófico incluyendo en su dieta roedores y lagomorfos, y fue el miembro más especialista de la comunidad. Por último, *P. culpaeus* presentó una amplitud de nicho trófico relativamente mayor que los predadores anteriores, y aunque los mamíferos fueron importantes en su dieta, sobre todo roedores y lagomorfos, otros vertebrados, invertebrados y alimentos de origen vegetal estuvieron presentes en su dieta.

Comparado con otras áreas de Patagonia, todos los miembros del ensamble basaron su dieta en especies autóctonas, y esto fue evidente incluso con pequeños tamaños de muestra como ocurre con *Puma*. En el noroeste de la Patagonia la situación es muy distinta. Novaro et al. (2000) mostraron que las especies introducidas (ganado doméstico, lagomorfos, ciervos y jabalí) consumidas como presas o como carroña fueron las más importantes en la dieta de *Puma*, *P. culpaeus*, *P. griseus* y el zorrino chileno (*Conepatus chinga*). Ellos concluyeron que las especies nativas de gran tamaño (guanaco y choique) estarían ecológicamente extinguidas como presas y fuente de carroña para los carnívoros en esa zona y que esta situación podría hacerse extensiva a gran parte de la Patagonia. A pesar de las modificaciones producidas en el ambiente estepario por la introducción de ganado ovino (Soriano y Movia 1986), Santa Cruz alberga poblaciones saludables de choique y sus densidades son las más altas de Argentina (Navarro y Martella 1999). Para el guanaco no se han realizado hasta donde sabemos estudios poblacionales en Santa Cruz, pero es una especie bastante común tanto en áreas protegidas como no protegidas de la provincia (observaciones propias).

En general existió un alto grado de solapamiento entre pares de especies, y a diferencia de otros estudios de carnívoros simpátricos (Bothma et al. 1984, Jaksic y Delibes 1987, Marti et al. 1993, Palomares et al. 1996, Jedrzejewka y Jedrzejewski 1998) la separación ecológica de este ensamble no está primariamente relacionada con diferencias en sus dietas. Exceptuando a *Puma*, cuya dieta no se superpuso con la de ningún otro predador, no es sorprendente que los miembros más carnívoros de la comunidad, *Oncifelis* y *Galictis*, presentaran un alto grado de solapamiento trófico al

igual que las más generalistas, *P. culpaeus*, *P. griseus* y *Conepatus*, hecho que podrá ser consecuencia de la baja diversidad de presas disponibles para esta comunidad.

4.5.2. Variación estacional en la superposición trófica de los carnívoros

Resulta interesante la variación estacional en el grado de superposición trófica entre pares de especies, mayor durante el otoño-invierno y menor en primavera-verano. Si bien en este estudio no analizamos la abundancia de las presas disponibles para el ensamble, podemos especular que los cambios estacionales en las dietas de los predadores podrían reflejar cambios en su disponibilidad. Durante el otoño-invierno convergieron las dietas de los zorros y *Galictis* y la de éste con *Oncifelis*. En la primavera-verano, se producen cambios en la vegetación esteparia ofreciendo nuevos recursos para los predadores y para sus presas, fundamentalmente frutos y artrópodos. Estos recursos efímeros y abundantes han sido aprovechados por los zorros, las especies más generalistas, quienes se segregaron tróficamente entre ellos y con *Galictis*. *P. griseus* consumió invertebrados en gran cantidad disminuyendo su amplitud de nicho trófico y solapando su dieta con la de *Conepatus*. Probablemente el alto valor de solapamiento trófico entre estas dos especies no responda a una interacción competitiva (Schoener 1971). Otros estudios han demostrado que los invertebrados son un recurso con una alta tasa de renovación luego de su explotación y explicarían la coexistencia de especies de carnívoros de tamaño pequeño (Waser 1980, Doolan y MacDonald 1996). *P. culpaeus* consumió gran cantidad de frutos y menor cantidad de roedores, segregándose de *P. griseus* y de *Galictis*, aunque los mamíferos siguieron siendo sus presas más importantes.

El tamaño de las presas consumidas por los distintos predadores se correlacionó positivamente con el tamaño del predador, al igual que en otros estudios de carnívoros simpátridos (Emmons 1987, King 1991, Jones 1997) y aves rapaces (Marti et al. 1993).

Sin embargo, este patrón se cumplió a un nivel muy general. Si exceptuamos a *Puma* que consumió presas de tamaño significativamente mayor que los demás predadores y más grandes en relación a su tamaño, y a *Conepatus*, que consumió presas significativamente menor que el resto del ensamble, el patrón desaparece. El tamaño de

las presas consumidas por los canidos, *Oncifelis* y *Galictis* fue similar y no estuvo por lo tanto correlacionado con el peso del cuerpo del predador ($R_s = 0.8$, $p > 0.05$). Para estas cuatro especies además, el patrón entre las diferencias del tamaño del cuerpo entre predadores adyacentes (Hutchinson 1959) se cumplió parcialmente (Simberloff y Boecklen 1981), ya que entre *Oncifelis* y *P. griseus* la diferencia en el tamaño del cuerpo fue menor que 2.0 (Whittaker 1975). Las morfologías tróficas de estos predadores podrían explicar diferencias relacionadas con el uso de los recursos (Ricklefs y Cox 1977, Maiorana 1978) y serán examinadas en Capítulos posteriores.

4.5.3. Separación ecológica de los carnívoros del sureste de Patagonia

Nuestros resultados sugieren que la dimensión trófica no es el factor más importante en la separación ecológica del ensamble de carnívoros de Santa Cruz. El patrón que surge de nuestro estudio no es suficiente para explicar la coexistencia entre los seis predadores, solamente *Puma* se separa del resto por consumir presas taxonómicamente diferentes y de tamaño significativamente mayor que el resto. El resto presenta superposición trófica estacional o anual como es el caso de *Oncifelis* y *Galictis*, y superposición en el tipo y tamaño medio de las presas consumidas. La separación ecológica entre estos seis predadores debería estar facilitada por otros aspectos de su ecología. La dimensión temporal del nicho ecológico no explicaría la segregación porque los seis predadores tienen hábitos crepusculares y nocturnos (Redford y Eisenberg 1992 y observaciones propias). El estudio de otra dimensión del nicho como la utilización del hábitat (Fedriani et al. 1999) y el de las diferentes estrategias de caza como explicación alternativa a la falta de correspondencia entre el tamaño de presa y el tamaño del predador (Rosenzweig 1966) podrían proveer información adicional para explicar la coexistencia de estos predadores.

Johnson y Franklin (1994), y Jiménez et al. (1996 b) han observado que *P. culpaeus* se distribuye en áreas donde encuentra suficientes recursos (liebre europea fundamentalmente) para cubrir sus altos requerimientos energéticos y excluye de ellas a *P. griseus*, determinando así la distribución de éste último (Creel et al. 2001). Un estudio realizado en Bosques Petrificados sugiere que a escala gruesa los dos zorros utilizan el hábitat en una forma similar (Zapata et al. en prensa, a), pero que existe

interferencia entre ambas especies y probablemente reparto de hábitat a escala fina (Travaini et al. 2001, Zapata et al. en prensa, a). En cuanto a la utilización del hábitat por *Galictis* y *Oncifelis*, sabemos que ambas especies utilizan las cuevas presentes en los cañadones como letrinas, pero difieren claramente en sus estrategias de caza. *Galictis*, por su diseño alargado característico de los *Mustelinae*, está capacitado para perseguir a sus presas dentro de sus madrigueras y túneles (King 1989, Zapata et al. 2000 y Capítulo anterior) mientras que la estrategia de *Oncifelis*, típica de los felinos, consiste en recorrer lentamente senderos y pistas buscando presas a las cuales da caza acercándose sigilosamente a hurtadillas o emboscándolas esperándolas al paso (Gómez de Oliveira 1994).

4.5.4. Estructura gremial del ensamble de carnívoros del NE de Santa Cruz

Los resultados obtenidos describen la estructura gremial del ensamble de carnívoros de Santa Cruz, identificada a partir de las diferencias y similitudes en el uso de los recursos tróficos que hacen las distintas especies, como ocurre con otros ensambles de carnívoros (Jaksic y Delibes 1987, Travaini 1995 y Travaini et al. 1996, 2000). Los cuatro gremios, claramente identificados sobre una base anual de uso de recursos, estuvieron integrados por 1, 1, 2 y 2 especies respectivamente.

La asignación de las distintas especies a sus correspondientes gremios tróficos fue diferente según el método de cuantificación de la dieta utilizado. Cuando la dieta fue expresada en porcentaje de peso seco se identificaron cuatro gremios tróficos, mientras que cuando fue expresada en frecuencia de ocurrencia se identificaron solamente tres. Fedriani y Travaini (2000) estudiaron la concordancia entre éstos dos métodos de cuantificación de la dieta y sus efectos en la asignación de predadores a su correspondiente gremio trófico y encontraron que la composición de los gremios se veía claramente afectada por el método utilizado. Ellos concluyeron que los métodos que tienen en cuenta la biomasa de las presas son más recomendables para estimar relaciones tróficas interespecíficas, sobre todo cuando el tamaño de las presas es muy variable. Tampoco hubo coincidencia para determinar el nivel de similitud que define los grupos en el dendrograma entre los dos métodos utilizados, uno objetivo con significación estadística que permitió identificar cuatro gremios y el otro subjetivo,

mediante el cual se identificaron tres gremios dentro del ensamble. Este es un punto importante, que resalta la importancia de comparar la estructura gremial determinada con modelos nulos (Wilson 1999, Blondel 2003).

En Santa Cruz, donde consideramos seis especies, se forman cuatro gremios bien delimitados. Dos gremios monoespecíficos "edentados-ungulados" y "roedores" están integrados por los felinos. Por un lado *Puma*, la especie de mayor tamaño del ensamble, que se caracteriza además por comer presas de tamaño significativamente mayor que el resto de los predadores, y por el otro *Oncifelis*, un especialista en el consumo de roedores (ver Capítulo anterior). El de "lagomorfos" estuvo integrado por *P. culpaeus* y *Galictis*, quienes convergieron en el consumo de liebre europea (*Lepus europaeus*) y de un caviomorfo, el cuis chico (*Microcavia australis*). Resulta interesante que *P. culpaeus*, una especie "generalista" (ver Capítulo anterior y referencias citadas allí) no forme parte del gremio de los "oportunistas". Sin embargo, esta situación se repite en la región central de Chile, en donde *P. culpaeus* fue asignado al gremio de los "especialistas" en el consumo de mamíferos por ser *Octodon degus*, un roedor caviomorfo, su presa más importante (Jaksic y Delibes 1987). En este caso, *O. degus* era el roedor más abundante en el área y era por lo tanto consumido de acuerdo a su disponibilidad (Jaksic y Delibes 1987). El gremio de los "oportunistas" estuvo integrado por *Conepatus* y *P. griseus*, cuyas dietas son muy variadas pero convergieron en el consumo de invertebrados, que fueron sus presas más abundantes. Sin embargo, como veremos más adelante, las especies con plasticidad trófica pueden cambiar de gremio dependiendo del momento específico en que su dieta fue estudiada.

4.5.5. Estructura gremial del ensamble sobre una base estacional de utilización de los recursos tróficos

En Santa Cruz la composición específica de los gremios varía estacionalmente, aunque la estructura gremial se mantiene durante todo el año. Las diferencias están relacionadas con los cambios en la alimentación de algunas de las especies y con el grado de sus solapamientos tróficos, lo que podría estar relacionado con variaciones en la disponibilidad de los recursos y con la capacidad oportunista de algunas especies para sacar provecho de recursos fluctuantes.

Según Erlinge et al. (1982), en ambientes con recursos fluctuantes se esperan cambios estacionales en las dietas de los predadores más omnívoros, con convergencia en los alimentos preferidos durante la época de máxima disponibilidad y divergencia fuera de ésta época. Estos ambientes variables, como los desiertos, tienen una marcada estacionalidad (Miles 1990, Polis 1991, Wiens 1991), que se traduce en una alternancia de épocas de escasez y de relativa abundancia de recursos. Por lo tanto, el desierto puede proporcionar diferentes oportunidades y restricciones a lo largo del ciclo anual, que se podrían reflejar en cambios de la distribución y abundancia de las especies. De este modo, los cambios en la utilización de los recursos por las distintas especies podrían producir modificaciones en la estructura gremial del ensamble.

Nuestra área de estudio, el noreste de Santa Cruz, tiene una marcada estacionalidad que se caracteriza por poseer una estación lluviosa y fría, con frecuentes heladas (otoño-invierno) y una seca y ventosa (primavera-verano) (ver área de estudio). Durante nuestro estudio, como era esperable, hemos podido observar un aumento de la vegetación durante la primavera después de las lluvias de invierno, acompañadas por el aumento en la abundancia de aves pequeñas, reptiles e invertebrados y por la presencia de frutos hacia finales del verano y el comienzo del otoño. Por lo tanto, es probable que estas diferencias estacionales se correspondan a períodos de relativa "escasez" y "abundancia" para los predadores que se alimenten de estas presas. Durante el período de "abundancia" de recursos se espera convergencia en la dieta de los predadores, y divergencia fuera de esa época, cuando los recursos son escasos (Wiens 1993). De este modo, se espera que el solapamiento de la dieta entre predadores sea máximo durante el período de "abundancia" y consecuentemente la competencia sea mínima. Por el contrario, durante el período de "escasez" se espera que el solapamiento de la dieta sea mínimo, la competencia sea máxima y se produzca especialización en la dieta de los predadores (Schoener 1982).

Esto podría explicar el cambio de *P. griseus*, una especie oportunista, del gremio "lagomorfos" durante el otoño-invierno, al gremio "oportunistas" durante la primavera-verano cuando aumenta la abundancia de invertebrados, solapando su dieta con *Conepatus*. Sin embargo, la convergencia de los cánidos y *Galictis* en el mismo gremio, "lagomorfos" durante el otoño-invierno es más difícil de explicar teniendo en

cuenta que no conocemos las abundancias y disponibilidades de los mamíferos presa durante los períodos estudiados. Sin embargo, como ocurre en otras áreas, podemos especular que hacia finales del otoño y el invierno disminuya la abundancia de roedores (Gouts et al. 1999, Salomone et al. 2000). Los especialistas como *Oncifelis* los siguen consumiendo en la misma proporción, porque se espera que los exploten de manera eficiente (Erlinge 1984), de ahí su permanencia en el gremio "roedores" durante todo el año. Sin embargo, no ocurre lo mismo con *Galictis*, quien durante la primavera-verano forma parte del gremio "roedores" y durante el otoño-invierno del gremio "lagomorfos". En esa estación la biomasa de lagomorfos consumida por *Galictis* fue mayor que la de roedores. Lo contrario ocurrió durante la primavera-verano, en la que los roedores fueron más abundantes en su dieta, aunque las diferencias no fueron significativas en ambos períodos (Zapata et al. en prensa, b). En otras áreas de Patagonia se ha observado que la liebre es una presa importante en la dieta de *Galictis* después de los roedores o el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), que es el otro lagomorfo introducido en Patagonia (Diuk-Wasser y Cassini 1998, Delibes et al. 2003). Si efectivamente hubo una disminución estacional en la abundancia de roedores disponibles para *Galictis* en nuestro estudio, el cambio de *Galictis* al gremio "lagomorfos" por el aumento en el consumo de éstas presas como alternativa quedaría explicado. Los "generalistas", como *P. culpaeus*, se verían favorecidos por la gran habilidad que tienen para hacer uso de presas alternativas como los frutos durante la primavera-verano (Erlinge 1984). Pero como el consumo de liebre es abundante durante todo el año *P. culpaeus* permanece en el gremio "lagomorfos" durante ambas estaciones. Además, ninguno de los otros carnívoros del ensamble consume frutos en una proporción suficiente para que su dieta se solape con la de *P. culpaeus*. Otros estudios han demostrado que *P. culpaeus* en Patagonia es selectivo en el consumo de liebre europea (Jhonson y Franklin 1994 a, Novaro et al. 2000). Incluso, en el noroeste de la Patagonia, *P. culpaeus* y *Puma* conforman un gremio promovido por el consumo de esta especie introducida (Travaini et al. 1996).

Jaksic et al. (1993) estudiaron los hábitos alimenticios y la estructura gremial de predadores vertebrados en un área semidesértica situada al norte de Santiago de Chile. En este sistema, las poblaciones de aves e invertebrados fueron más abundantes respondiendo al aumento de la vegetación durante el período reproductivo de los

predadores, y declinaron al final de ese período. De este modo, para los predadores que se alimentaron de éstas presas, los períodos reproductivos y no reproductivos correspondieron a “abundancia” y “escasez” de recursos respectivamente (Wiens 1993). Sin embargo, los roedores no presentaron cambios estacionales en su abundancia, pero sí los presentaron en los distintos años. Por lo tanto, para los predadores que se alimentaron de estas presas, los períodos de “abundancia” y “escasez” fueron expresados a una escala anual. Contrariamente a lo que se esperaba de acuerdo a la teoría clásica de la competencia y al modelo de Wiens (1977, 1989), ninguna de las especies estudiadas por Jaksic et al. (1993) mostró cambios en la dieta en respuesta a la disminución en la abundancia de roedores. La misma estructura gremial estuvo presente durante todo el año y ninguno de los predadores mostró cambios en la alimentación en respuesta a la disminución en la abundancia de las poblaciones de roedores. Por el contrario, el solapamiento de la dieta aumentó para la mayoría de los predadores durante el período de relativa “escasez”. Solamente uno de los predadores del ensamble, incluido en el gremio de los omnívoros, mostró respuestas estacionales a los patrones de abundancia y escasez. Para Jaksic et al. (1993), las causas que promovieron el patrón de agregación observado en su estudio podrían estar relacionadas con 1) la naturaleza de las presas que consumen los predadores, las cuales no se distribuyen en una escala continua de tamaño y requieren diferentes técnicas de forrajeo por parte de los predadores. La discrecionalidad de las presas impondría restricciones a los predadores para el cambio hacia otras presas, reforzando la estabilidad gremial y el solapamiento de nicho. 2) por la ausencia de verdaderos migradores, los cuales podrían responder de forma oportunista a la abundancia de presas durante el período de “abundancia” aumentando los miembros de los gremios y el solapamiento de nicho, como ocurre en otras áreas (Jaksic et al. 1991, Marti et al. 1993). Y 3) los recursos pueden no haber sido nunca limitantes, aunque la abundancia de mamíferos presa disminuyó durante el estudio, y las condiciones competitivas que pudieran haber producido cambios no se hubieran alcanzado.

Los cambios observados en la composición específica de los gremios del ensamble de Santa Cruz durante los dos períodos estudiados no responden al modelo “abundancia - escasez” teniendo en cuenta a los mamíferos presa. Si estos recursos fueran limitantes para los cánidos y *Galictis* durante el otoño-invierno, cuando la

productividad primaria es mínima, se esperaría divergencia en sus dietas y poco solapamiento en la dieta. Sin embargo, las tres especies conformaron un gremio bien definido durante ese período, lo que implica gran solapamiento de sus dietas. Como en el trabajo reportado por Jaksic et al. (1993), la explicación de este patrón podría relacionarse con la naturaleza de las presas disponibles para estos predadores. Como hemos visto en el capítulo anterior, el ensamble se caracteriza por el alto grado de solapamiento de las dietas (anual o estacional) de los predadores, condicionado por la baja diversidad de presas disponibles para sus miembros. Las presas disponibles para estos carnívoros no se distribuyen en una escala continua de tamaño, y los 3 predadores convergen en el tipo y en el tamaño medio de las presas consumidas. Dado que durante el otoño-invierno no existen otras alternativas (como frutos o invertebrados), las 3 especies se ven forzadas a aumentar el consumo de mamíferos solapando sus dietas.

En el ensamble de Santa Cruz las especies son residentes durante todo el año y no existen verdaderos migradores, por lo que la posibilidad de que aumenten los miembros de los gremios y el solapamiento de nicho durante el período de abundancia está descartada (Jaksic et al. 1991, Marti et al. 1993). Por último, la posibilidad de que los recursos (mamíferos presa) no hayan sido nunca limitantes durante el otoño-invierno y las que condiciones competitivas que pudieran haber producido cambios no se hubieran alcanzado (Jaksic et al. 1993, Jones y Barmuta 1998, Fedriani et al. 2000) resulta poco probable. La abundancia de liebre europea en el área de estudio disminuye considerablemente durante esta época (Travaini y Martínez-Peck comunicación personal) y sin embargo como ocurre en otras áreas de Patagonia, posibilita la formación de un gremio trófico (Travaini et al. 1996).

Creemos que la estructura gremial observada en el ensamble de Santa Cruz no responde a interacciones competitivas sino que se origina en respuesta a discontinuidades en el espectro de los recursos (Pianka 1980). Las especies convergen en la utilización de los únicos recursos que están disponibles, y las respuestas oportunistas individuales de algunas especies producen cambios estacionales en la composición de los gremios. Sin embargo, es muy probable que ocurran interacciones competitivas entre las especies que conforman un mismo gremio (Pianka 1980, Dayan y Simberloff 1991). De este modo, el hecho de que *P. griseus* y *Galictis* hayan sido las

especies con mayor solapamiento en la dieta con otras especies de carnívoros y que hayan estado formado gremios con otras especies durante todo el año, sugiere que *P. griseus* y *Galictis* sufrirían más los efectos de la competencia por explotación de los recursos que el resto de las especies.

Por otro lado, restos de *Galictis* fueron encontrados en las dietas de todos los predadores excepto en la dieta de *Conepatus* durante el otoño-invierno sugiriendo además que *Galictis* es la especie que sufre más los efectos directos de la predación. La predación interespecífica de carnívoros por otras especies de carnívoros que afecta a sus poblaciones, ha sido denominada predación intragremial (Polis et al. 1989). Este tipo de interacción puede tener efectos directos en la especie subordinada como muerte directa y como cambios en las densidades de las víctimas. Y por otro lado puede tener efectos indirectos sobre las poblaciones y la estructura de la comunidad que pueden ser más complejos que los efectos de la competencia por un lado o los de la predación por el otro (ver Palomares y Caro 1999). Estos efectos indirectos pueden ser cambios en el uso del espacio, segregación temporal, cambios comportamentales, o cambios en las poblaciones presa. Los efectos que la predación por otras especies de carnívoros puedan tener en la población de *Galictis* y en la estructura gremial del ensamble deberán ser examinados.

CAPÍTULO 5

IDENTIFICACIÓN DE MORFOGREMIOS ENTRE LOS CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ

5.1. INTRODUCCIÓN

El patrón en el uso de las presas por los predadores está asociado a varios factores que pueden interactuar. Por un lado, solamente aquellas presas que estén físicamente disponibles pueden ser comidas, por lo que sus densidades y abundancias relativas condicionan seriamente su disponibilidad. Por otro lado, sin embargo, solamente las presas que el predador es capaz de localizar, capturar, manipular y digerir serán incluidas en su dieta. De este modo, además del factor ambiental (que incluye a las presas, sus densidades y abundancias relativas, y sus habilidades para evitar la depredación) existe un factor condicionante intrínseco del predador, relacionado con sus capacidades sensoriales y locomotoras y con la morfología de su aparato de alimentación (aparato trófico) (Wainwright 1994). De este modo, la dieta puede estar moldeada por las limitaciones morfológicas del predador.

Otros factores pueden además afectar a los patrones de uso de recursos, pero siempre dentro de los límites impuestos por la presencia de la presa y la capacidad del predador. Entre éstos factores destacan la energía relativa involucrada en alimentarse de presas diferentes, las interacciones competitivas con otros individuos y otras especies, y la amenaza de depredación.

Una aproximación para poder entender la forma en que las especies se reparten los recursos se basa en la supuesta relación funcional entre la morfología de las

estructuras asociadas a la alimentación y ciertas características del recurso utilizado, como por ejemplo el tamaño (Wainwright 1994). Dicho de otro modo, las diferencias morfológicas entre las especies (moldeadas por la competencia como mecanismo de la selección natural) estarán asociadas a la selección de alimentos de distinto tamaño (López de Casenave 2001). La aproximación se fundamenta en la premisa de que las adaptaciones morfológicas de los organismos reflejan sus relaciones ecológicas (Van Valkenburgh 1995). Esta aproximación, denominada “ecomorfológica” (Van Valkenburgh 1988) ha sido utilizada por Hespeneide (1971, 1973); Karr y James (1975), Cody y Mooney (1978), Dayan et al. (1989, 1990), Dayan y Simberloff (1994), Wainwright (1994), Spencer (1995), Jones (1997), Siuro y Oliveira (2002), entre otros.

Según Ricklefs y Cox (1977) los análisis morfológicos presentan muchas ventajas para el estudio de las relaciones dentro de la comunidad, utilizando la morfología como un subrogado del patrón de utilización de recursos por las especies. Por un lado, se puede obtener fácilmente una variedad de medidas morfológicas a partir de especímenes de museos o registros publicados. Por otro lado, la morfología sería independiente de fluctuaciones ambientales a corto plazo, dado que reflejaría las fuerzas de selección a la que las especies fueron sometidas en el largo plazo. Tiene, por lo tanto, el potencial de permitir realizar comparaciones más amplias, ya sea entre hábitats, regiones o taxones (Ricklefs y Travis 1980).

Si existe reparto de recursos entre especies basado en una selección del tamaño o alguna otra característica de las presas, sería de esperar que el aparato trófico fuese el carácter que mejor la refleje. Resulta entonces importante establecer qué características específicas del aparato trófico están más asociadas con la alimentación.

Los tipos de alimentación y la morfología dental de los miembros del Orden Carnívora son muy variados. A diferencia de otros grupos, los carnívoros retuvieron una dentición versátil, con dientes diferentes adaptados para cortar carne, romper huesos, y triturar insectos y frutos. Esa versatilidad ha llevado a la evolución de patrones dentales divergentes dentro del Orden (y dietas asociadas a esos patrones), presumiblemente como resultado de la competencia por el alimento (Van Valkenburgh 1989). Según esta autora, los dientes de los carnívoros pueden agruparse en cuatro zonas con diferentes funciones. 1) los dientes anteriores, incisivos y caninos, además de ser usados con fines

intimidatorios son utilizados para matar a las presas y desmembrar carcasas; 2) los premolares, que tienen función perforadora en algunas especies, como los cánidos, y para fracturar en otras especies, como las hienas; 3) los dientes carnívoros, compuestos por el cuarto premolar superior y el primer molar inferior, son las herramientas cortantes primarias. El primer molar inferior tiene en general una doble función: la mitad anterior, el trigónido, actúa como una cuchilla y la mitad posterior (cuando está presente), el talónido, actúa como una trituradora; 4) por último los molares postcarnívoros (cuando presentes) tienen función de trituración (Ewer 1973, Van Valkenburgh, 1989).

Estudios previos han mostrado que la forma y tamaño de los dientes de los carnívoros reflejan de algún modo las proporciones de carne, huesos, invertebrados y vegetales que son capaces de consumir (Van Valkenburgh 1988, 1989, 1995, Van Valkenburgh y Wayne 1994, Biknevicius y Van Valkenburgh 1996). También son importantes las mandíbulas, que junto con los dientes que alojan y los músculos responsables de su oclusión constituyen el segundo componente más importante del aparato trófico de los carnívoros (Ewer 1973). La acción mandibular involucrada en el uso de los dientes es compleja. El cierre de las mandíbulas se lleva a cabo por la acción de 3 paquetes musculares, 2 de los cuales, el masetero y el temporal, se insertan en la superficie externa de la mandíbula. Las fibras musculares del masetero bajan desde el borde del zigoma para insertarse en la mandíbula. Sus fibras envuelven el proceso angular de la mandíbula y tienen un importante componente de empuje, ejerciendo una función de cierre de la misma (Ewer 1973). El músculo temporal se inserta en la superficie lateral de la caja craneana, y por medio de ligamentos por detrás del ojo. Sus fibras bajan para insertarse en el proceso coronoideo de la mandíbula ejerciendo una acción de empuje hacia arriba y hacia atrás de la misma (Ewer 1973). Las distancias entre el cóndilo mandibular y el punto de inserción del músculo masetero (proceso angular de la mandíbula) por un lado, y entre el cóndilo mandibular y el punto de inserción del músculo temporal (proceso coronoideo de la mandíbula) por el otro, fueron relacionados con los momentos de fuerza de éstos músculos (Ewer 1973, Radinsky 1981, 1985). Estas distancias han sido utilizadas para inferir la fuerza ejercida en la mordida y en la masticación de los carnívoros (Emerson y Radinsky 1980, Radinsky 1985, Kieser 1995) y los suidos (Siuro y Oliveira 2002).

Una vez seleccionadas aquellas características del aparato trófico de los carnívoros más asociadas con la alimentación, es posible construir un morfoespacio dental-mandibular/dietario (con las medidas que representen esas características), en el cual queden asignadas las posiciones relativas de cada especie (Van Valkenburgh 1989, Palmquist et al. 1999, Márquez y Fariña 2003). Se espera que las especies se agrupen en el morfoespacio de acuerdo con sus similitudes en la morfología del aparato trófico.

5.2. OBJETIVOS

En el presente capítulo utilizamos una aproximación ecomorfológica para examinar la diversidad trófica dentro del ensamble de carnívoros de Santa Cruz. La posición relativa que ocupe cada especie dentro del morfoespacio dental-mandibular/dietario resultante del análisis se utilizará para inferir el patrón de reparto de recursos tróficos entre las mismas (Ricklefs y Travis 1980, Wainwright 1994).

La especialización morfológica que puede acompañar al reparto de recursos en carnívoros ha sido sugerida en los estudios de Dayan et al. (1989, 1990, 1992), Dayan y Simberloff (1994), Márquez y Fariña (2003) y ha sido comprobada con datos de campo por Jones (1997).

5.3. MATERIALES Y MÉTODOS

5.3.1. Obtención de la muestra

Los cráneos utilizados para el estudio de la morfología trófica en el presente trabajo fueron en su mayoría recolectados en el campo, o provinieron de animales encontrados muertos (ver Capítulo 2). En éste último caso, para limpiar los cráneos de los restos de carne adheridos a los huesos hervimos cada cráneo en agua con bicarbonato de sodio durante al menos 4 horas. De esta forma se ablandan la carne y la grasa adheridas a los huesos y es posible quitarlas con la ayuda de pinzas. Los cráneos así limpios fueron luego sumergidos en una solución de agua y borato de sodio (bórax)

durante al menos 2 días. Luego se terminó de remover a mano los restos de carne que pudieron haber quedado y el cráneo limpio se dejó secar al aire. La muestra de cráneos incluyó solamente aquellos provenientes de ejemplares adultos. Para separar ejemplares adultos de juveniles tuvimos en cuenta el grado de fusión de las suturas craneales, la oclusión del foramen apical de los dientes caninos y el grado de desgaste de los dientes (Zapata et al. 1995, 1997 a y b).

Con el fin de incrementar la muestra de ejemplares para el estudio, visitamos las colecciones de los Museos de Ciencias Naturales de La Plata y de Buenos Aires. En la colección del Museo de La Plata no encontramos ningún carnívoro para nuestra muestra. En el Museo de Buenos Aires encontramos 7 carnívoros adecuados para nuestro estudio. Intentamos incluir solamente a aquellos ejemplares adultos que estuvieran sanos, con la dentición completa, y que provinieran de alguna provincia patagónica. Sin embargo no todos los cráneos estaban completos. Dado que los métodos multivariados morfométricos requieren matrices de datos completas (todos los caracteres deben estar presentes para todos los individuos), existen dos soluciones posibles. La primera es omitir a los ejemplares incompletos. Sin embargo, en nuestro caso, la muestra de algunas de las especies de predadores es muy pequeña, por lo que descartamos esta solución. La segunda consiste en estimar los valores de los datos faltantes a partir de los datos existentes (Little y Rubin 1976). Para este fin utilizamos el método de componentes principales (PC method, Jolliffe 1982, Krzanowski 1988) descrito en Strauss et al. (2003).

Cabe aclarar que inicialmente pretendimos utilizar en nuestro estudio solamente aquellos ejemplares provenientes del NE de Santa Cruz. Según Van Valkenburgh y Wayne (1994), para estudiar patrones ecomorfológicos a una escala local (como es nuestro caso) sería inapropiado incluir ejemplares de otras áreas, debido a la variabilidad espacial de las muestras. Sin embargo, a pesar de esta recomendación y con el fin de incrementar la muestra, incluimos a aquellos ejemplares provenientes de las áreas esteparias de las provincias de Neuquén y Chubut que encontramos en la colección del Museo Bernardino Rivadavia de Buenos Aires. Finalmente la muestra consistió en 33 cráneos de zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*), 18 de zorro gris (*P. griseus*), 7 de puma (*Puma concolor*), 6 de gato de pajonal (*Oncifelis colocolo*), 7 de hurón menor

(*Galictis cuja*) y 13 de zorrino patagónico (*Conepatus humboldtti*). La identificación de los ejemplares provenientes del Museo Bernardino Rivadavia de Buenos Aires, así como los recolectados para este estudio en Santa Cruz, figuran en el Apéndice 5.1.

Debido a que desconocíamos el sexo de la mayoría de los ejemplares, y a que el tamaño de la muestra es pequeño, no discriminamos entre sexos en nuestro estudio morfológico.

5.3.2. Medidas e índices seleccionados

Las 6 especies de carnívoros fueron comparadas en términos de la similitud de su morfología dental y mandibular basada en 16 medidas relacionadas con la forma y tamaño de los dientes y las mandíbulas (Tabla 1). Estas medidas fueron tomadas con calibre digital, con una precisión de 0.01mm (Apéndice 5.2). Las mismas fueron seleccionadas de aquellas que figuran en los trabajos de Ewer (1973), Emerson y Radinsky (1980), Radinsky (1981, 1985), Van Valkenburgh (1989, 1995), Van Valkenburgh y Koepfli (1993), Van Valkenburgh y Wayne (1994) y Biknevicius y Van Valkenburgh (1996). Las medidas fueron luego combinadas para la construcción de índices dentales y mandibulares (Tabla 2), que permiten cuantificar la forma de los dientes en relación al tamaño del cráneo, la forma de los dientes, la proporción de los dientes o estructuras dentales relacionadas con la función de trituración en oposición a la función cortante de los mismos y distintos aspectos de la forma de la mandíbula (relacionados con el momento de fuerza de los músculos asociados a la fuerza ejercida en la mordida y en la masticación). En particular, la relación entre la dieta de los carnívoros y los caracteres medidos ha sido establecida por esos autores.

Tabla 1. Descripción de las medidas dentales y mandibulares. Las medidas y su descripción fueron tomadas de los trabajos de Radinsky (1981), Van Valkenburgh (1989) y Van Valkenburgh y Kopfli (1993).

- 1) LTC: longitud total del cráneo, medida como la distancia entre el borde anterior del premaxilar y el cóndilo occipital

Medidas dentales

- 2) TRI: longitud de la zona cortante del primer del primer molar inferior (trigónido)
- 3) TAP: longitud máxima antero-posterior del talónido del primer molar inferior (zona de trituración)
- 4) TML: longitud máxima medio-lateral (ancho) del talónido del primer molar inferior
- 5) M1IL: longitud máxima antero-posterior del primer molar inferior
- 6) M2IL: longitud máxima antero-posterior del segundo molar inferior
- 7) M2IA: longitud máxima medio-lateral del segundo molar inferior
- 8) P4SAP: longitud máxima antero-posterior del premolar superior 4.
- 9) M1SL: longitud máxima medio-lateral del primer molar superior.
- 10) M1SA: longitud máxima antero-posterior del primer molar superior.
- 11) CSLM: longitud máxima del canino superior
- 12) CSAP: longitud máxima antero-posterior del canino superior.
- 13) CSML: longitud máxima medio-lateral del canino superior.

Medidas mandibulares

- 14) LD: longitud del dentario, medida como la distancia entre el margen posterior del cóndilo mandibular y el margen anterior del primer incisivo.
- 15) MM: longitud del proceso angular de la mandíbula, medida como la distancia desde el punto medio del cóndilo mandibular al borde ventral del ángulo mandibular.
- 16) MT: longitud del proceso coronoideo de la mandíbula, medida como la distancia desde el punto medio del cóndilo mandibular al ápex del proceso coronoideo de la rama ascendente.

Tabla 2. Descripción de los índices dentales y mandibulares calculados a partir de las medidas descritas en el Apéndice 1. Tanto los índices como su descripción fueron tomados de los trabajos de Radinsky (1981), Van Valkenburgh (1989) y Van Valkenburgh y Kopfli (1993).

-TRC: tamaño relativo del área de corte del primer molar inferior (carnicero): medido como la longitud del trigónido dividido por la longitud máxima antero-posterior del primer molar inferior (TRI/M1L)

-ARTI: área relativa de trituración de los molares inferiores: medida como la raíz cuadrada de la suma de las áreas del talónido del primer molar inferior y del segundo molar inferior dividido por el largo del trigónido del primer molar inferior. El área de los dientes se estima como el producto del ancho máximo y largo máximo del talónido y del molar 2 respectivamente $((TAP \times TLM) + (M2L \times M2A))^{1/2} / TRI$.

-ARTS: área relativa de trituración de los molares superiores: medido como la raíz cuadrada del área del molar 1 superior dividido por la longitud máxima antero-posterior del cuarto premolar superior (carnicero). El área del molar 1 se estima como su ancho máximo por su largo máximo. $(MS1L \times MS1A)^{1/2} / P4SAP$.

-TAC: tamaño del área de corte (trigónido) del primer molar inferior relativo a la longitud del dentario. Medido como la longitud antero-posterior del trigónido dividido por la longitud del dentario. (TRI/ LD).

-VMT: estimador del momento de fuerza del músculo temporal medido como la longitud del proceso coronoideo de la mandíbula dividido por la longitud del dentario (MT/LD).

-VMM: estimador del momento de fuerza del músculo masetero medido como la longitud del proceso angular de la mandíbula dividido por la longitud del dentario (MM/LD).

-TC: tamaño relativo del canino superior, medido como la raíz cuadrada del área basal del canino superior estimada como longitud máxima antero-posterior del canino superior multiplicada por longitud máxima medio-lateral del canino superior $(CSAP \times CSML)^{1/2}$

-LCA: longitud del canino superior relativo a la longitud del cráneo, medido como la longitud máxima del canino superior dividido por la longitud total del cráneo (CSLM/LTC).

5.3.3. Método de análisis de los datos: descripción multivariada del espacio morfológico

Los índices dentales y mandibulares de las 6 especies de carnívoros fueron calculados a partir de las medidas transformadas a logaritmo decimal. Las transformaciones logarítmicas tienden a producir distribuciones multivariadas normales de las especies en el morfoespacio (Ricklefs y Travis 1980, Ricklefs y Miles 1994). Van Valkenburgh (1988, 1989), Van Valkenburgh y Koepfli (1993) y Van Valkenburgh y Wayne (1994) demostraron que la utilización de índices morfológicos (como los que utilizamos en este estudio) en contraposición a la utilización de las medidas, proveían una descripción más directa de la forma de las estructuras tróficas.

Los valores de los índices fueron utilizados para realizar gráficos tridimensionales (morfoespacios) en los cuales se puede observar la diversidad potencial de la dieta de las seis especies de predadores, utilizando tres de los índices como ejes del morfoespacio. En todos los casos se eligió LCA y otros dos índices como ejes del morfoespacio. LCA está directamente correlacionado con el peso de los carnívoros, ajustando de esta forma el efecto del tamaño.

5.4. RESULTADOS

5.4.1. Descripción de las características específicas del aparato trófico asociadas con la alimentación

En la Tabla 3 figuran los valores promedio y las desviaciones estándar de las variables morfológicas (índices dentales y mandibulares) calculados para las 6 especies

de carnívoros de este estudio. Solamente 2 de éstos índices estuvieron directamente correlacionados con el peso del predador (Tabla 4). Estos índices están relacionados con el tamaño y forma del canino superior y con la longitud relativa del canino superior en relación a la longitud del cráneo (TC y LCA, Tabla 2).

Los índices relacionados con la función cortante de los molares carnívoros (TRC y TAC, Tabla 2) de los predadores alcanzaron, como era de esperar, los mayores valores para los félidos. Sus molares carnívoros están especializados para esta función, estando formados solamente por el trigónido y careciendo de talónido (estructura del molar cuya forma se relaciona con la trituración de los alimentos). Los menores valores fueron alcanzados por *P. griseus* y *Conepatus* (Tabla 3), cuyos molares carnívoros tienen talónidos muy desarrollados. *P. culpaeus* y *Galictis* presentaron el mismo valor para el tamaño del área de corte de los molares inferiores, y no existieron diferencias significativas para estas dos especies (Tabla 3). Sin embargo, *Galictis* mostró un tamaño mayor de área de corte de los molares carnívoros cuando esta medida se relacionó con la longitud del dentario (TAC) aunque las diferencias no fueron significativas. Los valores de ambos índices fueron significativamente mayores para *P. culpaeus* comparado con *P. griseus* (Tabla 3).

Por el contrario, los índices relacionados con la función de trituración de los molares inferiores y superiores (ARTI y ARTS, Tabla 2), alcanzaron los mayores valores para *P. griseus* y *Conepatus* y los menores para los félidos y *Galictis* (Tabla 3). Las áreas de trituración tanto de los molares superiores como inferiores fueron mayores para *P. griseus* comparado con *P. culpaeus* (Tabla 3), lo que indica que los molares del primer zorro están más adaptados para triturar los alimentos (menor índice de carnivoría).

Como hemos mencionado más arriba, los índices relacionados con el tamaño y la longitud de los dientes caninos (TC y LCA, Tabla 2) estuvieron directamente correlacionados con el tamaño del predador (Tabla 4). Para el tamaño del canino, *P. griseus* y *Galictis* no mostraron diferencias significativas (TC, Tabla 3). En cuanto a la longitud relativa de los caninos (LCA) las diferencias fueron significativas entre todos los predadores.

Finalmente, de los dos índices relacionados con el momento de fuerza de los músculos utilizados para la oclusión de las mandíbulas (VMT y VMM, Tabla 2), hemos observado que *Conepatus* tiene un gran desarrollo del músculo masetero, por lo que el valor de VMM para este zorrino es más alto que para *Galictis* (Tabla 3). Las diferencias para éste índice no son significativas entre *Conepatus* y *Oncifelis*, *Conepatus* y *P. griseus*, a pesar del pequeño tamaño del primero, ni entre *Oncifelis* y *P. griseus* y el primero con *P. culpaeus*. Por otro lado, el estimador del momento de fuerza del músculo temporal (VMT) alcanzó los valores más altos para *Puma* y *Galictis* y los más bajos para los cánidos, aunque las diferencias en los valores de VMT no fueron significativas entre *P. culpaeus*, *Oncifelis* y *Conepatus* ni entre *Oncifelis* y *Galictis*, *Galictis* y *Conepatus*; ni *Galictis* y *Puma* (Tabla 3).

Tabla 3. Valores medios \pm desviación estándar de las variables morfológicas (índices dentales y mandibulares) calculados a partir de las medidas tomadas a los cráneos de las 6 especies de carnívoros estudiadas. Para los nombres de las variables ver la Tabla 2. El superíndice indica que la media no difiere en forma significativa a un nivel de 0.05 (prueba de la t, verificado mediante el ajuste secuencial de Bonferroni). 1, *P. concolor*; 2, *P. culpaeus*, 3, *O. Colocolo*; 4, *P. griseus*; 5, *G. Cuja*; 6, *C. humboldtii*.

Especie	TRC	ARTI	ARTS	TAC	VMT	VMM	TC	LCA
<i>Puma concolor</i>	1.00 \pm 0.000	-	0.53 \pm 0.028	0.59 \pm 0.011	0.77 \pm 0.010 ⁵	0.70 \pm 0.012	1.10 \pm 0.065	0.64 \pm 0.069
<i>Pseudalopex culpaeus</i>	0.87 \pm 0.016 ⁵	1.13 \pm 0.028	0.88 \pm 0.014	0.47 \pm 0.016 ⁵	0.72 \pm 0.011 ⁶³	0.64 \pm 0.010 ³	0.84 \pm 0.026	0.59 \pm 0.014
<i>Oncifelis colocolo</i>	1.00 \pm 0.000	-	0.39 \pm 0.055	0.52 \pm 0.006 ⁵	0.73 \pm 0.014	0.62 \pm 0.014	0.67 \pm 0.047	0.55 \pm 0.009
<i>Pseudalopex griseus</i>	0.84 \pm 0.008 ⁵	1.15 \pm 0.018	0.92 \pm 0.016	0.42 \pm 0.019	0.69 \pm 0.008	0.60 \pm 0.014 ⁶³	0.60 \pm 0.036 ⁵	0.52 \pm 0.013
<i>Galictis cuja</i>	0.87 \pm 0.022	0.81 \pm 0.019	0.73 \pm 0.015	0.51 \pm 0.011	0.75 \pm 0.021	0.54 \pm 0.023	0.62 \pm 0.043	0.53 \pm 0.017
<i>Conepatus humboldtii</i>	0.71 \pm 0.042	1.34 \pm 0.064	1.09 \pm 0.034	0.40 \pm 0.020	0.73 \pm 0.017 ³⁵	0.61 \pm 0.014 ³	0.53 \pm 0.031	0.47 \pm 0.049

Tabla 4. Relación entre los valores medios de los índices dentales y mandibulares y el peso del cuerpo (tamaño) de las 6 especies de carnívoros estudiados estimada por medio de una correlación por rangos de Spearman (r_s). ns: no significativo. * significativo al 95% verificado mediante el ajuste secuencial de Bonferroni. Los nombres de los índices figuran en el Apéndice 2.

índice	r_s	p	significación
TRC	0.84	0.03	ns
ARTI	-0.66	0.14	ns
ARTS	-0.60	0.20	ns
TAC	0.71	0.11	ns
TC	0.94	0.004	*
LCA	1.00	0.000	*
VMM	0.82	0.04	ns
VMT	0.25	0.62	ns

5.4.2. Descripción del espacio morfológico multivariado mediante el uso de gráficos tridimensionales: identificación de morfogremios dentro del ensamble de carnívoros de Santa Cruz

En la Figura 1 se observa la posición que ocupa cada una de las 6 especies en el morfoespacio derivado del uso de 3 índices morfológicos como ejes: LCA (longitud relativa del canino), ARTS (área relativa de trituración de los molares superiores) y TAC (tamaño del área de corte de los molares carnívoros con respecto a la longitud de la mandíbula). Los félidos se separan del resto de las especies por sus adaptaciones dentarias a una dieta carnívora, esto es, presentan el mayor tamaño del área de corte de sus molares carnívoros y la menor área de trituración de sus molares superiores respecto de las otras especies. En el lado opuesto del morfoespacio se encuentra *Conepatus* cuyos molares presentan una gran área de trituración, estando adaptados para machacar

alimentos resistentes, como frutos e insectos. De este modo, se puede observar un gradiente de carnivoría-omnivoría- insectivoría/herbivoría, quedando los cánidos y *Galictis* en el centro del morfoespacio. Entre estas 3 especies, no existen diferencias significativas en los promedios de las áreas de corte de sus molares carníceros, sin embargo *Galictis* presenta un área mayor. Sí existieron diferencias significativas en las áreas de trituración de los molares, siendo mayores en *P. griseus* y menores en *Galictis*, indicando que ésta última es la más carnívora de las 3 especies. Dentro del morfoespacio *Puma* y *P. culpaeus* se destacan además por tener caninos más desarrollados, dado que los valores más altos de LCA corresponden a estas dos especies.

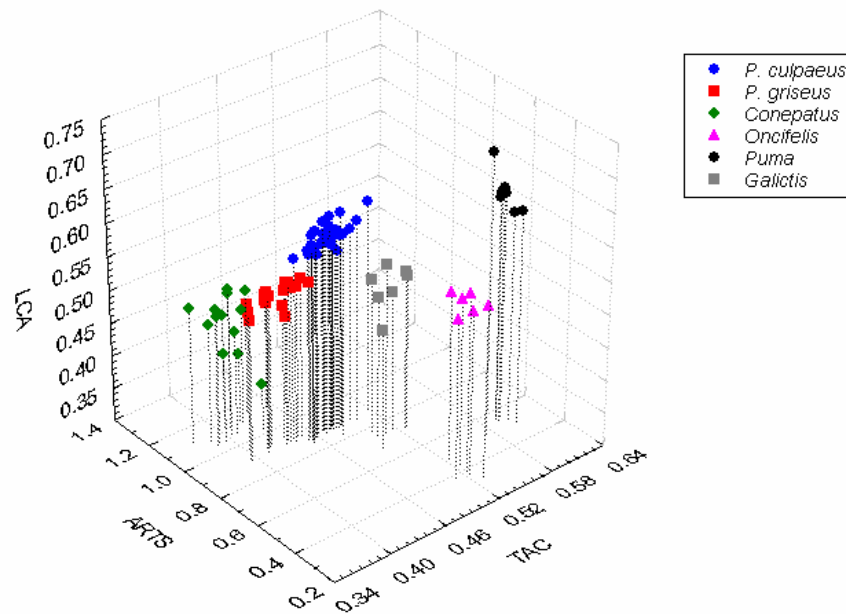


Figura 1. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, ARTS y TACC) donde se ubican las seis especies de carnívoros de Santa Cruz. Para los nombres de los índices ver el texto.

En la Figura 2 se observa la posición que ocupa cada una de las 6 especies en el morfoespacio derivado del uso de los índices anteriores, pero reemplazando TAC por

TRC (tamaño relativo del área de corte del molar carnicero respecto a su longitud total). El patrón es similar al anterior, los felinos ocupan un extremo del morfoespacio (mayor tamaño del área de corte en contraposición de menor tamaño del área de trituración de los molares) y *Conepatus* el extremo opuesto. Nuevamente los cánidos y *Galictis* se encuentran en el centro del morfoespacio no existiendo diferencias significativas en el tamaño relativo del área de corte de sus molares.

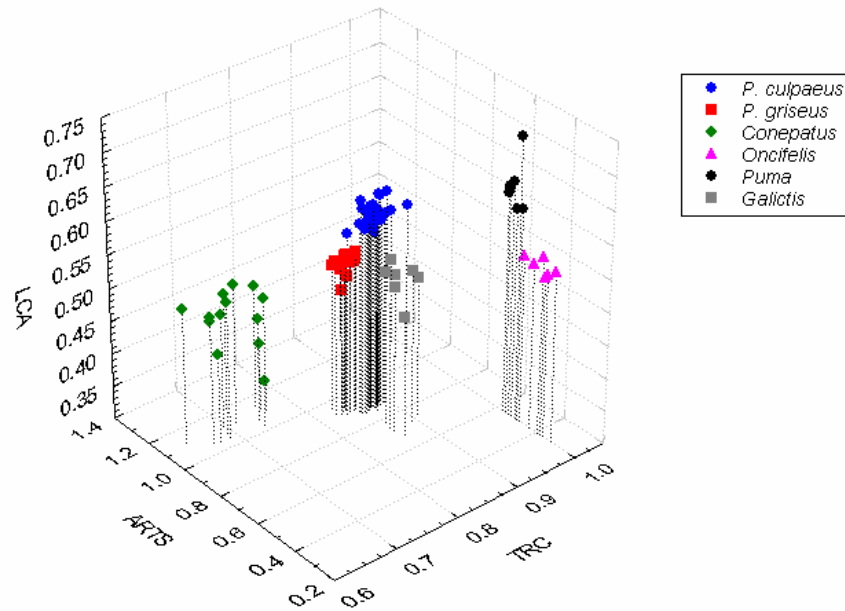


Figura 2. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, TRC y ARTS) donde se ubican los seis carnívoros de Santa Cruz. Para los nombres de los índices ver el texto.

Cuando se excluye a los félidos del morfoespacio (Figura 3), *Galictis* se separa claramente de las otras 3 especies, mientras que existe algo de superposición entre *Conepatus* y *P. griseus*. Este patrón es más evidente en el morfoespacio creado a partir del reemplazo de ARTS por ARTI (área de trituración de los molares inferiores, Figura 4) en uno de los ejes del morfoespacio. De este modo, *Conepatus* y *P. griseus* se superponen por tener un gran desarrollo de las áreas de trituración de sus molares post-carniceros, aunque ésta es mayor en *Conepatus*. Esta condición se asocia a las especies que se alimentan de vegetales y/o insectos. *Galictis* y *P. culpaeus* ocupan cada uno

posiciones independientes, sin embargo este último sigue estando en el centro del morfoespacio, siendo por lo tanto más omnívoro que *Galictis*.

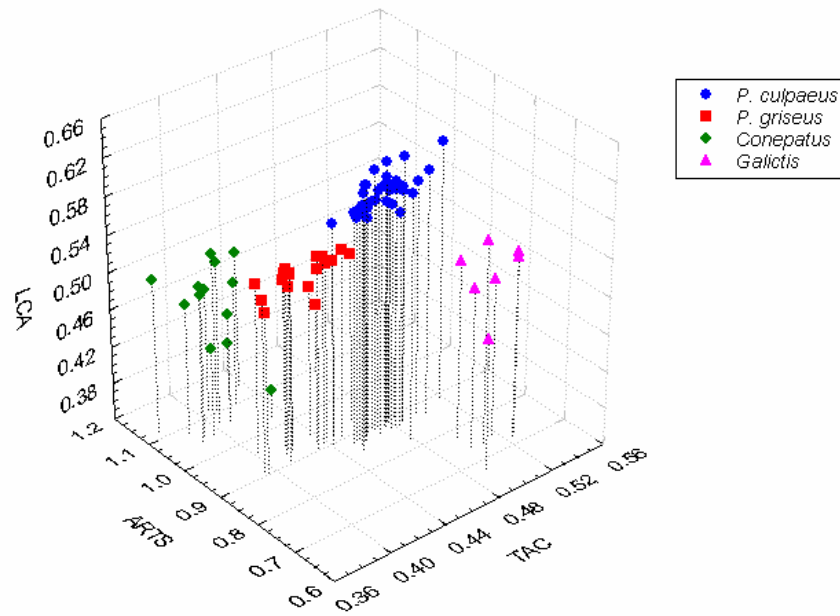


Figura 3. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (TAC, LCA y ARTS) donde se ubican los seis carnívoros de Santa Cruz. Para los nombres de los índices ver el texto.

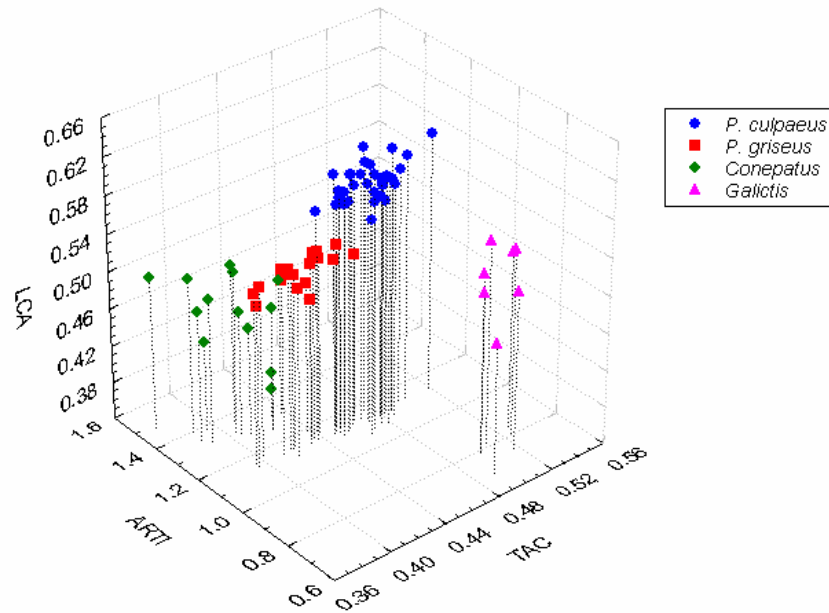


Figura 4. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (ARTI, TAC y LCA) donde se ubican los seis carnívoros de Santa Cruz. Para los nombres de los índices ver el texto.

El estimador del momento de fuerza del músculo temporal en relación al tamaño del área de corte de los molares carnívoros (Figura 5), sitúa a *P. griseus* y a *Conepatus* en un extremo del morfoespacio, escasamente superpuestos. *Galictis*, *Oncifelis* y *P. culpaeus* en el centro y a *Puma* solo, separado del resto.

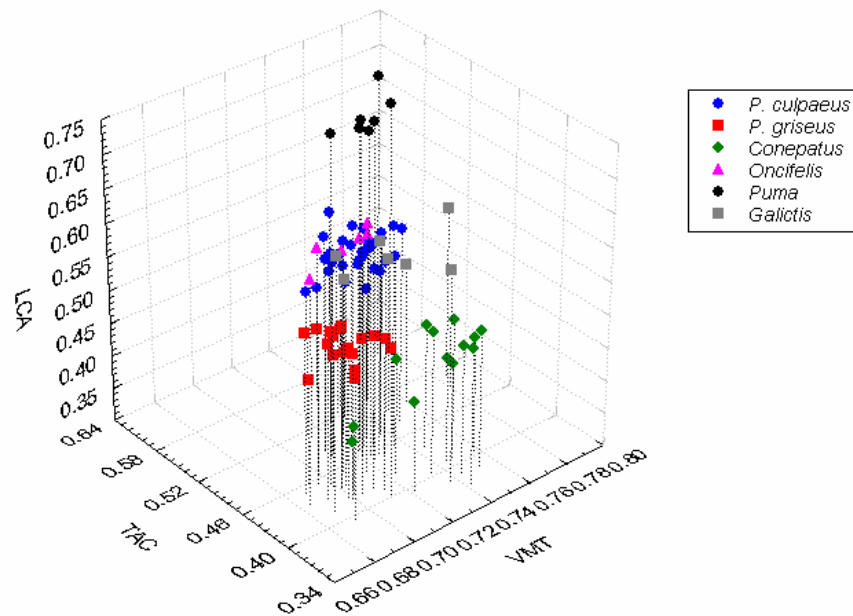


Figura 5. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, VMT y TAC) donde se ubican los seis carnívoros de Santa Cruz. Para los nombres de los índices ver el texto.

Por último, el estimador momento de fuerza del músculo masetero (VMM) en relación al tamaño del área de corte de los molares carnívoros (Figura 6), separa a *Puma* y a *Galictis* por una lado, y a dos grupos con escasa superposición por el otro: 1 formado por *Oncifelis* y *P. culpaeus* y otro por *P. griseus* y *Conepatus*.

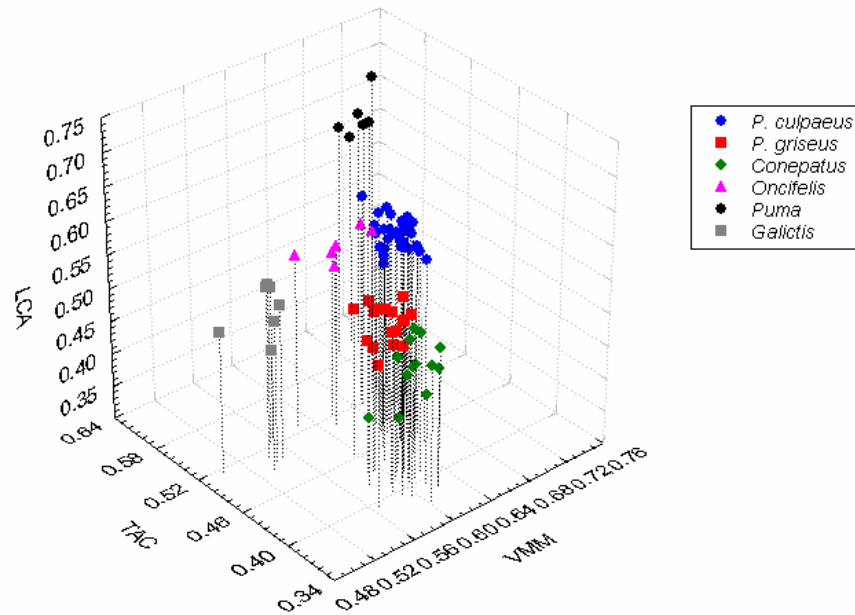


Figura 6. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (TAC, LCA y VMM) donde se ubican los seis carnívoros de Santa Cruz. Para los nombres de los índices ver el texto.

5.5.DISCUSIÓN

Los índices utilizados en este estudio permitieron describir y comparar las características específicas asociadas a los aparatos tróficos de las 6 especies de carnívoros. Las especies consideradas son significativamente diferentes en sus diseños o en el tamaño relativo de algunas de sus estructuras asociadas a la alimentación.

Los carnívoros del ensamble de Santa Cruz se agrupan en el espacio morfológico según un gradiente carnivoría-omnivoría-insectivoría/herbivoría, sobre la base de las adaptaciones de los molares carniceros y post-carniceros para uno u otro tipo de dieta y por el tamaño relativo de sus dientes caninos (Greaves 1983, Van Valkenburgh 1989, 1995, Biknevicius y Van vlakenburgh 1996).

En un extremo del morfoespacio se encuentran los félidos, *Puma* y *Oncifelis*, especies estrictamente carnívoras. Sus adaptaciones dentales y craneales responden al patrón general de la Familia, que incluye a los miembros del Orden denominados “hipercarnívoros” (Ewer 1973). Los molares carniceros (M_1) de los félidos carecen de estructuras trituradoras y sus molares están adaptados exclusivamente para la función cortante. No poseen molares postcarnívoros inferiores y los superiores se encuentran muy poco desarrollados. Ambas especies poseen caninos bien desarrollados, al igual que los músculos mandibulares que ejercen su máxima fuerza durante la mordida. La musculatura temporal de los félidos tiene mayor masa y es mecánicamente superior a la de otros miembros del Orden, como por ejemplo los cánidos. La combinación de dentario corto y músculos masticatorios mecánicamente superiores de los félidos resulta en el aumento de la fuerza en la mordida con los dientes anteriores (Biknevicius y Van Valkenburgh 1996). Claramente, *Puma* se encuentra solo en un extremo del morfoespacio porque además es el carnívoro de mayor tamaño del ensamble. Otros estudios han demostrado que los grandes felinos como el puma son capaces de matar presas mayores que su propio tamaño (Gomez de Oliveira 1994) y tienden a segregarse más por el tipo de presas que consume que aquellos carnívoros que se alimentan de presas más pequeñas (Shoener 1974).

En el centro del morfoespacio se encuentran los cánidos y *Galictis*, aunque no existe superposición entre las 3 especies. *Galictis* posee más adaptaciones a una dieta carnívora que los cánidos (Ewer 1973, King, 1989, Van Valkenburgh 1989). Nuestras observaciones de su morfología dental, mandibular y craneal son concordantes con las descripciones generales de las especies del género *Mustela*. Como los miembros de éste género, *Galictis cuja* posee un gran desarrollo de los dientes caninos y de la parte anterior del primer molar inferior (M_1), la cuchilla cortante o trigónido. Ambas son adaptaciones dentales para matar a las presas y cortar carne. Por el contrario, el desarrollo de la parte posterior del M_1 (el talónido) y los molares postcarnívoros con función de trituración están poco desarrollados. El cráneo de *Galictis* es alargado, bajo y prolongado hacia la parte posterior de la articulación glenoidea. La musculatura craneal y mandibular está reorganizada resultando en un gran desarrollo de la parte posterior del músculo temporal, el cual es más eficiente a medida que progresa la mordida ejerciendo su fuerza máxima cuando los carniceros están actuando, y en una reducción del

músculo masetero (Ewer 1973, Zapata et al. 2000). Además, en *Galictis*, los procesos anterior y posterior de la articulación glenoidea están tan desarrollados que resulta imposible separar las mandíbulas del cráneo. Esta condición indica que *Galictis* tiene una mordida particularmente potente, que ha sido relacionada con una mayor eficiencia en el cierre de las mandíbulas en aquellos mustélidos que se alimentan de presas más grandes que ellos (Ewer 1973, Biknevičius y Van Valkenburgh 1996). Por su morfología, se espera que *Galictis* esté especializado en una dieta carnívora y que pueda llegar a consumir presas de tamaño mayor que su propio cuerpo.

Dayan et al. (1989, 1990) y Dayan y Simberloff (1994) han establecido la existencia de una correlación entre el tamaño del canino de los félidos y los mustélidos (estimado como la longitud anteroposterior medida en el área basal de los caninos) y el tamaño de las presas que son capaces de tomar. Los mustélidos y los félidos pequeños, como *Oncifelis*, matan a sus presas con sus caninos, mordiendo sus cuellos de tal forma que dislocan las vértebras de las presas (Leyhausen 1965, citado en Ewer 1973). Este comportamiento sugiere la hipótesis de que para cada especie los caninos deberían estar adaptados a un tamaño vertebral particular (Dayan et al. 1989, Dayan y Simberloff 1994). Las longitudes relativas de los caninos de *Galictis* y *Oncifelis* son similares, sin embargo, el tamaño de los caninos de *Oncifelis* es relativamente mayor (estimado como el área basal de los mismos). De acuerdo a la hipótesis mencionada anteriormente, este félido estaría capacitado para consumir presas de mayor tamaño que *Galictis*, por lo que se esperaría que ambas especies se segreguen por el tamaño de las presas consumidas. Por el contrario, las adaptaciones morfológicas de *Galictis* para comer presas de mayor tamaño que sí mismo sugieren que podría existir superposición trófica entre estas especies.

Los cánidos del ensamble, probablemente las especies filogenéticamente más cercanas entre sí de este estudio (Wayne et al. 1989), muestran diferencias morfológicas importantes, a pesar de que las similitudes en el diseño de sus aparatos tróficos los identifican como omnívoros. *P. culpaeus* posee caninos relativamente más desarrollados, una mordida más potente (estimada por el mayor momento de fuerza de los músculos de oclusión de las misma) y mayor área de corte de los molares carniceros que *P. griseus*. Este último posee mayor área relativa de trituración de sus molares.

Tales características, asociadas al mayor tamaño del cuerpo de *P. culpaeus*, indican que este zorro está mejor capacitado para capturar y consumir presas de mayor tamaño que *P. griseus*. Como ocurre con otras especies de cánidos simpátridos que mostraron diferencias en el tamaño de sus molares carnívoros, las diferencias podrían haber sido el resultado de una selección hacia presas de mayor tamaño en *P. culpaeus* (Dayan et al. 1992).

En el otro extremo del morfoespacio se encuentra *Conepatus*. Sus molares carnívoros están adaptados a la trituración de alimentos duros, con talónidos muy desarrollados y planos, al igual que los molares postcarnívoros. La región cortante de los M_1 se encuentra reducida, y es la menor de todas las especies del ensamble. El gran desarrollo del músculo masetero, que ejerce su mayor fuerza en la oclusión mandibular, en combinación con la gran superficie de trituración de los molares, sugieren que *Conepatus* tiene capacidad de consumir alimentos duros como vegetales y caparazones de artrópodos. *Conepatus* y *P. griseus* se superponen en el morfoespacio por la capacidad trituradora de sus molares, por lo que se espera que se superpongan tróficamente, a pesar de la diferencia en el tamaño en su tamaño corporal.

Nuestro estudio permitió agrupar a las especies en cuatro morfogremios:

1) formado por *Puma*, quien se segrega del resto de los carnívoros del ensamble por su alto grado de especialización dental y mandibular y su gran tamaño corporal.

2) formado por *Galictis* y *Oncifelis*, quienes poseen un patrón dental especializado hacia el consumo de carne. El hecho de que *Galictis* esté capacitado para consumir presas de mayor tamaño que su propio cuerpo sugiere que podría superponerse tróficamente con *Oncifelis*.

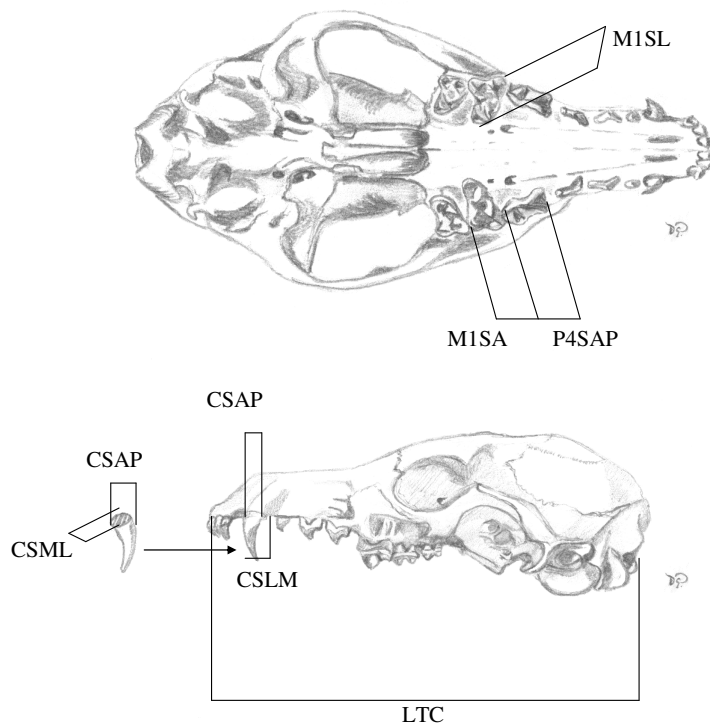
3) formado por *P. culpaeus*. Los cánidos poseen un patrón dental generalizado, pero *P. culpaeus*, de tamaño significativamente mayor que *P. griseus*, presenta más adaptaciones para la carnivoría.

4) formado por *P. griseus* y *Conepatus*. El patrón dental especializado para el consumo de invertebrados o frutos de *Conepatus* sugiere segregación trófica del resto y superposición trófica con *P. griseus*.

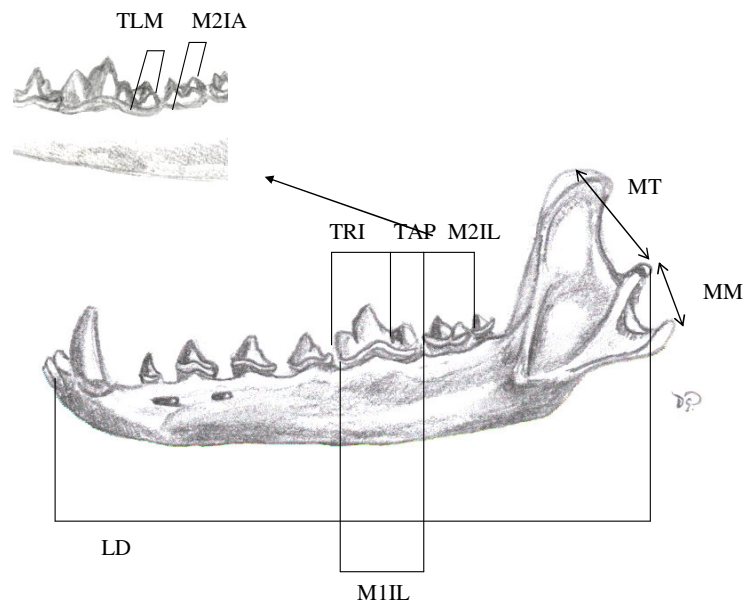
Apéndice 5.1. Lista de ejemplares provenientes de la Colección de Mamíferos del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia y de los ejemplares recolectados para este estudio en Santa Cruz, identificados con el prefijo CIPD. M = macho, H = hembra, D = sexo desconocido

Especie	Identificación	Sexo	Especie	Identificación	Sexo
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 1	M	<i>Puma concolor</i>	CIPD 38	D
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 2	H	<i>Puma concolor</i>	CIPD 39	D
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 3	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 40	H
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 4	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 41	H
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 5	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 42	H
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 6	H	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 43	H
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 7	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 44	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 8	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 43	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 9	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 46	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 10	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 47	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 11	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 48	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 12	M	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 49	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 13	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 50	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 14	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 51	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 15	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 52	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 16	H	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 53	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 17	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 54	M
<i>Pseudalopex griseus</i>	CIPD 18	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 55	M
<i>Conepatus humboldtii</i>	MCN 2874	H	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 56	M
<i>Conepatus humboldtii</i>	MCN 2872	M	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 57	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	MCN 2873	H	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 58	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 19	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 59	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 20	M	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 60	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 21	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 61	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 22	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 62	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 23	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 63	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 24	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 64	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 25	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 65	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 26	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 66	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 27	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 67	D
<i>Conepatus humboldtii</i>	CIPD 28	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 68	D
<i>Oncifelis colocolo</i>	CIPD 29	H	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 69	D
<i>Oncifelis colocolo</i>	CIPD 30	D	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 70	D
<i>Oncifelis colocolo</i>	CIPD 31	M	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 71	D
<i>Oncifelis colocolo</i>	CIPD 32	H	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	CIPD 72	D
<i>Oncifelis colocolo</i>	CIPD 33	M	<i>Galictis cuja</i>	MCN 16520	M
<i>Oncifelis colocolo</i>	CIPD 34	H	<i>Galictis cuja</i>	MCN 13939	F
<i>Puma concolor</i>	MCN 13939	H	<i>Galictis cuja</i>	CIPD 73	M
<i>Puma concolor</i>	MCN 20629	M	<i>Galictis cuja</i>	CIPD 74	D
<i>Puma concolor</i>	CIPD 35	H	<i>Galictis cuja</i>	CIPD 75	D
<i>Puma concolor</i>	CIPD 36	D	<i>Galictis cuja</i>	CIPD 76	M
<i>Puma concolor</i>	CIPD 37	D	<i>Galictis cuja</i>	CIPD 77	D

Apéndice 5.2. Dibujo de un cráneos y mandíbula de zorro donde se muestran las medidas craneales y mandibulares, respectivamente, que se tomaron para este estudio. Los índices basados en estas mediadas figuran en el texto.



Apéndice 5.2. Continuación.



PARTE 3

RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA: IDENTIFICACIÓN DE GREMIOS TRÓFICOS Y MORFOGREMIOS

CAPITULO 6

RELACIONES TRÓFICAS DEL ENSAMBLE DE CARNÍVOROS DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA E IDENTIFICACIÓN DE GREMIOS TRÓFICOS

6.1. INTRODUCCION

Los carnívoros de Doñana son muy conocidos. Sus hábitos alimenticios han sido estudiados con mucho detalle y han sido documentados a través del tiempo por numerosas publicaciones de sus dietas individuales (Delibes 1980, Rau 1987, Beltrán y Delibes, 1991, Aldama 1993, Palomares 1993, Palomares y Delibes 1991 a y b, Martín et al. 1995, Fedriani 1996, Revilla y Palomares 2002). También las interacciones tróficas entre las distintas especies (Fedriani 1997) incluyendo la identificación de gremios tróficos han sido evaluadas en Doñana por Jaksic y Delibes (1987), Travaini (1995) y Fedriani et al. (1999, 2000).

De las cinco especies que consideramos para este estudio, el lince ibérico (*Lynx pardina*) y la gineta (*Genetta genetta*) fueron descritos como especialistas en la elección de sus presas, depredando sobre conejos (*Oryctolagus cuniculus*) y micromamíferos respectivamente (Delibes 1980, Palomares y Delibes 1991 a y b, Palomares et al. 2001). Los otros predadores, el tejón europeo (*Meles meles*), el zorro colorado europeo (*Vulpes vulpes*) y el meloncillo (*Herpestes ichneumon*) fueron descritos como especies generalistas, depredando facultativamente sobre conejos cuando éstos se encontraban en altas densidades (Rau 1987, Palomares y Delibes 1991 a y b, Palomares 1993, Martín et al. 1995). El conejo es una presa clave para la comunidad de predadores ibéricos (Delibes e Hiraldo 1981, Jaksic y Soriguer 1981), formando parte de la dieta de 40 predadores vertebrados en Doñana, incluyendo a la mayoría de los carnívoros terrestres que existen en el Parque (Soriguer y Rogers 1981).

En 1988 apareció en España una enfermedad vírica de extrema gravedad que atacó a la población de conejos silvestres, la fiebre hemorrágica vírica (RHD) y cinco años más tarde se había esparcido por todo el país. En Marzo de 1990 esta enfermedad llegó a Doñana, causando la muerte del 55% de los conejos adultos en dos meses (Villafuerte et al. 1995). De allí en adelante, las irrupciones de la enfermedad ocurrieron en forma anual desde el invierno hasta la primavera, aunque la mortalidad de conejos fue menor que durante la primera irrupción. Como consecuencia de la enfermedad, las poblaciones de conejos disminuyeron drásticamente y no se han podido recuperar, permaneciendo alrededor de un tercio de las densidades anteriores a la enfermedad (Villafuerte et al. 1995).

Esta disminución en la población de conejos afectó la dieta de los predadores de distinta manera, pero como regla general, hubo una reducción en el consumo de conejos por parte de las distintas especies (Ferrerías et al, sometido).

Algunas otras variables afectaron además a las dietas y las densidades de los predadores de Doñana en los últimos años. La más importante fue probablemente la introducción en 1973 del cangrejo americano (*Procambarus clarkii*), el cual se esparció a través de los cursos de aguas continentales en el Sur de la Península Ibérica, constituyendo una presa nueva para muchos predadores vertebrados (Delibes y Adrián 1987, Correia 2001).

6.2. OBJETIVOS.

En este capítulo analizamos las características tróficas (composición de la dieta, amplitud de nicho trófico, superposición en la dieta) de los carnívoros del PN de Doñana en dos períodos: uno previo y otro posterior a la aparición de la fiebre hemorrágica vírica. Posteriormente evaluamos la separación del ensamble de carnívoros en la dimensión trófica del nicho ecológico, incluyendo la identificación de gremios tróficos dentro del ensamble. Ponemos especial énfasis en el dinámica temporal de la estructura gremial de la comunidad (antes y después de la aparición de la RHD).

6.3. MATERIALES Y MÉTODOS

La información acerca de la dieta de los carnívoros antes de la llegada de la RHD fue tomada de estudios llevados a cabo en Doñana entre 1973 y 1986, mucho tiempo antes del gran cambio demográfico en la población de conejos del Parque (Delibes 1980, Rau 1987, Palomares y Delibes 1991 a y b, Martín et al. 1995).

En los años posteriores a la aparición de la RHD se han desarrollado en Doñana Programas de seguimiento de las poblaciones de carnívoros con el fin de detectar posibles respuestas numéricas y/o funcionales a corto plazo debidas a la reducción en el número de conejos. Como parte de ese Programa, durante 1990 y 1992, se recolectaron excrementos de los carnívoros en la Reserva del Parque Nacional para poder evaluar las posibles variaciones en sus dietas antes y después de la aparición de la RHD. Las dietas de las cinco especies de carnívoros luego de la aparición de la RHD fueron evaluadas a partir del análisis de esos excrementos.

Los excrementos fueron buscados mensualmente en el matorral y en el ecotono entre matorral y la marisma (“vera”). La identificación de los excrementos se basó en el tamaño y la forma de los mismos y en el patrón particular de deposición. La identificación de las presas presentes en los excrementos se realizó en base a colecciones de referencia y los resultados fueron expresados en porcentaje de biomasa consumida, luego de la aplicación de factores de transformación. Para estas etapas del trabajo se siguió el procedimiento descrito en el Capítulo 3. Todos los excrementos fueron analizados por la autora en las instalaciones de la Estación Biológica de Doñana y de la Reserva del Parque Nacional de Doñana. En total se analizaron 153 excrementos de linco, 141 de tejón, 172 de zorro colorado europeo, 104 de meloncillo y 170 de gineteta.

Las distintas presas presentes en los excrementos fueron agrupadas en 12 categorías generales que permitieron compararlas con las que figuraban en los trabajos anteriores a la aparición de la RDH. De este modo los mamíferos fueron agrupados 4 categorías: “ungulados” (que incluye al gamo *Dama dama*), “micromamíferos”, “conejo” y “carroña.” Las aves y sus huevos en 3 categorías: “medianas”, que incluyen a la perdiz roja (*Alectoris rufa*) al ánade real (*Anas platyrhynchos*) y el ánsar común

(*Anser anser*); “pequeñas” que incluyen a las passeriformes y “huevos de aves”. Los saurios, ofidios y quelonios se agruparon en “reptiles”. Los anfibios constituyeron un grupo solo. En cuanto a los invertebrados se identificaron 2 categorías: crustáceos e insectos. Por último los alimentos de origen vegetal se denominaron “frutos”.

Los estimadores cuantitativos de la dieta: diversidad trófica y solapamiento trófico entre pares de predadores, se calcularon según lo descrito en el Capítulo 4.

Para analizar la importancia relativa de las distintas presas para los distintos predadores utilizamos un análisis de correspondencia (CA) Manly (1994 y ver Capítulo 4). Las presas que fueron utilizadas en el análisis fueron: *Oryctolagus cuniculus* (LAG), *Dama dama* (UNG), micromamíferos (MCM), carroña (CAR), aves medianas (AVM), aves pequeñas (AVP), huevos de aves (HUE), reptiles (REP), anfibios (ANF), insectos (INS), crustáceos (CRU) y alimentos de origen vegetal (FRU).

El resto de los análisis estadísticos se realizaron mediante pruebas no paramétricas. Para ver si existía asociación entre la amplitud de nicho trófico (B) de cada predador y su correspondiente tamaño de muestra y entre B y el solapamiento promedio de cada predador se utilizó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (R_s). Para ver si existían diferencias entre dos o más muestras independientes (B de cada predador;) se utilizó la prueba de la mediana de Mann-Whitney (U) (Siegel y Castellán 1995).

Para identificar gremios tróficos dentro del ensamble de predadores utilizamos las dos matrices de solapamiento trófico (antes y después de la parición de la RHD). Estas matrices se obtuvieron a partir de las dietas individuales de cada predador, expresadas en porcentaje de biomasa consumida de cada ítem presa, y calculando el índice de solapamiento de Pianka (1973) para cada par de predadores. Cada una de las dos matrices denominadas "matrices de similitud" fue sometida a un Análisis de Agrupamiento para clasificar objetivamente a las especies de acuerdo a sus similitudes y diferencias tróficas. Para esto se siguió el mismo procedimiento descrito en el Capítulo 4. Para determinar el nivel de similitud que define los grupos en el dendrograma, es decir, los gremios, se tuvo en cuenta un criterio objetivo, que permite la identificación

de gremios con significación estadística. El mismo, que fue desarrollado por Strauss (1982) y modificado por Jaksic y Medel (1990), ya ha sido descrito en el Capítulo 4.

6.4. RESULTADOS

6.4.1. Composición de la dieta de los carnívoros de Doñana antes y después del colapso en la población de conejos

En la Tabla 1 se describen las dietas de las cinco especies de carnívoros estudiados antes de la aparición de la RHD. Los mamíferos constituyen las presas más importantes de *Lynx*, *Meles* y *Genetta*. Dentro de éstos, el conejo alcanzó los valores más altos en porcentaje de biomasa en las dietas de *Lynx* y *Meles*, y fue poco consumido por *Genetta*. Los mamíferos más abundantes en la dieta de *Genetta* fueron los micromamíferos (Tabla 1). Los invertebrados fueron también importantes en la dieta de *Meles* y las aves pequeñas en la de *Genetta*. Para estas 3 especies los valores del índice de diversidad trófica fueron los más bajos (Tabla 1). Las dietas de *Herpestes* y de *Vulpes* fueron muy diversas alcanzando los mayores valores del índice de diversidad trófica (B, Tabla 1). Los mamíferos (y dentro de éstos el conejo, los micromamíferos y la carroña) fueron abundantes en la dieta de *Herpestes*. También fueron importantes los reptiles y las aves pequeñas. *Vulpes* fue la especie que consumió menor biomasa de mamíferos, aunque dentro de éstos el conejo fue la presa más abundante. También fueron muy abundantes en su dieta los invertebrados y los frutos (Tabla 1).

Tabla 1. Dieta y diversidad trófica (B, estimada con el índice de Levins) de los carnívoros del Parque Nacional de Doñana. La dieta está expresada en porcentaje de biomasa consumida y corresponde a un período anterior a la aparición de la fiebre hemorrágica vírica (RHD, ver texto). En negrita se indican los grandes grupos taxonómicos y el conejo.

Item	Lynx	Vulpes	Meles	Herpestes	n Genetta
Mamíferos	90.9	23.6	68.6	50.5	78.4
Ungulados	5.4				
Micromamíferos	0.8	1.3	1.0	18.4	71.8
Conejo	84.7	20.2	67.6	14.3	6.6
Carroña		2.1		17.8	
Aves	9.1	2.2	0.8	16.7	11.6
Aves medianas	9.1				
Aves pequeñas		2.2	0.8	16.7	11.6
Huevos				1.8	0.3
Reptiles			3.0	19.4	2.8
Anfibios			7.6	6.2	1.9
Invertebrados		52.6	18.6	5.4	1.5
Insectos		52.6	18.6	3.7	1.4
Crustáceos				1.7	0.1
Frutos		21.6	1.4		3.4
Diversidad trófica (B)	1.37	2.73	1.82	6.35	1.74

Nota: datos tomados de Delibes 1980, Rau 1987, Palomares y Delibes 1991 a y b, Martín et al. 1995

El análisis de correspondencia en el que los dos primeros ejes de variación representaron un 75.3% de la varianza total mostró que *Vulpes* se separó del resto como consumidor frecuente de insectos y frutos. *Meles* y *Lynx* formaron un grupo por consumir conejos y en el caso de *Lynx* también ungulados. Los *Herpestes* y *Genetta* formaron otro grupo aunque no superpuestos, *Genetta* consumió fundamentalmente

micromamíferos mientras que la carroña y los reptiles fueron importantes en la dieta de *Herpestes* (Figura 1).

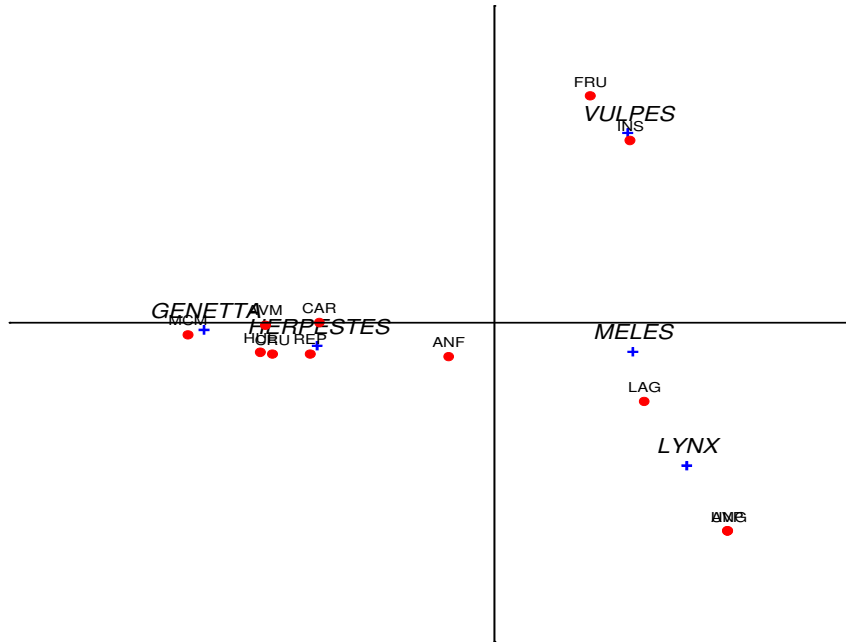


Figura 1. Variación en la composición de las presas (puntos) (datos expresados en porcentaje de biomasa consumida) entre los carnívoros de Doñana (cruces) previo a la aparición de la RI. El primer eje explica el 44.85% de la variación total y el segundo eje el 30.45% (variación total 75.3%). Para las abreviaturas de las presas ver métodos.

En la Tabla 2 se presentan los resultados obtenidos del análisis de los excrementos de las cinco especies de carnívoros de Doñana, después de la aparición de la RHD. Los mamíferos siguieron siendo las presas más abundantes en la dieta de *Lynx* y *Genetta*, aportando el conejo y los micromamíferos respectivamente la mayor cantidad de biomasa en sus dietas. Para estas dos especies no existieron diferencias

significativas en la composición ni en la biomasa consumida de las distintas presas antes y después de la aparición de la RHD ($\chi^2 = 5.36$, $df = 2$, $p = 0.06$; $\chi^2 = 4.74$, $df = 4$, $p = 0.31$ para *Lynx* y *Genetta* respectivamente. Sin embargo, no se encontraron restos de reptiles y anfibios en los excrementos de *Genetta* en el segundo período estudiado (Tabla 2). Las dietas de estas 2 especies fueron las menos diversas, alcanzando por lo tanto los valores más bajos del índice de diversidad trófica, como en el periodo anterior (Tabla 2). *Vulpes* y *Herpestes* se alimentaron fundamentalmente de mamíferos, los cuales representaron un 54 y 73% de la biomasa total consumida respectivamente. Estas dos especies consumieron conejo y carroña de manera similar, sin embargo el porcentaje de micromamíferos fue mayor en la dieta de *Herpestes*. Las aves y los frutos fueron también importantes en la dieta de *Vulpes*, mientras que los anfibios y los invertebrados lo fueron en la de *Herpestes* (Tabla 2). Los invertebrados fueron muy abundantes en la dieta de *Meles*, constituyendo aproximadamente el 50% de la biomasa consumida. Le siguieron en porcentaje de biomasa consumida los mamíferos, conejo y micromamíferos, y los frutos (Tabla 2).

Las dietas de *Vulpes*, *Meles* y *Herpestes* difirieron en forma significativa antes y después del colapso en la población de conejos luego de la aparición de la RHD ($\chi^2 = 546.7$, $df = 4$, $p < 0.001$; $\chi^2 = 155.83$, $df = 4$, $p < 0.001$; $\chi^2 = 68.12$, $df = 5$, $p < 0.001$, para *Vulpes*, *Meles* y *Herpestes* respectivamente). El aumento en el índice de diversidad trófica de *Vulpes*, y *Meles* no se debió tanto al aumento en el tipo de presas consumidas sino a la mayor equitatividad de sus dietas. Antes de la RHD los invertebrados representaron más del 50% de la biomasa consumida por *Vulpes*, mientras que en el período siguiente a la aparición de la RHD ningún ítem representó más del 25%. En cuanto a *Meles*, la disminución en el consumo de conejos fue la más pronunciada entre todos los predadores, pasando del 68% al 21% de biomasa consumida antes y después de la RHD.

Tabla 2. Dieta y diversidad trófica (B, estimada con el índice de Levins) de los carnívoros del Parque Nacional de Doñana. La dieta está expresada en porcentaje de biomasa consumida y corresponde a un período posterior a la aparición de la fiebre hemorrágica vírica (ver texto). En negrita se indican los grandes grupos taxonómicos y el conejo.

Item	Lynx	Vulpes	Meles	Herpestes	Genetta
Mamíferos	83.9	54	34.5	72.8	71.9
Ungulados	7.8				
Micromamíferos	1.4	3.5	13.7	23.5	62.4
Conejo	74.7	12.4	20.8	12.3	9.5
Carroña		38.1		37.0	
Aves	16.1	24.8	4.0	8.8	11.5
Aves medianas	16.1				
Aves pequeñas		24.8	4.0	8.8	11.5
Huevos					
Reptiles		0.7	0.5	1.8	
Anfibios				5.7	
Invertebrados		4.7	49.3	11.1	9.2
Insectos		4.7	44.8	10.3	7.0
Crustáceos			4.5	0.8	2.2
Frutos		15.9	11.7		7.1
Diversidad trófica (B)	1.68	3.24	3.69	5.35	2.72

El análisis de correspondencia en el que los dos primeros ejes de variación representaron un 69.20% de la varianza total mostró que *Lynx* se separó del resto como consumidor frecuente de conejos y aves de tamaño mediano como la perdiz roja (*Alectoris rufa*), el ánade real (*Anas platyrhynchos*) y el ánsar común (*Anser anser*). *Meles* y *Genetta* formaron otro grupo por consumir insectos y crustáceos el primero y micromamíferos y la segunda especie. El tercer grupo estuvo formado por *Vulpes* y

Herpestes, quienes consumieron fundamentalmente carroña, aves pequeñas y reptiles (Figura 2).

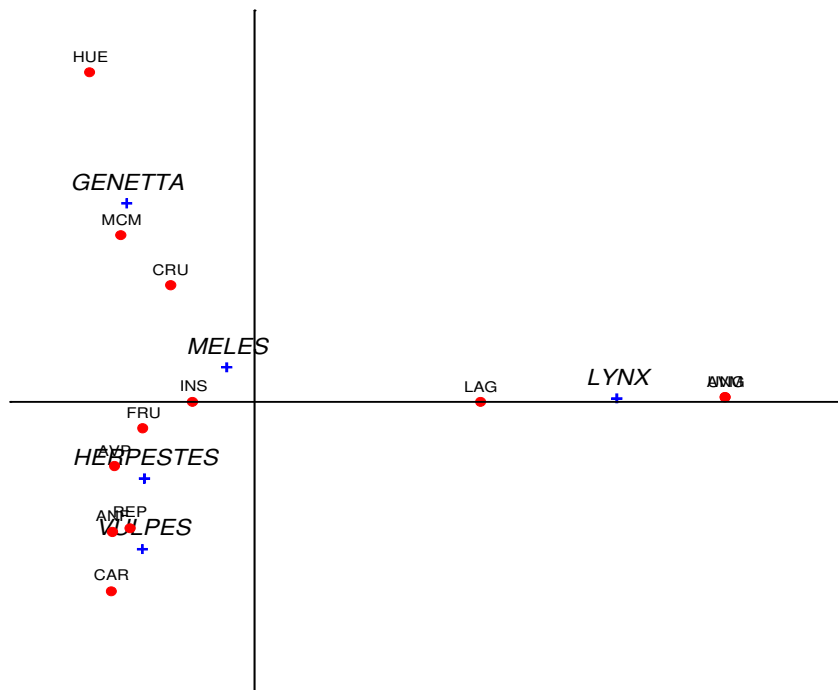


Figura 2. Variación en la composición de las presas (puntos) (datos expresados en porcentaje de biomasa consumida) entre los carnívoros de Doñana (cruces) después de la aparición de la RHD. El primer eje explica el 44.85% de la variación total y el segundo eje el 30.45% (variación total: 75.3%). Para las abreviaturas de las presas ver métodos.

6.4.2. Amplitud de nicho trófico y solapamiento de la dieta entre predadores

Las amplitudes de nicho trófico antes (Tabla 1) y después (Tabla 2) del colapso en la población de conejos no estuvieron correlacionadas con los tamaños de las muestras

($R_s = -0.6$, $p = 0.28$; $R_s = -0.4$, $p = 0.60$ respectivamente).

La matriz de solapamiento de nicho trófico entre las cinco especies de carnívoros de Doñana permitió hacer 10 combinaciones posibles (Tabla 4). El solapamiento medio de la dieta fue bajo para cada especie contra todas las demás, excepto para *Meles* y *Herpestes* cuyos valores fueron del 50% antes y después de la aparición de la RHD respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Solapamiento de nicho trófico (Pianka 1973) entre los carnívoros de Doñana antes (a la izquierda de las x) y después (a la derecha de las x) de la aparición de la RHD. Media \pm desviación estándar del solapamiento de nicho para cada especie. Los superíndices 1 y 2 representan antes y después de la aparición de la RHD. En negrita los valores de superposición mayores del 60%.

	<i>Lynx</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Meles</i>	<i>Herpestes</i>	<i>Genetta</i>	media \pm DE ¹	media \pm DE ²
<i>Lynx</i>	X	0.24	0.38	0.26	0.16	0.43 \pm 0.36	0.26 \pm 0.09
<i>Vulpes</i>	0.33	X	0.30	0.79	0.23	0.34 \pm 0.14	0.39 \pm 0.27
<i>Meles</i>	0.95	0.55	X	0.42	0.35	0.50 \pm 0.34	0.36 \pm 0.05
<i>Herpestes</i>	0.36	0.24	0.42	X	0.54	0.40 \pm 0.14	0.50 \pm 0.22
<i>Genetta</i>	0.09	0.24	0.11	0.58	X	0.22 \pm 0.24	0.32 \pm 0.16

Durante el período previo a la RHD no existió una correlación entre la diversidad trófica de cada predador y el solapamiento promedio de cada predador ($R_s = -0.2$, $p = 0.80$), por lo que las especies con mayor amplitud de nicho trófico (*Vulpes* y *Herpestes*) no presentaron mayor solapamiento con los otros predadores. Sin embargo, entre pares de especies existió un gran solapamiento entre las dietas de *Meles* y *Lynx*, con un valor del 95% de superposición trófica (Tabla 3). Esta superposición se debió al alto consumo de conejos por las dos especies. También *Herpestes* y *Genetta*, las especies más pequeñas del ensamble, tuvieron un alto valor de superposición trófica

(58%). Amas especies consumieron el mismo tipo de presas pero en diferente proporción (Tabla 2). En el otro período, luego de la aparición de la RHD existió una correlación positiva entre la diversidad trófica de cada predador y su solapamiento promedio con las otras especies ($R_s = 0.9$, $p = 0.05$), por lo que aquellas especies con mayor amplitud de nicho trófico tuvieron mayor solapamiento con los otros predadores. Sin embargo, entre pares de especies, la superposición en la dieta fue alta solamente entre *Herpestes* y *Vulpes* (Tabla 3).

6.4.3. Estructura gremial del ensamble de carnívoros

En la Figura 3 se representa el dendrograma obtenido en el Análisis de Agrupamiento, donde se muestran las relaciones entre las cinco especies de carnívoros en función de su similitud trófica en un período previo a la aparición de la RHD. El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética ($r = 94$) indicó que la representación de dichas relaciones en el espacio del dendrograma tuvo una mínima distorsión con respecto a la estructura de la matriz de similitud original (matriz de solapamiento). Esta última se obtuvo de las dietas individuales de cada predador expresadas en porcentaje de biomasa consumida de cada ítem presa presente en los excrementos.

El 95% de los pseudovalores obtenidos del remuestreo de la matriz de dietas original fue alcanzado a un nivel de similitud del 70 %. Por lo tanto, cualquier valor de similitud por encima del 70 % pudo considerarse significativo ($p < 0.05$). De este modo se identificaron 4 gremios con significación estadística (Figura 3). Cada uno de los gremios fue considerado como tal por la similitud en el uso de los recursos tróficos que hacen las especies que los conforman. La denominación de cada gremio respondió al tipo de presa o presas dominantes a la cual convergieron los miembros de cada grupo:

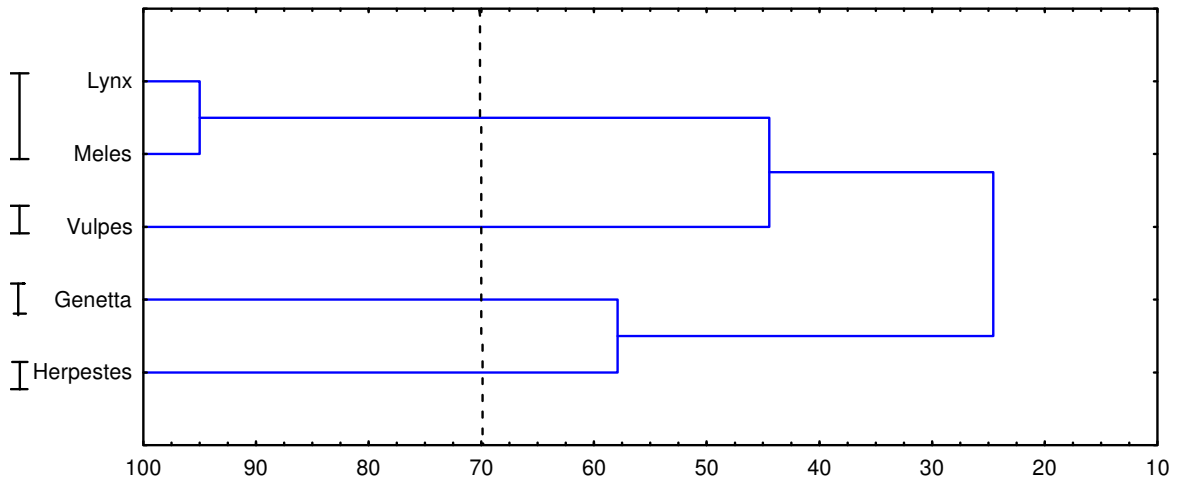


Figura 3. Estructura gremial del ensamble de carnívoros de Doñana antes de la aparición de la fiebre hemorrágica vírica. La línea discontinua en el 70% de similitud indica la existencia de cuatro gremios (encerrados en corchetes) con significación estadística ($p < 0.05$).

Gremio I. Este estuvo constituido por dos especies: *Lynx* y *Meles*. Estas especies se caracterizaron por consumir lagomorfos (conejos). Por lo tanto hemos denominado a este gremio como el de "consumidores de lagomorfos".

Los gremios II, III y IV fueron monoespecíficos (constituidos por cada una de las otras tres especies). El gremio II estuvo constituido por *Vulpes*, una especie generalista. Los mamíferos fueron importantes en su dieta, sin embargo, la proporción de insectos y frutos en su dieta fue más alta por lo que denominaremos a este gremio como el de "consumidores de invertebrados y frutos". El tercer gremio estuvo constituido por *Genetta*, cuya dieta se basó en el consumo de micromamíferos, por lo que hemos denominado a este gremio como el de "consumidores de micromamíferos". El último gremio estuvo constituido por *Herpestes* cuya dieta fue la más variada y, si bien consumió micromamíferos y conejos, denominaremos a este gremio como el de las

“consumidores de aves, reptiles y carroña” por el alto porcentaje de estas presas en su dieta.

Durante el período siguiente a la aparición de la RHD, los mismos gremios se mantuvieron, variando en algunos casos sus composiciones específicas (Figura 4). El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética ($r = 96$) obtenido en este caso indicó que la representación de dichas relaciones en el espacio del dendrograma tuvo una mínima distorsión con respecto a la estructura de la matriz de similitud original. El valor de similitud obtenido del remuestreo de la matriz de dietas original para considerar gremios con significación estadística fue del 65% (Figura 4). *Lynx* y *Genetta* siguieron fieles a su asignación y constituyeron gremios monoespecíficos. *Vulpes* en este período consumió una gran proporción de aves y carroña, y se cambió al gremio “aves/reptiles/carroña”, junto a *Herpestes*, quien permaneció en el mismo gremio durante los dos períodos. *Meles* se cambió al gremio “invertebrados/frutos”, el cual había estado formado por *Vulpes* en el período anterior.

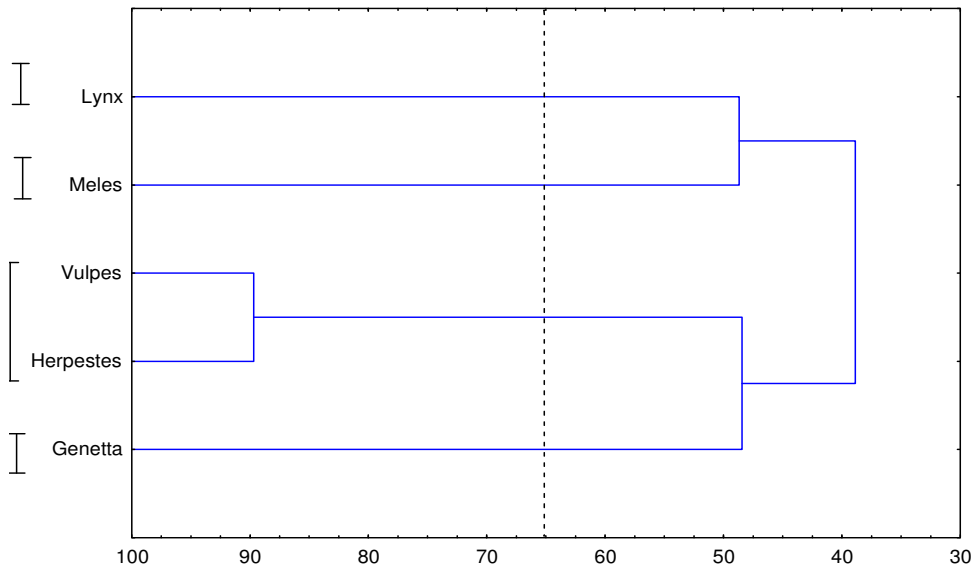


Figura 4. Estructura gremial del ensamble de carnívoros de Doñana después de la aparición de la fiebre hemorrágica vírica. La línea discontinua en el 65% de similitud indica la existencia de cuatro gremios (encerrados en corchetes) con significación estadística ($p < 0.05$).

6.5. DISCUSIÓN

6.5.1. Características tróficas de los predadores de Doñana

La dieta de los predadores de Doñana se caracterizó por ser muy diversa en los dos períodos estudiados, reflejando la gran diversidad de presas disponibles para los carnívoros en Doñana. Los resultados obtenidos en este trabajo permiten corroborar el alto grado de especialización dietaria del lince ibérico (Delibes 1980, Beltrán y Delibes 1991, Palomares et al. 2001), quien siguió consumiendo conejos a pesar de la gran disminución de sus números poblacionales. También *Genetta* fue especialista en su dieta (Palomares y Delibes 1991 a y b), dado que los micromamíferos siguieron siendo sus presas principales. Las otras 3 especies (*Vulpes*, *Meles* y *Herpestes*) se caracterizaron por tener dietas más diversas y por tanto mayores valores del índice estimador de la amplitud de nicho trófico. Luego de la aparición de la fiebre hemorrágica vírica éstas tres especies disminuyeron el consumo de conejos y aumentaron el consumo de presas alternativas.

Los cambios más notables se produjeron en las dietas de *Meles* y *Vulpes* quienes disminuyeron en forma abrupta el consumo de conejos, y además insectos en el caso de *Vulpes*, incluyendo además otras presas como reptiles ó crustáceos en sus dietas. Revilla y Palomares (2002) en un estudio llevado a cabo en un área cercana a Doñana durante 1995 a 1997, observaron que *Meles* consumía conejos de acuerdo con sus abundancias en el campo. Este comportamiento fue relacionado con una respuesta funcional de tipo 3 (Holling 1959) en el consumo de conejos jóvenes, que es típica de especies generalistas con disponibilidad de presas alternativas (Ferrerías et al. sometido).

Los cambios en la dieta de *Vulpes* pueden deberse a cambios temporales en la disponibilidad de presas, como los conejos, y a su gran capacidad para adaptarse a esos cambios (Fedriani 1996). La dieta del zorro colorado europeo es muy versátil en ambientes mediterráneos (Rau et al. 1987). Estos autores estiman que la falta de un patrón común en la dieta de los zorros mediterráneos es parcialmente debida a posibles diferencias locales en la disponibilidad de presas, maximizada por el carácter oportunista de la especie (Fedriani 1996).

El solapamiento en la dieta fue muy bajo en general entre todos los predadores. Solamente *Lynx* y *Meles* en un período y *Herpestes* y *Vulpes* en el otro mostraron un alto grado de solapamiento en la dieta. Probablemente el alto valor del solapamiento trófico entre las dos primeras especies no responda a una interacción competitiva, dado el comportamiento oportunista de *Meles*, quien, como hemos visto más arriba consume conejos jóvenes cuando su disponibilidad es alta. Por otro lado, el alto grado de superposición trófica entre *Vulpes* y *Herpestes* se debió fundamentalmente al cambio en la dieta del primero quien como hemos mencionado más arriba, disminuyó el consumo de insectos y conejos y aumentó el consumo de carroña.

6.5.2. Separación ecológica de los carnívoros de Doñana

Nuestros resultados sugieren que la dimensión trófica es un factor muy importante en la separación ecológica de los carnívoros de Doñana. Los especialistas, como *Lynx* y *Genetta* consumieron el mismo tipo y porcentaje de presas en los dos períodos. Solamente *Lynx* solapó su dieta con *Meles*, durante el período previo a la aparición de la HRD, pero esta superposición no implicó competencia por el alimento por ser los conejos localmente abundantes (Delibes e Hiraldo 1981, Jaksic y Soriguer 1981). El resto de las especies se segregaron por el tipo y la proporción de presas consumidas, y esto fue evidente en el análisis de correspondencia, en el que las especies se ordenaron según la importancia de los distintos tipos de presas en sus dietas. Luego de la aparición de la HRD y de la disminución en el número de conejos en Doñana, la correlación positiva entre la diversidad trófica y el solapamiento promedio entre las especies podría indicar un aumento en la competencia por el alimento. Aquellas especies con mayor amplitud de nicho trófico, las especies generalistas, se verían forzadas a compartir más recursos con las otras especies, aumentando de esta manera la competencia por los recursos de tipo difusa (Pianka 1980).

6.5.3. Estructura gremial del ensamble de carnívoros

Jaksic y Delibes (1987) analizaron la estructura gremial de los predadores vertebrados del Parque Nacional de Doñana. Según estos autores los carnívoros

formaron dos gremios: uno que incluyó al lince ibérico (*Lynx pardinus*), formado por especies que se alimentaron fundamentalmente de conejos. Y otro, en el que se agruparon las otras cuatro especies de ensamble (*Herpestes*, *Genetta*, *Vulpes* y *Meles*), las cuales convergieron en el consumo de insectos. Posteriormente Travaini (1995) identificó 3 gremios tróficos, dos mono-específicos, formados por *Lynx* y *Genetta* respectivamente. El otro gremio multi-específico estuvo constituido por las otras tres especies (*Herpestes*, *Vulpes* y *Meles*). Travaini (1995) observó, que en distintos períodos, éstas tres especies podían cambiar de un gremio a otro, mientras que *Lynx* y *Genetta* eran fieles en su asignación.

Los resultados obtenidos en nuestro estudio muestran la estructura gremial del ensamble de carnívoros de Doñana, identificada a partir de las diferencias y similitudes en el uso de los recursos tróficos que hacen las distintas especies. Durante los dos períodos estudiados, antes y después del colapso en la población de conejos por la aparición de la Fiebre Hemorrágica Vírica, los mismos gremios estuvieron presentes aunque con diferente composición específica. Estas variaciones podrían estar relacionadas con los cambios en la disponibilidad de conejo, el cual es una presa clave para la comunidad de predadores de Doñana (Delibes e Hiraldo 1981, Jaksic y Soriguer 1981).

Lynx y *Genetta*, fueron fieles a su asignación gremial, y permanecieron en los mismos gremios durante los dos períodos, concordando con las observaciones de Travaini (1995) y Jaksic y Delibes (1980) para *Lynx*. Según éstos autores la presencia de gremios de predadores especializados se basa en la gran abundancia que alcanzan algunos tipos de presas, como el conejo. También *Herpestes* permaneció en el mismo gremio durante los dos períodos. El conejo no es una presa muy importante en la dieta de *Herpestes*, por lo que no se vería tan afectado por su disminución. Por el contrario, *Meles* y *Vulpes*, las dos especies que mostraron mayores cambios en sus dietas como respuesta a la disminución en la abundancia de conejos, cambiaron de gremio de un período a otro, como había sido reportado por Travaini (1995). El cambio de *Meles* al gremio “invertebrados/frutos”, se debió fundamentalmente a la reducción en el consumo de conejos luego de la HRD, y al reemplazo de éstas presas por otras alternativas, segregándose de *Lynx* la especie especialista (Erlinge 1984). El cambio de *Vulpes* respondió al aumento en el consumo de carroña y aves conformando un mismo gremio

con *Herpestes*. Probablemente *Vulpes* haya compensado la reducción del número de conejos en su dieta con el aumento en el consumo de éstos alimentos, los cuales parecen ser muy abundantes en Doñana (Fedriani 1995), solapando su dieta con la de *Herpestes*. En otras áreas del Parque Nacional de Doñana la carroña es también muy importante la dieta de este zorro Fedriani (1995). Ambas especies muestran distintos patrones temporales de actividad dado que *Herpestes* es fundamentalmente diurna (Palomares y Delibes 1991 a y b), y *Vulpes* es una especie crepuscular y nocturna (Travaini 1994).

CAPÍTULO 7

IDENTIFICACIÓN DE MORFOGREMIOS

ENTRE LOS CARNÍVOROS DEL PARQUE NACIONAL DE

DOÑANA

7.1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

A pesar de que los hábitos alimenticios de los carnívoros de Doñana son muy conocidos (ver Capítulo 6) no se han abordado, hasta el momento, estudios ecomorfológicos para las especies de esta comunidad (pero ver García Perea 1991, Popowiks 2003).

En el presente capítulo repetimos la aproximación ecomorfológica, que hemos utilizado para examinar la diversidad trófica dentro del ensamble de carnívoros de Santa Cruz, para el ensamble de carnívoros de Doñana. Como en el caso anterior, la posición relativa que ocupe cada especie dentro del morfoespacio dental-mandibular/dietario resultante del análisis se utilizará para inferir el patrón de reparto de recursos tróficos entre las mismas (Ricklefs y Travis 1980, Wainwright 1994).

7.2. MATERIALES Y MÉTODOS

7.2.1. Obtención de la muestra

Los cráneos utilizados para el estudio de la morfología trófica en el presente trabajo pertenecen a la colección de la Estación Biológica de Doñana (CSIC, España). La muestra de cráneos incluyó solamente a ejemplares adultos (ver Capítulo 5 y Zapata et al. 1997 b) provenientes del Parque Nacional de Doñana. Se midieron en total 12

cráneos, 6 de machos y 6 de hembras siempre que fuera posible, de cada una de las cinco especies de carnívoros (Apéndice 7.1). Como en Capítulo 5 no discriminamos entre sexos en nuestro estudio morfológico.

Tanto la toma de datos como su análisis se realizaron según lo descrito en el Capítulo 5. No obstante, para una mejor comprensión del texto repetiremos los índices morfométricos calculados a partir de las medidas craneales y mandibulares tomadas a las distintas especies de carnívoros que utilizamos en este estudio:

TRC: tamaño relativo del área de corte del primer molar inferior (carnicero): medido como la longitud del trigónido dividido por la longitud máxima antero-posterior del primer molar inferior.

ARTI: área relativa de trituración de los molares inferiores: medida como la raíz cuadrada de la suma de las áreas del talónido del primer molar inferior y del segundo y tercer molar inferior (si los hubiera) dividido por el largo del trigónido del primer molar inferior. El área de los dientes se estima como el producto del ancho máximo y largo máximo del talónido y de los molares 2 y 3 respectivamente.

ARTS: área relativa de trituración de los molares superiores: medido como la raíz cuadrada de la suma de las áreas de los molares 1 y 2 superiores dividido por la longitud máxima antero-posterior del cuarto premolar superior (carnicero). El área de los molares 1 y 2 se estima como el ancho máximo por el largo máximo de ambos dientes.

TAC: tamaño del área de corte (trigónido) del primer molar inferior relativo a la longitud del dentario. Medido como la longitud antero-posterior del trigónido dividido por la longitud del dentario.

VMT: estimador del tamaño del músculo temporal medido como la longitud de inserción del músculo temporal dividido por la longitud del dentario.

VMM: estimador del tamaño del músculo masetero medido como la longitud de inserción del músculo masetero dividido por la longitud del dentario.

TC: tamaño relativo del canino superior, medido como la raíz cuadrada del área basal del canino superior estimada como longitud máxima antero-posterior del canino superior multiplicada por longitud máxima medio-lateral del canino superior

LCA: longitud del canino superior relativo a la longitud del cráneo, medido como la longitud máxima del canino superior dividido por la longitud total del cráneo

7.3. RESULTADOS

7.3.1. Descripción de características específicas del aparato trófico asociadas con la alimentación

En la Tabla 1. figuran los valores promedio y las desviaciones estándar de los índices dentales y mandibulares calculados para las 5 especies de carnívoros de Doñana. Ninguno de los índices estuvo directamente correlacionado con el peso del predador. El índice que relaciona la longitud del canino con la longitud del cráneo, LCA, estuvo positivamente correlacionado en el peso del predador aunque la correlación no fue significativa ($R_s = 0.9$, $p = 0.03$, no significativa luego de aplicado el ajuste secuencial de Bonferroni).

Los índices relacionados con la función cortante de los molares carnívoros (TRC y TAC, Tabla 2) de los predadores alcanzaron los mayores valores para el lince ibérico (*Lynx pardinus*), el único felino del ensamble. Sus molares carnívoros están especializados para esta función, estando formados solamente por el trigónido y careciendo de talónido (estructura del molar cuya forma se relaciona con la trituración de los alimentos). El menor valor de TRC fue para el tejón (*Meles meles*) cuyos molares carnívoros tienen trigónidos muy poco desarrollados. Para este índice, no existieron diferencias significativas entre las especies más pequeñas del ensamble, el meloncillo y la gineta (*Herpestes ichneumon* y *Genetta genetta*) aunque el tamaño del trigónido en relación al tamaño del cráneo fue mayor para *Herpestes*. (Tabla 1). Ambos índices fueron significativamente mayores para el zorro europeo (*Vulpes vulpes*) respecto de *Meles*, aunque ambas especies tienen un tamaño corporal similar.

Por el contrario, los índices relacionados con la función de trituración de los molares inferiores y superiores (ARTI y ARTS, Tabla 1), alcanzaron los mayores valores para *Vulpes* y *Meles* y los menores para el lince (Tabla 1). Esto indica que los molares de zorro y del tejón están más adaptados para triturar los alimentos que los de las otras especies del ensamble. Entre *Herpestes* y *Genetta* no existieron diferencias significativas entre las áreas de trituración tanto de los molares superiores como de los inferiores (Tabla 1).

Para el tamaño del canino, *Lynx* y *Meles* no mostraron diferencias significativas, y fueron las especies que alcanzaron los valores más altos para este índice (TC, Tabla1). *Herpestes* tiene caninos significativamente mayores que la gineta (*Genetta genetta*). En cuanto a la longitud relativa de los caninos (LCA) no existieron diferencias significativas entre *Vulpes* y *Lynx* ni entre *Herpestes* y *Genetta*, aunque la longitud relativa de los caninos de *Genetta* es mayor que la de *Herpestes*. Resulta extraño que *Lynx*, el único felino y que es además la especie de mayor tamaño del ensamble no tenga los caninos más grandes que el resto de las especies.

Finalmente, de los 2 los índices relacionados con el momento de fuerza de los músculos utilizados para la oclusión de las mandíbulas (VMT y VMM, Tabla 1), hemos observado que *Meles* tiene un gran desarrollo del músculo temporal por lo que el valor de VMT para este mustélido el más alto de las especies estudiadas y su tamaño difiere en forma significativa con el resto (Tabla 1). Y las diferencias para éste índice no son significativas entre *Lynx* y *Vulpes*, ni entre este último y *Herpestes*. El menor valor de VMT fue para *Genetta*. Por otro lado, el estimador del momento de fuerza del músculo masetero (VMM) alcanzó el valor más alto para *Lynx* y los más bajos para *Meles* y *Genetta*. Entre estas dos últimas especies no existieron diferencias significativas para este índice, ni tampoco entre *Herpestes* y *Vulpes* (Tabla 1).

Tabla 1. Valores medios \pm desviación estándar de las variables morfológicas (índices dentales y mandibulares) calculados a partir de las medidas tomadas a los cráneos de las 5 especies de carnívoros del Parque Nacional de Doñana. El superíndice indica que la media no difiere en forma significativa a un nivel de 0.05 (prueba de la t, verificado mediante el ajuste secuencial de Bonferroni): 1, *L. pardinus*; 2, *V. vulpes* 3, *M. Meles* 4, *H. ichneumon*, 5, *G.genetta*

Especie	TRC	ARTI	ARTS	TAC	VMT	VMM	TC	LCA
<i>Lynx pardinus</i>	1.00 \pm 0.000	-	0.47 \pm 0.029	0.57 \pm 0.011	0.72 \pm 0.009	0.63 \pm 0.017	0.78 \pm 0.026	0.55 \pm 0.021
<i>Vulpes vulpes</i>	0.84 \pm 0.011	1.13 \pm 0.021	0.89 \pm 0.014	0.49 \pm 0.009	0.72 \pm 0.008 ^{4,1}	0.60 \pm 0.013 ⁴	0.75 \pm 0.024	0.56 \pm 0.015 ¹
<i>Meles meles</i>	0.72 \pm 0.027	1.39 \pm 0.062	1.11 \pm 0.027	0.45 \pm 0.018	0.76 \pm 0.011	0.58 \pm 0.016 ⁵	0.79 \pm 0.024 ¹	0.52 \pm 0.010
<i>Herpestes ichneumon</i>	0.83 \pm 0.026 ⁵	0.95 \pm 0.043 ⁵	0.80 \pm 0.020 ⁵	0.43 \pm 0.012	0.71 \pm 0.008	0.60 \pm 0.010	0.62 \pm 0.033	0.48 \pm 0.023 ⁵
<i>Genetta genetta</i>	0.80 \pm 0.030	0.94 \pm 0.040	0.79 \pm 0.023	0.40 \pm 0.010	0.69 \pm 0.014	0.58 \pm 0.002	0.48 \pm 0.047	0.46 \pm 0.016

7.3.2. Descripción del espacio morfológico multivariado mediante el uso de gráficos tridimensionales: identificación de morfogremios dentro del ensamble de carnívoros de Doñana

En la Figura 1 se observan las posiciones que ocupan cada una de las 5 especies en el morfoespacio derivado del uso de 3 índices morfológicos como ejes del espacio: LCA (longitud relativa del canino), ARTS (área relativa de trituración de los molares superiores) y TAC (tamaño del área de corte de los molares carnívoros con respecto a la longitud de la mandíbula).

Lynx se separa del resto de las especies por sus adaptaciones dentarias a una dieta carnívora, esto es, presentan el mayor tamaño del área de corte de sus molares carnívoros y la menor área de trituración de sus molares superiores respecto de las otras especies. En el lado opuesto del morfoespacio se encuentra *Meles* cuyos molares presentan una gran área de trituración por lo que están adaptados para la trituración de los alimentos.

De este modo se puede observar un gradiente de carnivoría-omnivoría-insectivoría/herbivoría, quedando *Herpestes*, *Genetta* y *Vulpes* en el centro del morfoespacio. Entre éstas 3 especies, existen diferencias significativas entre los promedios de las áreas de corte de sus molares carnívoros, presentando *Vulpes* un área mayor. Sin embargo, el área de trituración de los molares superiores de *Vulpes* es mayor que la de las otras dos especies, por lo que resulta difícil identificar a la más carnívora de las 3 especies según estos índices.

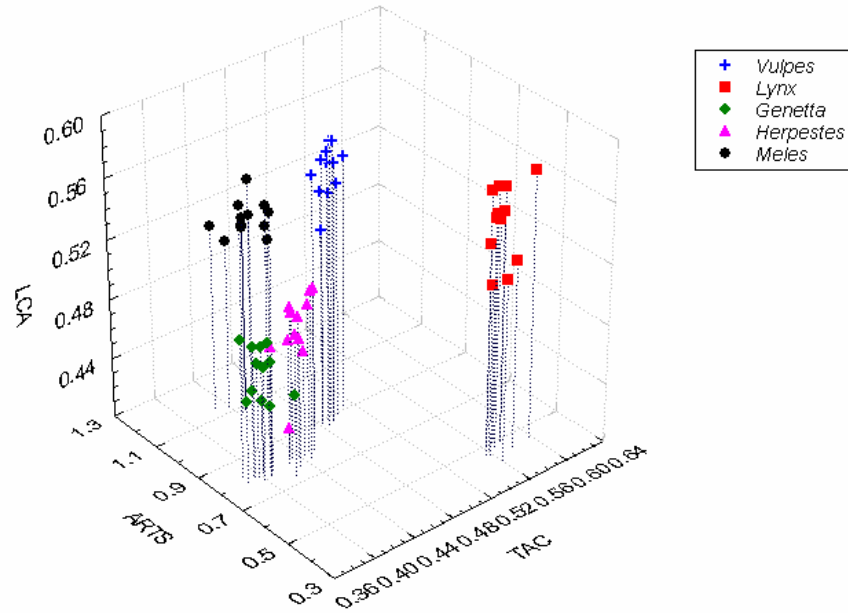


Figura 1. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, ARTS y TAC) donde se ubican las cinco especies de carnívoros de Doñana. Para los nombres de los índices ver el texto.

En la Figura 2 se observan las posiciones que ocupan cada una de las 5 especies en el morfoespacio derivado del uso de los índices anteriores, pero reemplazando TAC por TRC (tamaño relativo del área de corte del molar carnívoros respecto a su longitud total). El patrón es similar al anterior, aunque más claro. *Lynx* solo en un extremo (mayor tamaño del área de corte en contraposición de menor tamaño del área de trituración de los molares) y *Meles* en el extremo opuesto. Nuevamente las tres especies restantes se encuentran en el centro del morfoespacio por la similitud en los valores del tamaño relativo del área de corte de sus molares.

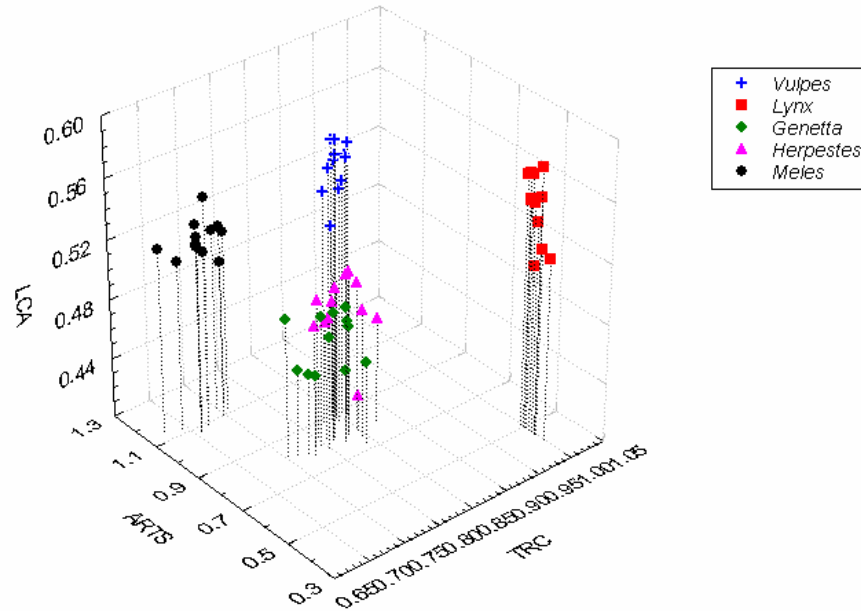


Figura 2. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, ARTS y TRC) donde se ubican las cinco especies de carnívoros de Doñana. Para los nombres de los índices ver el texto

Cuando se excluye a *Lynx*, el único félido del ensamble, del morfoespacio (Figura 3), *Meles* se separa claramente de las otras 3 especies, mientras que existe algo de superposición entre las restantes. El mismo patrón se observa en el morfoespacio creado a partir del reemplazo de ARTS por ARTI (área de trituración de los molares inferiores, Figura 4) en uno de los ejes del morfoespacio. El gran desarrollo de las superficies de trituración de los molares postcarnívoros de *Meles* se asocia a las especies que se alimentan de vegetales y/o insectos. Por otro lado, *Herpestes*, *Genetta* y *Vulpes* se superponen por tener un desarrollo similar de las áreas de trituración de sus molares post-carnívoros. Estas 3 especies estarían más capacitadas para consumir carne que *Meles* por presentar un tamaño mayor del área de corte de sus molares en contraposición con las áreas de trituración de los mismos (Figuras 3 y 4).

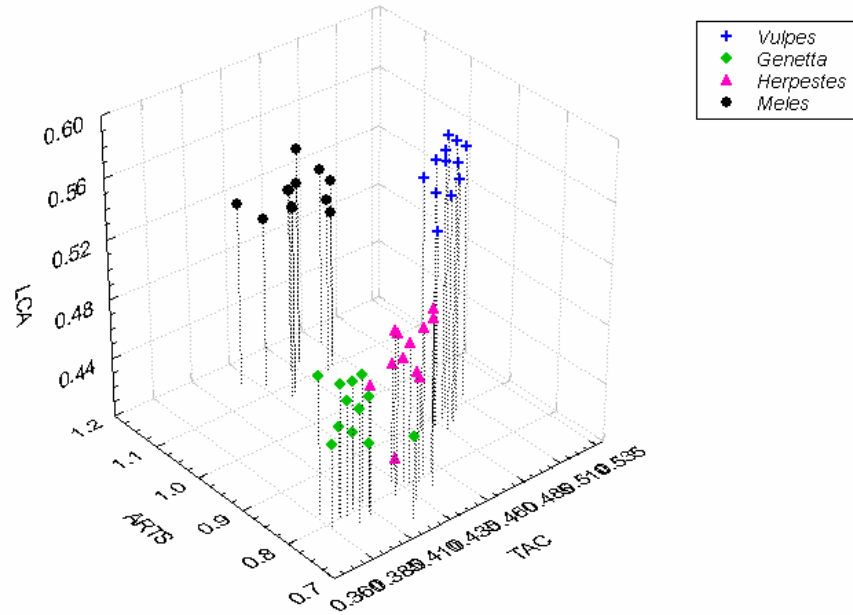


Figura 3. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, ARTS y TAC) donde se ubican cuatro de las cinco especies de carnívoros de Doñana. Para los nombres de los índices ver el texto

El estimador del momento de fuerza del músculo temporal en relación al tamaño del área de corte de los molares carnívoros (Figura 5), sitúa a *Lynx* en un extremo del morfoespacio. Las otras 4 especies se agrupan en el centro del morfoespacio. El músculo temporal es más eficiente a medida que progresa la mordida y ejerce su fuerza máxima cuando los carnívoros están actuando. En los mustélidos la mayor fuerza la ejerce el temporal, lo que explicaría la posición de *Meles* hacia la derecha del morfoespacio, donde los valores de VMT son mayores (Figura 5).

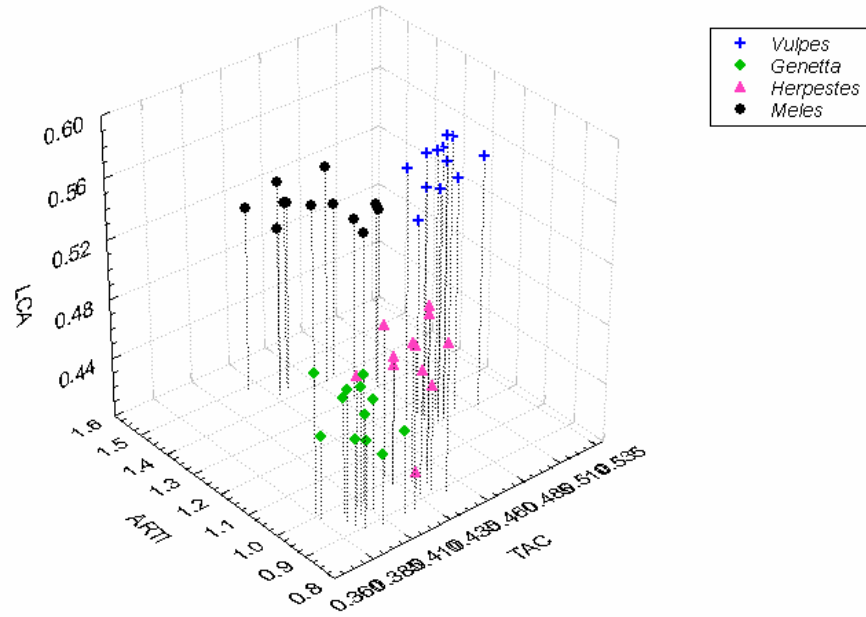


Figura 4. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, ARTI y TAC) donde se ubican cuatro de las cinco especies de carnívoros de Doñana. Para los nombres de los índices ver el texto.

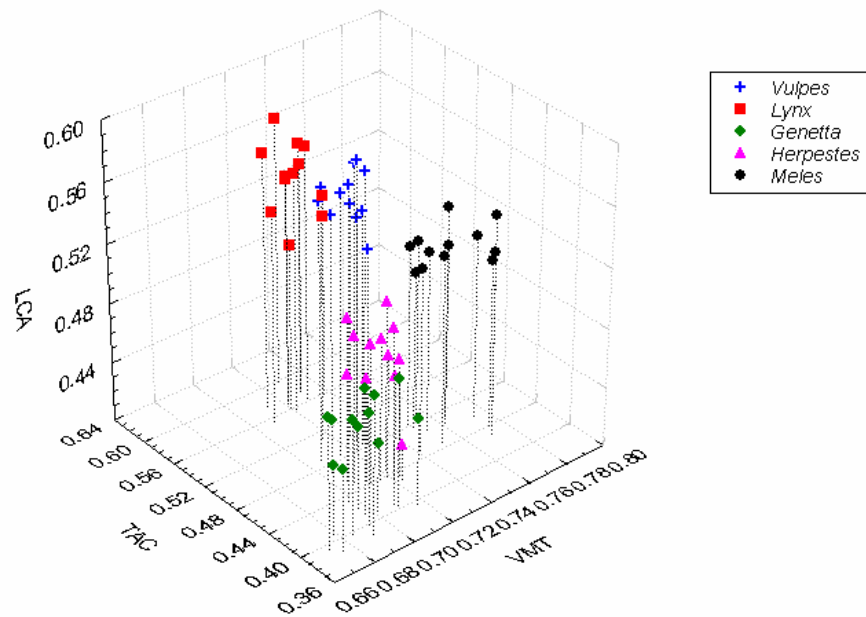


Figura 5. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, VMT y TAC) donde se ubican las cinco especies de carnívoros de Doñana. Para los nombres de los índices ver el texto.

Por último, el estimador momento de fuerza del músculo masetero (VMM) en relación al tamaño del área de corte de los molares carníceros (Figura 6), separa a *Lynx* por un lado y a dos grupos con bastante superposición por el otro: 1 formado por *Herpestes* y *Vulpes* y otro por *Meles* y *Genetta*. El hecho de que *Vulpes* y *Herpestes* posean músculos maseteros muy desarrollados podría relacionarse con la fuerza que ejerce este músculo en la oclusión mandibular, la cual se relaciona con la capacidad de trituración de alimentos duros como los caparzones de los insectos u alimentos de origen vegetal.

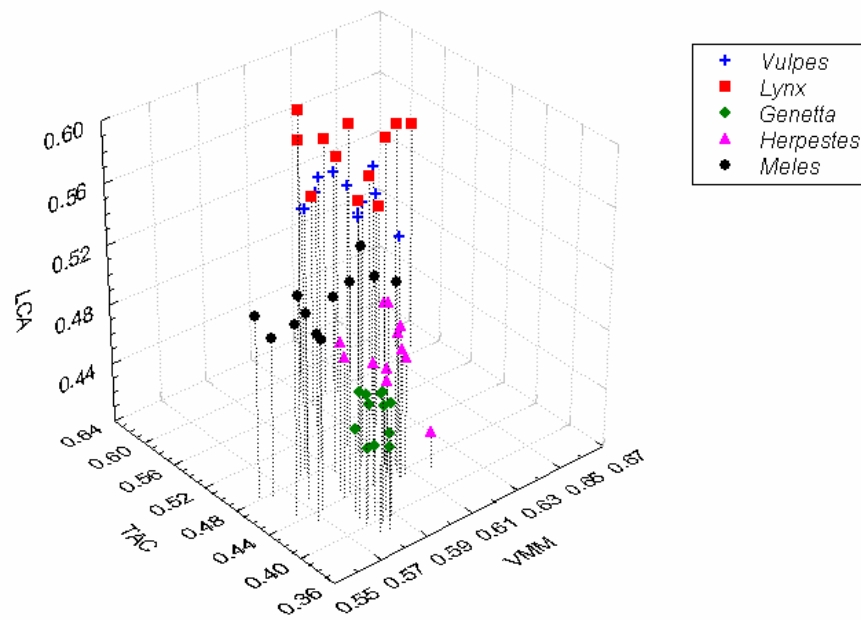


Figura 6. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (LCA, VMM y TAC) donde se ubican las cinco especies de carnívoros de Doñana. Para los nombres de los índices ver el texto

7.4. DISCUSIÓN

Como en el ensamble de los carnívoros de Patagonia, los índices utilizados permitieron describir y comparar las características específicas asociadas a la alimentación de los aparatos tróficos de las 5 especies de carnívoros de Doñana.

También como ocurre con el ensamble de Patagonia, los carnívoros de Doñana se agrupan en el espacio morfológico según un gradiente carnivoría-omnivoría-insectivoría/herbivoría, sobre la base de las adaptaciones de los molares carniceros y post-carniceros para uno u otro tipo de dieta y por el tamaño relativo de sus dientes caninos (Greaves 1983, Van Valkenburgh 1989, 1995, Biknevicius y Van vlakenburgh 1996).

En un extremo del morfoespacio se encuentra el único félido del ensamble, *Lynx*, una especie estrictamente carnívora con adaptaciones dentales y craneales que responden al patrón general de la Familia. Llama la atención el tamaño y la longitud de los caninos de los linceos estudiados, cuyos valores no han sido los más altos del ensamble. La longitud de los dientes caninos de *Lynx* estimada como la longitud máxima del canino superior dividida por la longitud del cráneo es similar a la de *Oncifelis*, el felino pequeño del ensamble de Patagonia. El tamaño de los dientes caninos (estimado como la longitud anteroposterior medida en el área basal de los caninos) ha sido relacionado con el tamaño de presa que los félidos y mustélidos son capaces de cazar (Dayan et al. 1998, 1990, Dayan y Simberloff 1994). Probablemente la longitud de los caninos de *Lynx* refleje una adaptación para matar a su presa principal, que es el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) un lagomorfo pequeño, con un peso promedio es de 800 gramos (Delibes 1980, Beltrán y Delibes 1991). El lince ibérico mata a los conejos mediante un mordisco en la nuca o porción altodorsal del cuello produciendo la muerte instantánea siempre por descoyuntamiento o rotura de la columna vertebral o la caja craneana (Delibes 1980). También se sabe que *Lynx* es capaz de cazar presas de gran tamaño como ciervos (*Cervus elephus*) y gamos (*Dama dama*) (Delibes 1980). Por su tamaño corporal, significativamente mayor que el resto de los carnívoros, se espera que se segregue además por se capaz de consumir de presas de gran tamaño (Schoener 1974).

En el centro del morfoespacio se encuentra el único cánido del ensamble junto con las especies más pequeñas, *Herpestes* y *Genetta*, con superposición entre las 3, pero sobre todo entre éstas dos últimas. El diseño morfológico de *Herpestes* y *Genetta* es muy similar, *Herpestes* posee caninos más robustos que *Genetta* aunque de menor longitud. Además, el mayor desarrollo del músculo masetero de *Herpestes* sugiere que ésta especie está capacitada para triturar alimentos duros como caparazones

de insectos ó crustáceos. Las tres especies tienen un patrón dental generalizado, esto es, no poseen estructuras especializadas para un tipo determinado de dieta (Popowics 2003). Sin embargo, la mayor longitud relativa de los caninos de *Genetta*, en relación a su pequeño tamaño corporal sugiere que esta especie podría ser más predatora que *Herpestes*. Diversos estudios han señalado a esta especie como especialista en el consumo de micromamíferos (ver Palomares y Delibes 1991 a)

En el otro extremo del morfoespacio se encuentra *Meles*, sus molares carniceros están adaptados para la trituración de alimentos duros, poseen talónidos muy desarrollados y planos al igual que sus molares poscarniceros. La región cortante de los M_1 se encuentra reducida, y es la menor de todas las especies del ensamble. Como sugirió Popowicks (2003) la morfología dental de *Meles* refleja una clara especialización para el consumo de invertebrados. También las adaptaciones mandibulares y craneales le permiten apretar las mandíbulas de tal manera que se bloquean a modo de bisagra evitando su desarticulación, cuando tritura alimentos vegetales (Macdonald 1992).

Nuestro estudio ecomorfológico permitió agrupar a las especies en tres morfogremios:

- 1) formado por *Lynx*, quien se segrega del resto de los carnívoros del ensamble por su alto grado de especialización dental y mandibular para el consumo de carne.
- 2) formado por *Meles* cuyo patrón dental está especializado para el consumo de invertebrados.
- 3) formado por *Vulpes*, *Herpestes* y *Genetta*. Las tres especies poseen un patrón dental generalizado sin adaptaciones especiales para algún tipo de dieta. Sin embargo, el tamaño significativamente mayor de *Vulpes* sugiere que este cánido puede alimentarse de presas más grandes y segregarse de éstas dos especies.

Apéndice 7.1. Lista de ejemplares provenientes de la Colección de Mamíferos de la Estación Biológica de Doñana (CSIC) España. M = macho, H = hembra, D = sexo desconocido

Especie	Identificación	Sexo	Especie	Identificación	Sexo
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19786	M	<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 23288	M
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19823	M	<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 21609	M
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19821	M	<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 23735	M
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19756	M	<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 21677	M
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19830	M	<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 23528	H
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19824	M	<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 25909	H
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 8313	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 25909	M
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19888	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1479	H
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19780	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1597	M
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19768	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1589	H
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19764	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1583	M
<i>Vulpes vulpes</i>	EBD 19782	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1586	M
<i>Meles meles</i>	EBD 22318	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1592	H
<i>Meles meles</i>	EBD 22322	M	<i>Genetta genetta</i>	EBD 23328	M
<i>Meles meles</i>	EBD 24985	M	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1881	H
<i>Meles meles</i>	EBD 23153	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1591	M
<i>Meles meles</i>	EBD 7964	H	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1575	H
<i>Meles meles</i>	EBD 23221	M	<i>Genetta genetta</i>	EBD 1588	D
<i>Meles meles</i>	EBD 514	M	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 19110	H
<i>Meles meles</i>	EBD 482	M	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 23122	H
<i>Meles meles</i>	EBD 2942	H	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 1371	M
<i>Meles meles</i>	EBD 18007	D	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 22651	M
<i>Meles meles</i>	EBD 7512	D	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 20711	H
<i>Meles meles</i>	EBD 7964	H	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 17993	M
<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 24986	M	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 7106	M
<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 20712	M	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 7427	M
<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 20536	H	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 7428	H
<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 23530	M	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 8740	D
<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 23149	M	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 4373	H
<i>Herpestes ichneumon</i>	EBD 20710	H	<i>Lynx pardinus</i>	EBD 1403	D

PARTE 4

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

PARTE 4

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

CAPÍTULO 8

DISCUSIÓN GENERAL: COMPARACIÓN DE LOS ENSAMBLES DE CARNÍVOROS DE SANTA CRUZ Y DOÑANA Y COHERENCIA ENTRE GREMIOS TRÓFICOS Y MORFOGREMIOS

8.1. GREMIOS TRÓFICOS DE SANTA CRUZ Y DE DOÑANA

Los mamíferos presa promueven la formación de tres gremios tróficos en Santa Cruz y de dos en Doñana. El gremio “ungulados/edentados”, constituido en Santa Cruz por el puma (*Puma concolor*), no tiene su contraparte en Doñana. Por una lado, los edentados son originarios de América del Sur, y no se encuentran en Europa (Redford y Eisenberg (1992). Por otro lado, sólo el lince ibérico (*Lynx pardina*) es capaz de dar caza y alimentarse de ungulados, pero la frecuencia de éstas presas en su dieta es muy baja (Delibes 1980). El resto de las especies los consumen únicamente como carroña (Fedriani 1999, este estudio). En Doñana, los ungulados eran frecuentemente depredados por lobos (*Canis lupus*). Esta especie, no residente en Doñana, incursionaba esporádicamente en el Parque hasta la mitad del siglo pasado, cuando fue exterminado (Mountfort 1958). Resulta interesante que el lobo haya utilizado un recurso subutilizado por el resto del ensamble y haya constituido un gremio basado en su consumo.

Los lagomorfos promovieron la formación de un gremio en cada uno de los dos sitios estudiados, aunque la composición taxonómica de las especies que los constituyen es muy diferente en ambas áreas. El gremio de consumidores de lagomorfos (liebre europea *Lepus europaeus*) de Santa Cruz está constituido por especies oportunistas (los cánidos) y por *Galictis*, un mustélido especialista en el consumo de mamíferos en Patagonia (Delibes et al. 2003, este estudio). En Patagonia la liebre es una

especie introducida y no existe por lo tanto ningún predador especialista, en el sentido evolutivo, en su consumo (Futuyma y Moreno 1988). Por el contrario, se presume que el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) tuvo un papel muy importante en la evolución del lince ibérico. Ambas especies son originarias de la Península Ibérica y no existe ninguna duda de que el lince ibérico no puede sobrevivir sin su presa principal: el conejo (Delibes 1980, Palomares et al. 2001).

El gremio de los consumidores de roedores también se encuentra en ambos ensambles, pero en Santa Cruz está formado por dos especies, *Galictis* y *Oncifelis*, quienes son especialistas en el consumo de estas presas. En Doñana está formado por una sola especie, *Genetta*, quien a diferencia de las especies de Santa Cruz, no posee un patrón dental especializado para el consumo de roedores (Popowiks 2003). Además, los roedores son la base de la dieta de la mayoría de los carnívoros del ensamble de Santa Cruz, mientras que en Doñana, el conejo es quien cumple con este rol. También es importante señalar que en Doñana los conejos son muy abundantes y los roedores se encuentran en muy bajas densidades (Jaksic y Soriguer 1981).

Los invertebrados y los frutos son la base para la formación de un gremio trófico en ambos sitios de estudio, conformados por especies del mismo origen taxonómico (mustélidos y cánidos). Resulta interesante que las aves y reptiles promuevan la formación de un gremio trófico en Doñana que está ausente en Santa Cruz. En Doñana el espectro de recursos disponibles para los carnívoros es mayor que en Santa Cruz (Jaksic y Delibes 1987), los carnívoros se reparten más el alimento y el grado de solapamiento trófico entre ellos es menor.

Los ambientes áridos y semiáridos, como el de Santa Cruz, son notorios por las fluctuaciones de los recursos tróficos, los cuales afectan la ecología de las especies residentes (Wiens 1977, 1981, 1993; Korpimäki 1984, Jiménez et al. 1992, Meserve et al. 1995). En estos ambientes, estudios a largo término han revelado cambios en la estructura gremial, al menos en aves granívoras (ver López de Casenave 2001). En nuestro estudio no hemos encontrado cambios en la estructura gremial del ensamble, los mismos gremios estuvieron presentes durante el período estudiado, aunque variaron su composición en forma estacional. Del mismo modo, las respuestas dramáticas de los vertebrados predadores a las fluctuaciones en las densidades de sus presas, como es el

caso del conejo en Doñana, son muy conocidas en distintas partes del mundo (Andersson y Erlinge 1977, O'Donoghue et al. 1997, 1998 a y b, Redpath y Thirgood 1999, Fuller y Sievet 2001). A pesar de las fluctuaciones en la abundancia de conejos en Doñana, en los dos períodos estudiados los mismos gremios estuvieron presentes, variando su composición específica en forma anual.

En los dos ensambles, las especies fueron residentes en los períodos estudiados. Las oportunistas convergieron en el uso de los recursos que fueron abundantes estacional o anualmente, produciendo cambios en la composición de los gremios, mientras que las especialistas los siguieron utilizando a pesar de las fluctuaciones en su abundancia. Estos resultados sugieren que se cumple la hipótesis de que los gremios se forman por asociación de especies separadas ecológicamente debido a la convergencia oportunista sobre recursos abundantes y energéticamente provechosos (Jaksic et al. 1996, Farías y Jaksic 2004).

8.2. MORFOGREMIOS DE SANTA CRUZ Y DE DOÑANA

Estudios ecomorfológicos de especies actuales sugieren que los morfogremios de mamíferos predadores terrestres de gran tamaño son predecibles, sin importar donde o cuando hayan existido. Cada uno contiene ecomorfos generalistas (zorros, civetas, chacales) en el centro del morfoespacio. Separados de este núcleo central y dejando espacios entre sí, se encuentran otros tres grupos: los especialistas en el consumo de carne (felinos), los especialistas en el consumo de carne y huesos (hienas) y especies poco carnívoras de gran tamaño (úrsidos). Solamente el núcleo central incluye a más de una Familia del Orden Carnívora (Van Valkenburgh 1995). Este patrón de dispersión de las especies en el morfoespacio es iterativo en el curso de la evolución, a pesar de las diferencias significativas en la composición filogenética de las especies, pudiendo estar ausentes los ecomorfos tipo hienas y/o úrsidos (Van Valkenburgh 1988, Palmquist 1999, Purvis et al. 2001).

Estos estudios también sugieren que los patrones resultantes del reparto de recursos entre carnívoros simpátridos permanecieron estables por millones de años y

reflejan, probablemente, competencia interespecífica y aspectos de los recursos alimenticios (Van Valekenburgh 1995). Además, los estudios ecomorfológicos en carnívoros se limitan a especies predatoras de gran tamaño, cuyos pesos sobrepasan los 7 kilos, bajo el supuesto de que la competencia interespecífica por los recursos presa será relativamente intensa entre ellas. Del mismo modo, las especies predatoras de pequeño tamaño como las de nuestro estudio pueden ser competidoras potenciales, si se superponen en el uso de los recursos (Keddy 2001) y si éstos son limitantes (Wiens 1989 a).

En nuestro estudio, los carnívoros del ensamble de Santa Cruz fueron agrupados en cuatro morfogremios, mientras que los de Doñana fueron agrupados en tres. En general, el patrón morfológico de los dos ensambles es similar, hecho que no es sorprendente por las afinidades taxonómicas de algunas de las especies de ambos ensambles. Los felinos en un extremo del morfoespacio*, los mustélidos con patrones dentales especializados en el consumo de invertebrados y alimentos de origen vegetal en el otro extremo, y el resto de las especies en el centro del mismo (Figura 1). Obsérvese que *Galictis* no se superpone con el resto, ocupando una posición más cercana a los félidos.

El patrón es más evidente cuando se excluye a los félidos del morfoespacio* (Figuras 2 y 3). Las especies que ocuparon las posiciones centrales de ambos morfoespacios (Santa Cruz y Doñana) pertenecieron a diferentes Familias del Orden Carnívora, concordando con el patrón general antes descrito (Figura 1). También en el extremo del morfoespacio correspondiente a aquellas especies con adaptaciones dentales para el consumo de invertebrados y frutos, se ubicaron *Conepatus*, *Meles* y *P. griseus* (Mustelidae y Canidae respectivamente, Figuras 1 y 2).

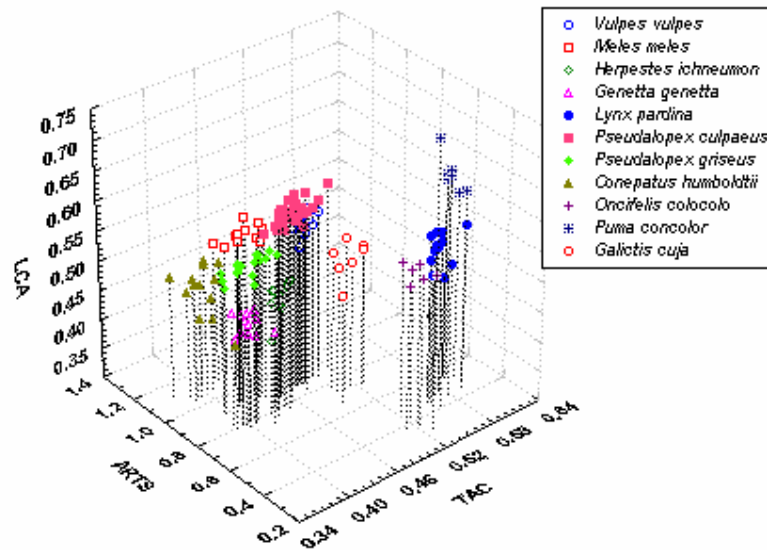


Figura 1. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (ARTS: área relativa de trituración de los molares superiores, TAC: tamaño del área de corte del primer molar inferior, LCA: longitud del canino superior) donde se ubican las 11 especies de carnívoros de Santa Cruz y Doñana.

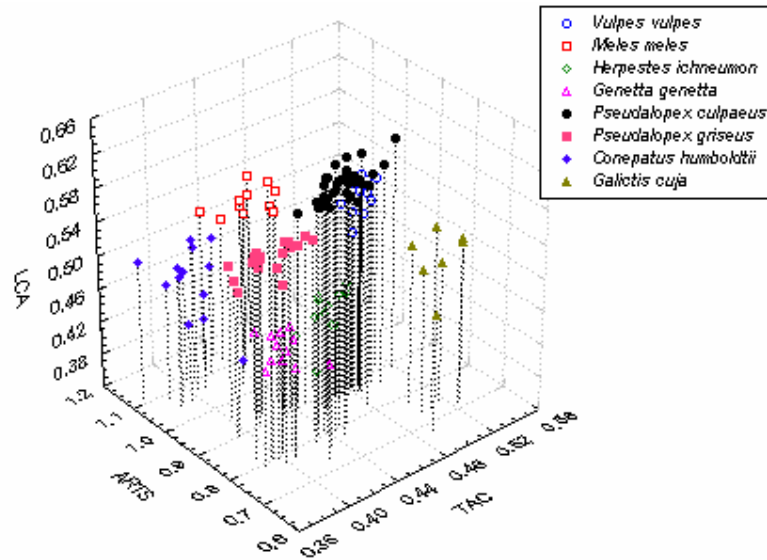


Figura 2. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (ARTS: área relativa de trituración de los molares superiores, TAC: tamaño del área de corte del primer molar inferior, LCA: longitud del canino superior) donde se ubican las 8 especies de carnívoros de Santa Cruz y Doñana cuando se excluye a los félidos.

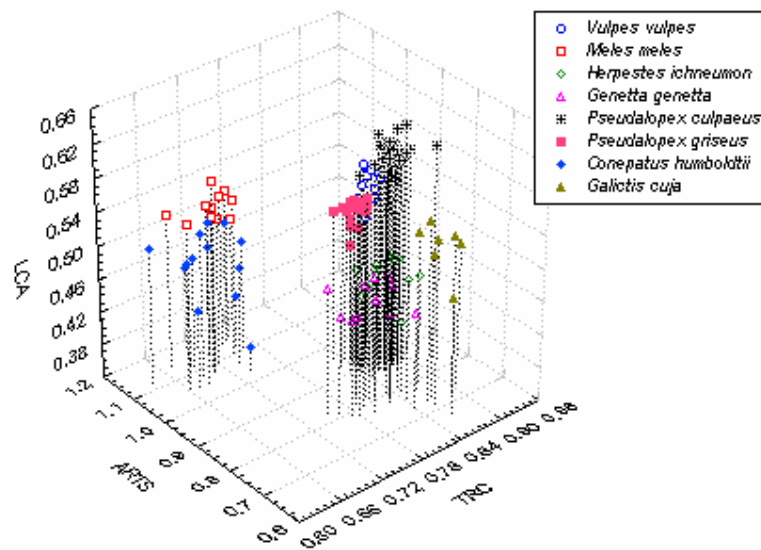


Figura 3. Morfoespacio derivado del uso de índices morfométricos (ARTS: área relativa de trituración de los molares superiores, TRC: tamaño relativo del área de corte del primer molar inferior, LCA: longitud del canino superior) donde se ubican las 8 especies de carnívoros de Santa Cruz y Doñana cuando se excluye a los félidos.

Un factor importante a considerar en los estudios ecomorfológicos es el efecto de la filogenia, porque se esperaría que especies relacionadas cercanamente sean morfológicamente similares independientemente de su dieta (Rickleff y Miles 1994, Palmquist 1999, Popowics 2003). Sin embargo, puede ocurrir que las diferencias morfológicas de las especies se desvíen de lo que se espera por filogenia. Por ejemplo, dentro de los cánidos, las similitudes en el tamaño del área de trituración de sus molares post carnívoros y en el tamaño del área de corte de los molares carnívoros entre *P. culpaeus* y *Vulpes* reflejen probablemente sus relaciones filogenéticas cercanas (Bininda Emonds et al. 1999) (ver Figuras 1, 2 y 3). Sin embargo, *P. griseus* difiere claramente de su pariente más cercano (*P. culpaeus*, Wayne et al. 1989) por el énfasis en las áreas de trituración de sus molares post carnívoros (Figuras 1 y 2).

*Nota: el morfoespacio derivado del uso de tres índice morfométricos que dan idea de las adaptaciones dentales para una dieta carnívora (TAC ó TRC) y para una dieta omnívora (ARTS). El tercer eje del morfoespacio separa a las especies según la longitud relativa de sus caninos. Este índice está directamente correlacionado con el tamaño del predador.

8.3 COHERENCIA ENTRE GREMIOS ECOLÓGICOS Y MORFOGREMIOS

Hasta esta parte del trabajo hemos evaluado la estructura gremial trófica de los carnívoros de ambos ensambles. También hemos descrito las características del aparato trófico de cada especie asociadas a la alimentación, que permitieron su agrupamiento espacio morfológico. Cabe ahora preguntarnos si las posiciones relativas que ocupa cada especie en el espacio ecológico son las mismas que ocupan en el espacio morfológico. O dicho de otra forma, si existe coherencia entre los gremios ecológicos y los morfogremios identificados en los ensambles de carnívoros de Santa Cruz y de Doñana.

En Santa Cruz, el número de gremios y morfogremios, de tamaño cuatro, fue coincidente. Sin embargo, solamente en uno de los períodos estudiados, la primavera - verano, las seis especies se agruparon en el espacio ecológico de igual manera que en el espacio determinado por sus características morfológicas (Tabla 1). Durante el otro período, el otoño-invierno, *Galictis* y *P. griseus* pasaron a formar parte de otro gremio trófico, por lo que la agrupación de las especies en los dos espacios no fue coincidente.

Tabla 1. Coincidencia (C) y no coincidencia (NC) entre las posiciones que ocupan las 6 especies de predadores estudiados en el espacio ecológico (gremios tróficos) y el espacio morfológico (morfogremios). Los números del I al IV indican los gremios tróficos identificados según el uso que hacen los predadores de los recursos. Denominación de los gremios I: edentados-ungulados; II: roedores; III: lagomorfos y IV: oportunistas

	primavera-verano		otoño-invierno		
	espacio ecológico	espacio morfológico		espacio ecológico	
I:	<i>Puma</i>	C	<i>Puma</i>	C	<i>Puma</i>
II:	<i>Galictis, Oncifelis</i>	C	<i>Galictis, Oncifelis</i>	NC	<i>Oncifelis</i>
III:	<i>P. culpaeus</i>	C	<i>P. culpaeus</i>	NC	<i>P. culpaeus,</i> <i>P. griseus, Galictis</i>
IV:	<i>P. griseus, Conepatus</i>	C	<i>P. griseus, Conepatus</i>	NC	<i>Conepatus</i>

En Doñana, los carnívoros fueron agrupados en cuatro gremios tróficos, mientras que su agrupamiento en el espacio morfológico fue de tres morfogremios. *Lynx* y *Herpestes* ocuparon las mismas posiciones en ambos espacios (ecológico y morfológico) en los dos períodos estudiados. En el período siguiente a la aparición de la RHD, *Lynx* y *Meles* coincidieron en sus asignaciones a sus respectivos gremios tróficos y morfogremios. *Vulpes* y *Herpestes* se agruparon también de la misma forma en ambos espacios (Tabla 2). Por último, en ninguno de los períodos estudiados existió relación alguna entre las posiciones que ocupó *Genetta* en los espacios ecológico y morfológico (Tabla 2).

Tabla 2. Coincidencia (C) y no coincidencia (NC) entre las posiciones que ocupan las 5 especies de predadores estudiados en el espacio ecológico (gremios tróficos) y el espacio morfológico (morfogremios). Los números del I al IV indican los gremios tróficos identificados según el uso que hacen los predadores de los recursos. Denominación de los gremios I: lagomorfos; II: invertebrados/frutos; III: micromamíferos y IV: aves/restiles/carroña. RHD: fiebre hemorrágica vírica.

	Antes de la RHD		Después de la RHD	
	espacio ecológico	espacio morfológico	espacio ecológico	
I*:	<i>Lynx-Meles</i>	NC	<i>Lynx</i>	C <i>Lynx</i>
II:	<i>Vulpes</i>	NC	<i>Meles</i>	C <i>Meles</i>
III:	<i>Genetta</i>	NC	–	NC <i>Genetta</i>
IV*:	<i>Herpestes</i>	NC	<i>Vulpes, Herpestes, Genetta</i>	NC <i>Vulpes, Herpestes</i>

*Nota: obsérvese que las posiciones de *Lynx* y *Herpestes* en ambos espacios coinciden en los dos períodos

8.3.1. DISCUSIÓN GENERAL

Si los gremios tróficos identificados en este estudio representan clusters discretos de especies separadas ecológicamente por convergencia oportunista sobre

recursos abundantes con su correspondiente agrupamiento en el espacio morfológico, la respuesta debería ser es no. Sin embargo, en el ensamble de Santa Cruz, las especies fueron agrupadas de la misma forma en los dos espacios (ecológico y morfológico) durante uno de los períodos considerados. Bajo este supuesto de origen de los gremios, es razonable esperar cambios en las posiciones relativas de las especies en el espacio ecológico (cambios de gremio) mientras que las posiciones relativas de las especies en el morfoespacio serán fijas (especies con patrones dentales especializados en los extremos y especies con patrones dentales generalizados en el centro del morfoespacio, Van Valkenburgh 1988, Palmquist 1999, Purvis et al. 2001), resultando en esta falta de coherencia entre gremios ecológicos y morfogremios.

Si los morfogremios de mamíferos carnívoros, como los de este estudio, son predecibles (Van Valkenburgh 1995), ¿porqué no ocurre lo mismo en el espacio ecológico? ¿porque especies con patrones dentales generalizados ocupan las mismas posiciones que especies con patrones dentales especializados, o por el contrario, especies con patrones dentales especializados para un tipo de dieta ocupan las mismas posiciones que aquellas especializadas para otro tipo de dieta o con especies generalistas?.

Las respuestas a estas preguntas deberían ser explicadas en el contexto de:

1) las restricciones ecológicas impuestas a cada predador por la abundancia y disponibilidad de las presas así como por las interacciones competitivas con otras especies. Esto es especialmente válido para las especies con plasticidad trófica, como los cánidos, herpéstidos y vivérridos, que pueden cambiar de un gremio trófico a otro y esto es coherente con sus patrones dentales generalizados, resaltando una funcionalidad adecuada de sus aparatos tróficos. Tanto *P. griseus* en Santa Cruz como *Vulpes* en Doñana cambiaron de gremio trófico respondiendo a cambios estacionales o anuales en la abundancia de sus presas. También estas dos especies sufren los efectos de la predación intragremial (sensu Polis et al, 1989) por parte de otras especies dominantes, competitivamente más hábiles. En Patagonia, *P. griseus* evita la presencia de *P. culpaeus* y reduce de este modo el riesgo de predación (Johnson y Franklin 1994 a y c, Jiménez et al. 1996 b). Según estos autores, *P. culpaeus* monopoliza las áreas con presas más aptas para poder satisfacer el requerimiento energético que demanda su gran

tamaño corporal, y excluye a *P. griseus* hacia áreas donde los recursos son, desde un punto de vista energético, menos provechosos (Novaro et al. 2004, Zapata et al. en prensa, a). En Doñana, los lince matan a los zorros (Palomares et al. 1996, Fedriani 1997). Fedriani et al. (1999) suponen que con el fin de evitar encuentros fatales, *Vulpes* ocupa hábitats sin lince.

2) La ausencia de competencia con otras especies con patrones dentales especializados. Por ejemplo, la morfología de *Genetta* no refleja su alto consumo de roedores en Doñana y su patrón de agremiación, aunque la falta de coherencia entre la morfología trófica de *Genetta* y su dieta (en la que los micromamíferos fueron sus presas más importantes) no indica necesariamente función inadecuada. Más bien puede sugerir ausencia de competencia con otras especies con patrones dentales más especializados para el consumo de roedores. Probablemente *Genetta*, una especie de origen Africano, supuestamente introducida por el hombre (Delibes 1982), haya sacado provecho de este tipo de recurso. Los carnívoros que podrían alimentarse de roedores, como la comadreja (*Mustela nivalis*), el turón (*Mustela putorius*) y el gato montés (*Felis silvestris*) son muy escasos en Doñana, disminuyendo la posibilidad de competencia de la gineta con estas especies.

3) El aprovechamiento de recursos localmente abundantes por especies con patrones dentales especializados. En Santa Cruz, *Galictis*, que tiene un patrón dental especializado para el consumo de roedores, e incluso puede comer presas de tamaño significativamente mayor que ella misma, formó parte de dos gremios diferentes en los dos períodos estudiados (el de los consumidores de roedores y el de los consumidores de lagomorfos). Pero en este caso, existe una correspondencia entre la morfología de su aparato trófico y su dieta, porque esta especie está capacitada para consumir los dos tipos de presas (Zapata et al. 2000, Delibes et al. 2003).

4) El aprovechamiento de presas localmente abundantes por especies con patrones dentales especializados para otro tipo de dieta. En Doñana, *Meles*, con un patrón dental especializado en el consumo de invertebrados y frutos, conformó un gremio de consumidores de lagomorfos con *Lynx*. La falta de coherencia entre la morfología de su aparato trófico y su dieta indicaría función inadecuada, pero resalta una estrategia alimenticia exitosa. En Doñana *Meles* se alimenta de los conejos

pequeños que aun no han abandonado sus madrigueras, las cuales excava con sus poderosas garras (Rodríguez et al. 1995). Este hecho refleja la capacidad oportunista de esta especie para hacer uso de los recursos cuando son localmente abundantes (Fedriani et al. 1998, Revilla y Palomares 2002). No obstante, *Meles* preda fundamentalmente sobre gazapos mientras que *Lynx* se alimenta fundamentalmente de conejos adultos y jóvenes (Delibes 1980).

Nuestro trabajo sugiere que la coherencia entre morfogremios y gremios ecológicos de carnívoros terrestres no es posible, al menos en los dos ensambles objeto de nuestro estudio, y en la escala temporal utilizada. Mientras que las especies ocupan clusters discretos en el morfoespacio, en el espacio ecológico las mismas especies pueden ocupar distintos espacios. Sin embargo creemos que esta coherencia podrá ser demostrada con estudios a largo plazo de ensambles persistentes, esto es, aquellos cuyas estructuras gremiales así como la composición de sus miembros sean estables en el tiempo.

CAPÍTULO 9

CONCLUSIONES GENERALES

1) *P. griseus* en nuestra área de estudio presenta dimorfismo sexual moderado, como ocurre en otras especies de cánidos pequeños. No hemos detectado dimorfismo sexual en el *P. culpaeus* probablemente debido al pequeño tamaño de muestra. Basándonos en consideraciones de tipo ecogeográfico, la variación en el tamaño y el peso corporal de *P. griseus* responden a lo esperado. Por el contrario, *P. culpaeus* es más corpulento y menos pesado que otras localidades patagónicas. La estacionalidad climática, los cambios en la abundancia de recursos y la posibilidad de una respuesta a la selección de alimento de gran tamaño (liebre y ovinos) podrían servir de base para una explicación del tamaño de este zorro en Santa Cruz.

2) La carnivoría, fundamentalmente de mamíferos, y en menor grado la insectivoría, son las estrategias de alimentación dominantes que adoptaron los miembros del ensamble de Santa Cruz, probablemente debido a la baja diversidad de presas potenciales que caracteriza a los biomas desérticos y a la Patagonia en particular. Todos los miembros del ensamble basan su dieta en especies autóctonas, y aunque la liebre europea es importante en la dieta de los cánidos, *Galictis* y *Puma*, no constituye el alimento principal de ninguna de las especies del ensamble.

3) La separación ecológica del ensamble de Santa Cruz no está primariamente relacionada con diferencias en sus dietas. El alto grado de solapamiento, anual o estacional, entre pares de especies indica que la forma en que las especies se reparten los recursos alimenticios no es un factor importante estructurante de este ensamble. El uso que las especies hacen del hábitat y las distintas estrategias de caza como explicación alternativa a la falta de correspondencia entre el tamaño de presa y el

tamaño del predador observada en este estudio, podrán proveer información adicional para explicar la coexistencia de estos predadores.

4) La dimensión trófica es un factor muy importante en la separación ecológica de los carnívoros de Doñana. El bajo solapamiento de la dieta entre todos los predadores y la mayor variedad de estrategias alimenticias adoptadas por los miembros del ensamble (carnivoría, frugivoría, insectivoría) son concordantes con la gran diversidad de presas disponibles características de los hábitats mediterráneos.

5) La estructura gremial del ensamble de Santa Cruz no presentó variaciones estacionales, aunque la composición específica de los gremios cambió en los períodos estudiados. Esta estructura no respondió, probablemente, a interacciones competitivas sino que se originó en respuesta a discontinuidades en el espectro de los recursos. Las especies convergen en la utilización de los únicos recursos disponibles, y las respuestas oportunistas individuales de algunas especies producen cambios estacionales en la composición de los gremios. Del mismo modo, la estructura gremial observada en el ensamble de Doñana no presentó variaciones en los períodos estudiados, aunque la composición específica de los gremios cambió en estos períodos como respuesta a las fluctuaciones en la abundancia de conejos. Sugerimos que se cumple la hipótesis de que los gremios se forman en gran medida por asociación de especies separadas ecológicamente debido a la convergencia oportunista sobre recursos abundantes y energéticamente provechosos.

7) Los índices utilizados en este estudio permitieron describir y comparar las características específicas asociadas a los aparatos tróficos de las seis especies de carnívoros de Santa Cruz y de las cinco del Parque Nacional de Doñana, las cuales se agrupan en el espacio morfológico en cuatro y en tres morfogremios, respectivamente, siguiendo un gradiente carnivoría-omnivoría-insectivoría/herbivoría.

8) No encontramos la coherencia esperada entre los gremios tróficos y los morfogremios identificados en los ensambles estudiados, excepto en un período para el ensamble de Santa Cruz. Las restricciones ecológicas impuestas a cada predador por la

abundancia y disponibilidad de las presas así como por las interacciones competitivas con otras especies podrán servir de base para explicar esta falta de coherencia. Ello obliga a considerar con prudencia la interpretación ecológica de los paleogremios basados en caracteres morfológicos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguiar, M.R., J.M. Páruelo, O.E. Sala y W.K. Lauenroth. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7: 381-390.
- Aguilar Amat, J.C., Montes del Olmo, L. Ramírez Díaz y A. Torres Martínez. 1986. Parque Nacional de Doñana, Mapa Ecológico. Ministerio de Agricultura, Pesca y alimentación. ICONA, 23 págs.
- Aldama, J.J. 1993. Ecología energética y reproductiva del lince ibérico (*Lynx pardina*, Temminck 1824) en Doñana. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Aleksiuik, M. y A.P. Stewart. 1977. Food intake, weight changes and activity of confined striped skunks (*Mephitis mephitis*) in winter. *American Midland Naturalist*, 98: 331-342.
- Anchorena, J. 1978. Regiones ecológicas de la Patagonia. EERA-INTA Bariloche. (Informe inédito), 8pp.
- Andersen, A.N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24: 433-460.
- Anderson, A.E. 1983. A critical review of literature on puma (*Felis concolor*). Colorado Division of Wildlife. Special Report, 54: 1-91.
- Andersson, M. y S. Erlinge. 1977. Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 29: 591-597.
- Badyaev, A.V. 2002. Growing apart: ontogenetic perspectives on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 369-378.
- Bellati, J. y J. Von Thungen. 1990. Lamb predation in Patagonian ranches. Págs. 263- 268. En L.R. Davis y R.E. Marsh (eds.): Proceedings of the 14th Vertebrate Pest Conference. University of California, Davis, 360 pp.
- Beltrán, J.F. y M. Delibes. 1991. Ecología trófica del lince Ibérico en Doñana durante un período seco. Doñana Acta Vertebrata, 18:113-122
- Biknevicius, A.R. y B. Van Valkenburgh. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. Págs. 393-428. En J.L. Gittleman (ed.): Carnivore behavior, ecology and evolution. Vol. 2. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York.
- Bininda-Emonds, O.R.P., J.L. Gittleman y A. Purvis. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* 74: 143-175.
- Blanco, G., P. Yorio y M. Bertellotti. 1999. Effects of research activity on hatching success in a colony of south american terns. *Waterbirds*, 22: 148-150.
- Blondel, J. 2003. Guilds of functional groups: does it matters?. *Oikos*, 100: 223-232.
- Booth, B.D y D.W. Larson 1999. Impact of language, history, and choice of system on the study of assembly rules. Págs. 206-229. En Weither, E. y P.A. Keddy (eds.): Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bosakowski, T. y D.G. Smith. 1992. Comparative diets of sympatric nesting raptors in the eastern deciduous forest biome. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 984-992.
- Bothma, J.D., J.A.J. Nel y D. Macdonald. 1984. Food niche separation between four sympatric Namib Desert carnivores. *Journal of Zoology*, 202: 327-340.
- Bradley, R. A. y D.W. Bradley. 1985. Do non- random patterns of species in niche space imply competition?. *Oikos*, 45: 443-446.
- Brailovsky, A.E. y D. Foguelman. 1991. Memoria Verde: Historia ecológica de la Argentina. Editorial Sudamericana, Buenos Aires.
- Branch, L.C., M. Pessino, y D. Villareal. Response of pumas to a population decline of the plains vizcacha. *Journal of Mammalogy*, 77: 1132-1140.
- Brandt, R., A. Kristín y B. Leisler. 1994. Dietary niche breath in a local community of passerine birds: an analysis using phylogenetic contrasts. *Oecologia*, 98: 109-116.
- Brown, J.H. 1987. Variation in desert rodent guilds: patterns, processes and scales. En J.H.R. Gree y P.S. Giller (eds). Organization of communities past and present. Blackwell, Oxford.
- Brown, J.H. y R.C. Lasiewski. 1972. Metabolism of weasels: the cost of being long and thin. *Ecology*, 53: 939-943.
- Brown, W.L. y E.O. Wilson. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*, 5: 49-64.
- Bustamante, J., J.A. Donázar, F. Hiraldo, O. Ceballos y A. Travaini. Differential habitat selection by immature and adult grey eagle-buzzards *Geranoetus melanoleucus*. *Ibis*, 139: 322-330.
- Cabrera, A. y J. Yepes. 1960. Mamíferos Sudamericanos. Ediar, Buenos Aires: 1-268.
- Capurro, A.F., A.J. Novaro, A. Travaini y M.S. Romero. 1997. Improved bile-acid thin- layer chromatography to identify faeces of neotropical carnivores. *Journal of Wildlife Management*, 61: 1424-1427.

- Chalcraft, D.R. y W.J. Resetarits. 2003. Predator identity and ecological impacts: functional redundancy of functional diversity?. *Ecology*, 84: 2407-2418.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly rules: when should history matter?. *Oecologia*, 136: 489-498.
- Chase, J.M. y M.A. Liebold 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago III.
- Chehébar, C. y S. Martín. 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. *Doñana Acta Vertebrata*, 19: 247-292.
- Cody, M.L. y H.A. Money. 1978. convergence versus nonconvergence in Mediterranean – climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 265-321.
- Conell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199: 1302- 1310.
- Corley, J.C., G.J. Fernández, A.F. Capurro, A.J. Novaro, M.C. Funes y A. Travaini. 1995. Selection of cricetine prey by the culpeo fox in Patagonia: a differential prey vulnerability hypothesis. *Mammalia*, 59: 315-325.
- Correia, AM. 2001. Seasonal and interspecific evaluation of predation by mammals and birds on the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in a freshwater marsh (Portugal). *Journal of Zoology*, London, 255:533-541.
- Creel, S. G. Spong y N. Creel. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. En Gittleman, J.L., S.M. Funk, D. Macdonald y R.K. Wayne (eds.): *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, UK.
- Crespo, J.A. 1975. Ecology of the pampas gray fox and the large fox (culpeo). Págs. 179-191. En: Fox, M.W. (ed.). *The wild Canids*. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- Crespo, J.A. y J. De Carlo. 1963. Estudio ecológico de una población de zorros colorados. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia," Serie Ecología*, 1: 1-55.
- Crisci, J.V. y M.F. López Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografía 26, Serie de Biología. OEA, Washington.
- Daner, D.A. y N. Dodd. 1982. Comparison of coyote and grey fox scat diameters. *Journal of Wildlife Management*, 46: 240-241.
- Darwin, C.R. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. Murray.
- Dayan, T., D. Simberloff, E. Tchernov e Y. Yom-Tov. 1989. Inter and intra specific character displacement in mustelids. *Ecology*, 70: 1526-1539.
- Dayan, T, D. Simberloff, E. Tchernov e Y. Yom-Tov. 1990. Feline canines: community-wide character displacement among the small cats of Israel. *American Naturalist*, 136: 39.60.
- Dayan, T, D. Simberloff, E. Tchernov e Y. Yom-Tov. 1992. Canine carnassials: character displacement in the wolves, jackals and foxes of Israel. *Biological Journal of the Linnean Society*, 45: 315-331.
- Dayan, T. y D. Simberloff. 1994. Character displacement, sexual dimorphism, and morphological variation among British and Irish mustelids. *Ecology*, 75: 1063-1073.
- Dayan, T. y D. Simberloff. 1996. Patterns of size separation in carnivore communities. Págs. 243- 266. En: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Vol 2, Cornell University Press.
- Delibes, M. 1980. Feeding Ecology of the Spanish Lynx in the Coto Doñana. *Acta Theriologica*, 25: 309-324.
- Delibes, M. 1982. Notas sobre la distribución pasada y actual del meloncillo *Herpestes ichneumon* en la Península Ibérica. *Doñana Acta Vertebrata*, 9: 341-352.
- Delibes, M. y J. Calderón. 1979. Datos sobre la reproducción del conejo, *Oryctolagus cuniculus*, en Doñana, S.O. de España, durante un año seco. *Doñana Acta Vertebrata*, 6: 91-99.
- Delibes, M. y F. Hiraldo. 1981. The rabbits as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. Págs. 614-622. En: Myers, J, y C..D. McInnes (eds.). *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. University of Guelph, Ontario, Canada.
- Delibes, M y M.I. Adrián. 1987. Effects of crayfish introduction on otter *Lutra lutra* food in the Doñana National Park, SW Spain. *Biological Conservation*, 42: 153-159.
- Delibes, M., M.C. Blazquez, R. Rodríguez-Estrella y S.C. Zapata. 1997. Seasonal food habits of bobcats (*Lynx rufus*) in subtropical Baja California Sur, Mexico. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 478-483.
- Delibes, M., A. Travaini, S. Zapata and F. Palomares. 2003. Alien mammals and the trophic position of the lesser grison (*Galictis cuja*) in Argentinean Patagonia. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 157-162.
- Diuk-Wasser, M.A. y M.H. Cassini. 1998. A study of minor grisons and a preliminary analysis of their role in the control of rabbits in Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 33: 3-6.

- Donazar, J.A., A. Travaini, O. Ceballos, M. Delibes y F. Hiraldo. 1997. Food habits of the great horned owl in northwestern Argentine Patagonia: the role of introduced lagomorphs. *The Journal of Raptor Research*, 3: 364-369.
- Doolan, S.P. y D.W. Macdonald. 1996. Diet and foraging behaviour of group-living meerkats, *Suricata suricatta*, in the southern Kalahari. *Journal of Zoology*, 239: 697-716.
- Dunbrack, R.L. 1993. The allometry of mammalian adaptations to seasonal environments: a critique of the fasting endurance hypothesis. *Oikos*, 66: 336-342.
- Dunham, A.E. 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus meriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecological Monographs*, 50: 309-330.
- Ebenman, B. 1986. Sexual size dimorphism in the great tit *Parus major* in relation to number of coexisting congeners. *Oikos*, 47: 355-359.
- Ebenman, B. y S.G. Nilsson. 1982. Components of niche width in a territorial bird species: habitat utilization in males and females of the cachfinch (*Fringilla coelebs*) on islands and mainland. *American Naturalist*, 119: 331-344.
- Ebensperger, L.A., J.E. Mella, y J.A. Simonetti. 1991. Trophic-niche relationships among *Galictis cuja*, *Dusicyon culpaeus*, and *Tyto alba* in central Chile. *Journal of Mammalogy*, 72: 820-823.
- Eckhardt, R.C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecological Monographs*, 49: 129-149.
- Emerson, S.B. y L.B. Radinsky. 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology*, 6: 295-312.
- Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 20: 217-283.
- Erlinge S., G. Göransson, G. Högstedt, O. Luberg, J. Loman, I.N. Nilsson, T. Nilsson, T. Von Schantz y M. Sylvén. 1982. Factors limiting numbers of vertebrate predators in a predator prey community. *Transactions of the International Congress of Game Biology*, 14: 261-268.
- Erlinge, S., G. Göransson, G. Högstedt, G. Jansson, O. Luberg, J. Loman, I.N. Nilsson, T. Nilsson, T. Von Schantz y M. Sylvén. 1984. Can vertebrate predators regulate their prey?. *American Naturalist*, 123: 125-133.
- Ewer, R.F. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press, Ithaca, NY. U.S.A.
- Fariás, A.A. y F.M. Jaksic. 2004. Efectos directos e indirectos de la disponibilidad de recursos sobre la estructura de gremios de un ensamble de vertebrados depredadores. II Reunión Bienal de Ecología. Mendoza, Argentina.
- Fedriani, J.M. 1996. Dieta anual del zorro *Vulpes vulpes* en dos hábitats del Parque Nacional de Doñana. Doñana Acta Vertebrata, 23: 143-153.
- Fedriani, J.M. 1997. Relaciones interespecíficas entre el lince ibérico, *Lynx pardina*, el zorro *Vulpes vulpes*, y el tejón *Meles meles* en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, España.
- Fedriani, J.M., P. Ferreras y M. Delibes. 1998. Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Doñana National Park. *Journal of Zoology*. London, 245: 214-218.
- Fedriani, J.M. y Travaini A. 2000. Predator trophic guild assignment: the importance of the method of diet quantification. *Revue d' Ecologie - La Terre et la Vie*, 55: 129-139.
- Fedriani, JM, F. Palomares y M. Delibes. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia*, 121:138-148.
- Fedriani, JM, T.K. Fuller, R.M. Sauvajot, y E.C. York. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125: 258-270.
- Fernandez, G.J., J.C. Corley y A.F. Capurro. 1997. Identification of cougar and jaguar feces through bile acid chromatography. *Journal of Wildlife Management*, 61: 506-510.
- Fernández, J.A. 1982. Guía de campo del Parque Nacional de Doñana. Ediciones Omega. Barcelona. España.
- Ferreras, P. 1994. Patrones de dispersión de lince ibérico (*Lynx pardina*) en Doñana e implicaciones para su conservación. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Ferreras, P. y D.W. Macdonald. 1999. The impact of American mink (*Mustela vison*) on water birds in the upper Thames. *Journal of Applied Ecology*, 36: 701-708.
- Ferreras, P., A. Travaini, S.C. Zapata, y M. Delibes. Sometido. Short term responses of mammalian carnivores to a sudden collapse of rabbits in mediterranean Spain. *Ecography*.
- Ferreras, P., M. Delibes, F. Palomares, J.M. Fedriani, J. Calzada y E. Revilla (en prensa). Proximate and ultimate causes of dispersal in the iberian lynx *Lynx pardinus*. *Behavioral Ecology*.
- Fuentes, E.R. y F.M. Jaksic. 1979. Latitudinal size variation of Chilean foxes: tests of alternative hypotheses. *Ecology*, 60: 43-47.

- Fuller, T.K. y P.R. Sievet. 2001. Carnivore demography and the consequences of changes in prey availability. En Gittleman, J.L., S.M. Funk, D. Macdonald y R.K. Wayne (eds.): Carnivore Conservation. Cambridge University Press, UK.
- Fuller, T.K., W.A. Johnson, W.L. Franklin W.L. y K.A. Johnson. 1987. Notes of the Patagonian hog-nosed skunk (*Conepatus humboldtii*) in southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 68:864-867.
- Futuyma, D.J. y G. Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 207-233.
- García Perea, R. 1991. Variabilidad morfológica del género *Lynx* Kerr, 1972 (Carnivora, Felidae). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.
- García-Perea, R. 1994. The pampas cat group (genus *Lynx* Severtzov, 1858) (Carnivora: Felidae), a Systematic and Biogeographic Review. *American Museum Novitates*. American Museum of Natural History, NY. Number 3096, 35págs.
- Gay, S.W. y T.L. Best. 1996. Age-related variation in skulls of the puma (*Puma concolor*). *Journal of Mammalogy*, 77: 191-198.
- Geist, V. 1987. Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1035-1038.
- Ginsberg, J.R. y D.W. Macdonald. 1990. Foxes, wolves, jackals, and dogs. An action plan for the conservation of canids. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland, 116 págs.
- Gitay, H. y R. Noble. 1997. What are functional types and how should seek them?. Págs. 20-46. En: T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds). *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gittleman, J.L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia*, 67: 540-554.
- Gittleman, J.L. y V. Van Valkenburgh. 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny and behavioral ecology. *Journal of zoology*, 242: 97-117.
- Gomes de Oliveira, T. 1994. Neotropical cats. Ecology and conservation. Universidade Federal do Maranhao, EDUFMA, Sao Luis, MA, Brasil.
- González, L. y P. Rial. 2004. Guía Geográfica interactiva de Santa Cruz. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Santa Cruz.
- Gortázar, C., A.Travaini y M. Delibes. 2000. Habitat-related microgeographic body size variation in two Mediterranean populations of red fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of Zoology*. London, 250: 335-338.
- Gouts, N., F. Salomone, E. Orroño y P. Tallade. 1999. Relevamiento de micromamíferos en el Bajo Giuliani, provincia de La Pampa, Argentina. Resúmenes VII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales, Santa Rosa, La Pampa, 1 al 3 de Diciembre de 1999.
- Greaves, W.S. 1983. A functional analysis of carnassial biting. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20: 353-363.
- Greene, H.W. y Jaksic, F.M. 1983. Food-niche relationships among sympatric predators: effects of level of prey identification. *Oikos* 40: 151-154.
- Grigera, D.E. y E.H. Rapoport. 1983. Status and distribution of the European hare in South America. *Journal of Mammalogy*, 64:163-166.
- Hairston, N.G. 1981. An experimental test of a guild: salamander competition. *Ecology*, 62: 65-72 .
- Harris, G. 1998. A guide to birds and mammals of coastal Patagonia. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Hawkins, B.A. y J.A. Diniz-Filho. 2004. "latitude" and geographic patterns in species richness. *Oikos*, 27: 268-272.
- Hawkins, C.P. y J.A. MacMahon. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology*, 34: 423-451 .
- Hedrick, A.V. y E.J. Temeless. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 136-138.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (*Muridae*) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana Zoology*, Chicago Natural History Museum, 46: 3-524.
- Hespenheide, H.A. 1971. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis*, 113: 59-72.
- Hespenheide, H.A. 1973. Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 213-229.
- Hiraldo, F., J.A. Donázar, O. Ceballos, A. Travaini, J. Bustamante y M. Funes. 1995. Breeding biology of a Grey Eagle-buzzard (*Geranoaetus melanoleucus*) population in Patagonia. *Wilson Bulletin*, 107: 675-685.
- Holling, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91:385-398

- Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6: 56-70.
- Hooper, D.U. y P.M. Vitousek 1997. The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277: 1302-1305.
- Hooper, D.U. y P.M. Vitousek 1998. Effect of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological monographs*, 68: 121-149.
- Howard, W.H. y R.E. Marsh. 1982. Spotted and hog-nosed skunks. Págs. 664-673. En: J. A. Chapman and G. A. Feldhammer (eds.). *Wild mammals of North America*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalía or why are there so many kind of animals?. *American Naturalist*, 93: 145-159.
- Iriarte, J.A., W.L. Franklin, W.E. Johnson y K.H. Redford. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia*, 85: 185-190.
- Iriarte, J.A., W.E. Johnson y W.L. Franklin. 1991. Feeding ecology of the Patagonian puma in southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 145-156. Jaksic, F.M., R.P. Schlatter y J.L. Yáñez. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy*, 61: 254-260.
- Jaksic, F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos*, 37: 397-400.
- Jaksic, F.M. y R.C. Soriguer. 1981. Predation upon the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Mediterranean habitats of Chile and Spain: a comparative analysis. *Journal of Animal Ecology*, 50:269-281.
- Jaksic, F.M. y H.E. Braker. 1983. Food - niche relationships and guild structure of diurnal birds of prey: competition versus opportunism. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 2230- 2241.
- Jaksic, F. y J. Simonetti. 1987. Predator/prey relationships among terrestrial vertebrates: an exhaustive review of studies conducted in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60: 221-224.
- Jaksic, F. y M. Delibes. 1987. A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predator differing in species richness: causes, correlations, and consequences. *Oecologia*, 71: 461-472.
- Jaksic, F.M. y R.G. Medel. 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia*, 82: 87-92.
- Jaksic, F.M., R.P. Schlatter y J.L. Yáñez. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy*, 61: 254-260.
- Jaksic, F.M., J.L. Yáñez, y J.R. Rau. 1983. Trophic relations of the southernmost populations of *Dusicyon* in Chile. *Journal of Mammalogy*, 64: 693-697.
- Jaksic, F.M., J.E. Jiménez y P. Feinsinger. 1991. Dynamics of guild structure among avian predators: competition or opportunism? Págs. 1480-1488. En: Bell, B.D., R.O. Cossee, J.E.C. Flux, B.D. Heather, R.A. Hitchmough, C.J. Robertson y M.J. Williams (eds). *Actas XX Congressus Internationalis Ornithologici*. Volume III,. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington.
- Jaksic, F.M., P. Feinsinger y J.E. Jimenez. 1993. A long - term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid Neotropical site. *Oikos*, 67: 87-96.
- Jaksic, F.M., P. Feinsinger y J.E. Jiménez. 1996. Ecological redundancy and long-term dynamics of vertebrates predators in semiarid Chile. *Conservation Biology*, 10: 252-262.
- James, F.C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51: 365-390.
- Jedrzejewka, B y W. Jedrzejewski. 1998. Predation in vertebrate communities: the Białowieża primeval forest as a case study. Springer, Berlín Heidelberg, NY.
- Jiménez, J.E., P. Feinsinger y F. Jaksic. 1992. Spatiotemporal patterns of an irruption and decline of small mammals in northcentral Chile. *Journal of Mammalogy*, 73: 356-364.
- Jiménez J.E., J.L. Yáñez, E.L. Tabilo y F.M. Jaksic. 1995. Body size of Chilean foxes: a new pattern in light of new data. *Acta Theriologica*, 40: 321-326.
- Jiménez, J.E., J.L. Yáñez y F.M. Jaksic. 1996 a. Inability of thin-layer chromatography to distinguish faeces from congeneric foxes by their bile acid contents. *Acta Theriologica*, 41: 211-215.
- Jiménez J.E., J.L. Yáñez, E.L. Tabilo y F.M. Jaksic. 1996 b. Niche complementarity of South American foxes: reanalysis and test of a hypothesis. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 113-123.
- Joern, A. y L.R. Lawlor. 1981. Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources. *Oikos*, 37: 93-104.
- Johnson, W.E. y W.L. Franklin. 1991. Feeding and spatial ecology of *Felis geoffroyi* in southern Patagonia. *Journal of Mammalogy*, 72: 815-820.

- Johnson, W.E. y W.L. Franklin. 1994 a. Role of body size in the diets of sympatric gray and culpeo foxes. *Journal of Mammalogy*, 75: 163-174.
- Johnson, W.E y W.L. Franklin. 1994 b. Conservation implications of South American grey fox (*Dusicyon griseus*) socioecology in the Patagonia of southern Chile. *Vida Silvestre Neotropical*, 3: 16-23.
- Johnson, W.E. y W.L. Franklin. 1994 c. Spatial resource partitioning by sympatric gray fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1788-1793.
- Johnson, W.E., Franklin W.L. y J.A. Iriarte. 1990. The mammalian fauna of the northern Chilean Patagonia: a biogeographical dilemma. *Mammalia*, 54: 457-469.
- Johnson, W.E., T.K. Fuller, G. Arrabillaga, W.L. Franklin, y K.A. Johnson. 1988. Seasonal changes in activity of the Patagonian hog-nosed skunk (*Conepatus humboldtii*) in Torres del Paine National Park, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61: 217-221.
- Jolliffe, I.T. 1982. A note on the use of principal components in regression. *Journal of the Royal Statistical Society, Series C (Applied Statistics)*, 31: 300-303.
- Jones, M. 1997. Character displacement in Australian dasyurid carnivores: size relationships and prey size patterns. *Ecology*, 78: 2569-2587.
- Kalco, E.K.V., C.O. Handley, y D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Págs. 503-553. En: Cody, M. Y J. Smallwood (eds.). *Long-term studies in vertebrate communities*. Academic Press.
- Karanth, K.U. y M.E. Sunquist. 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 64: 439-450.
- Karr, J. 1980. Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. *The Auk*, 97: 283-298.
- Karr, J. y F.C. James. 1995. Ecomorphological configurations and convergent evolution. Págs. 258-291. En: Cody, M.L. y J. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Massachussets.
- Keddy, P.A. 1990. The use of functional as oppsed to phylogenetic systematics: a first step in predictive community ecology. Págs. 387-406. En: Kawano, S. (ed.). *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. Academic press, Londres.
- Keddy, P.A. 2001. *Competition*. Kluwer Academic Publisher.
- Kieser, J.A: 1995. Gnathomandibular morphology and character displacement in the bat-eared fox. *Journal of Mammalogy*, 76: 542-550.
- King, C. 1989. The advantages and disadvantages of small size to weasels, *Mustela* species. Págs. 302-334. En: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore behaviour, ecology and evolution*. Chapman and Hall, London.
- King, C.M. 1991. Body size-prey size relationship in European stoats *Mustela erminea*: a test case. *Holarctic Ecology*, 14: 173-185.
- Korpimäki, E. 1984. Population dynamics of birds of prey in relation to fluctuations in small mammals populations in western Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 21: 287-293.
- Kraus, C. y H.G. Rödel. 2004. Where have all the cavies gone?. Causes and consequences of predation by the minor grison on a wild cavy population. *Oikos*, 105: 489-500.
- Kroon, H.y H. Olf. 1995. On the use of the guild concept in plant ecology. *Folia Geobotanica*, 30: 519-528.
- Krzanowski. 1988. Missing value imputation in multivariate data using the singular value decomposition of a matrix. *Biometrical letters*. 25: 31-39.
- Kufner, M.B. 1986. Tamaño, actividad, densidad relativa y preferencia de hábitat de los pequeños y medianos mamíferos de Doñana, como factores condicionantes de su tasa de prelación. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- Lancelotti, J. 2002. Estudio de los patrones de crecimiento en trucha arco iris a partir del análisis de escamas. Seminario de Licenciatura. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Puerto Madryn, 55 págs.
- Landres, P.B. 1986. Guild applications to modern management problems. Págs. 48-49. En: Severinghaus W.D. y T.D. James (eds.). *Conference on applications of the guild concept to environmental management*. U.S. Army Corps of Engineers Technical Manuscript. W-86 / 07, Champaign.
- Landres, P.B. y J.A. MacMahon. 1980. Guilds and community organization: analysis .of an oak woodland avifauna in Sonora, Mexico. *Auk*, 97: 351-365
- Landres, P.B. y J.A. MacMahon. 1983. Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. *Ecological Monographs*, 53: 183-208.

- Larivière, S. y M. Crête. 1993. The size of eastern coyotes (*Canis latrans*): a comment. *Journal of Mammalogy*, 74: 1072-1074.
- Law, R. y A.R. Watkinson. 1989. Competition. Págs. 243-284. En: J.M. Cherrett (ed.). *Ecological concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lawlor, L.R. 1980. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *American Naturalist*, 116: 394-408.
- Legendre, S. y C. Roth. 1988. Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology*, 1:85-89.
- León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo y A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia Extra Andina. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- Levins, L.R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Lindstedt, S.L. y M.S. Boyce. 1985. Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *American Naturalist*, 125: 873-878.
- Little, R.J.A y D.B. Rubin. 1987. *Statistical analysis with missing data*. Wiley, New York, 278 págs.
- Lockie, J.D. 1959. The estimation of the foods of foxes. *Journal of Wildlife Management*, 23: 224-227.
- Lockie, J.D. 1961. The food of the pine marten *Martes martes* in west Cross-shire, Scotland. *Proceedings of the Zoological Society, London*, 136: 187-195.
- López de Casenave, J.L. 2001. Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del monte. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 117 págs.
- López-González, C.A. y A. González-Romero. 1998. A synthesis of current literature and knowledge about the ecology of the puma (*Puma concolor* Linnaeus). *Acta Zoologica Mexicana*, 75:171-190.
- M' Closkey, R.T. 1976. Community structure in sympatric rodents. *Ecology*, 57: 728-739.
- Mac Arthur, R. H. 1972. *Geographical ecology. Patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- Mac Nally, R.C. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology*, 64: 1646-1652.
- MacArthur, R.H. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101: 377-385.
- Macdonald, D. 1992. *The velvet claw. A natural history of the carnivores*. BBC books, Londres. 253 págs.
- Maiorana, V.C. 1978. An explanation for ecological and developmental constants. *Nature*, 273: 375-377.
- Manly, B.F.J. 1994. *Multivariate Statistical Methods. A Primer. Segunda Edición*. Chapman & Hall, Londres, UK. 216 págs.
- Mares, M.A., R.M. Bárquez, J.K. Brown y R.A. Ojeda. 1996. Observations of the mammals of Tucumán province, Argentina. I. Systematics, distribution and ecology of the Didelphimorpha, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, and Lagomorpha. *Annals of the Carnegie Museum*, 65:89-152.
- Márquez, A. y R.A. Fariña. 2003. Dental morphology and diet in canids and procyonids from Uruguay. *Mammalia*, 67: 567-573.
- Marti, C.D., K. Steenhof, M.N. Kochert y J.S. Marks. 1993. Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. *Oikos*, 67: 6-18.
- Martín R, A. Rodríguez y M. Delibes. 1995. Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in a mediterranean environment. *Oecologia*, 101:45-50.
- Martínez, D.R., J.R. Rau, R.E. Murua y M.S. Tillería. 1993. Depredación selectiva de roedores por zorros chillas (*Pseudalopex griseus*) en la pluviselva valdiviana, Chile. *Revista Chilena de historia Natural*, 66: 419-426.
- Mayr, E. 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution*, 10: 105-108.
- McNab, B.K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52: 845-854.
- Medel, R. y F.M. Jaksic. 1988. Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61: 67-79.
- Meserve, P.L., J.R. Gutierrez, L.C. Contreras y F.M. Jaksic. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in north-central semi-arid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy*, 76: 580-595.
- Miles, D.B. 1990. A comparison of three multivariate statistical techniques for the analysis of avian foraging data. *Studies in Avian Biology*, 13: 295-308.
- Millar, J.S. y G.J. Hickling. 1990. Fasting endurance and the evolution of mammalian body size. *Functional Ecology*, 4: 5-12.

- Moehlmann, P.D. 1989. Intraspecific variation in canid social systems. Págs. 143-163. En: J.L. Gittlemann (ed.). Carnivore behavior, ecology, and evolution. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Monjeau, J.A., N. Bonino y S. Saba. 1994. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 1: 143-156.
- Moros, P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (carnivora): the roles of food habits and breeding systems. *Oikos*, 34:147-158.
- Morris, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecología*, 136: 1-13.
- Movía, C.A., A. Soriano y R.J.C. León. 1987. La vegetación de la cuenca del Río Santa Cruz (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Darwiniana*, 28: 9-78.
- Naeem, S. 2002. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, 83: 2925-2935.
- Navarro, J. y M.B. Martella. 1999. Conservación y manejo del choique (*Pterocnemia pennata*) en Patagonia. Informe Técnico, Centro de Zoología Aplicada, Universidad Nacional de Córdoba.
- Novaro, A.J. 1991. Feeding ecology and abundance of a harvested population of culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in Patagonia. Tesis de Maestría. Universidad de Florida, Gainesville, 103 págs.
- Novaro, A.J. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. Mammalian Species. No.558, 8 págs.
- Novaro, A.J., M.C. Funes y R.S. Walker. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological conservation*, 92: 25-33.
- Novaro, A., M.C. Funes y J. Jiménez. 2004. Patagonian foxes. Págs 243-254 en: D.W. Macdonald y C. Sillero-Zubiri (eds.). *Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford University Press.
- Nowel, K. y P. Jackson. 1996. Wild cats: status, survey and conservation action plan. IUCN/SSC Cat Specialist Group. 382 págs.
- O'Donoghue, M., S. Boutin, C.J. Krebs y E.J. Hofer. 1977. Numerical responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos*, 80: 150-162.
- O'Donoghue, M., S. Boutin, C.J. Krebs, D.L Murray y E.J. Hofer. 1998 a. Behavioural response of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos* 82: 169-183.
- O'Donoghue, M., S. Boutin, C.J. Krebs, G. Zuleta, D.L Murray y E.J. Hofer. 1998 b. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology*, 79: 1192-1208.
- Oliva, G., L. González, P. Rial y E. Livraghi. 2001. Areas ecológicas de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Pp. 41-82 en: Borrelli, P. y G. Oliva (eds.) *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral. Tecnología de manejo extensivo*. Convenio INTA-UNPA-CAP. Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina.
- Palmquist, P., A. Arribas y B. Martínez-Navarro. 1999. Ecomorphological study of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain. *Lethalia*, 32: 75-88.
- Palomares, F. 1993. Opportunistic feeding of the Egyptian mongoose, *Herpestes ichneumon* (L.) in Southwestern Spain. *Revue d' Ecologie - La Terre et la Vie*, 48:295-304.
- Palomares, F. y M. Delibes. 1990. Factores de transformación para el cálculo de la biomasa consumida por gineta (*Genetta genetta*) y meloncillo (*Herpestes ichneumon*) (Carnivora, Mammalia). *Miscelanea Zoologica*, 14: 233-236.
- Palomares, F. y M. Delibes. 1991 a. Alimentación del meloncillo *Herpestes ichneumon* y de la gineta *Genetta genetta* en la Reserva Biológica de Doñana, S.O de la Península Ibérica. *Doñana Acta Vertebrata*, 18:5-20.
- Palomares, F. y M. Delibes. 1991 b. Ecología comparada de la gineta *Genetta genetta* y del meloncillo *Herpestes ichneumon* (Mammalia, Viverridae) en Doñana (SO de la Península Ibérica). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. (Sec. Biol.)*, 87: 1-4.
- Palomares, F., P. Ferreras, J.M. Fedriani y M. Delibes. 1996. Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology*, 33: 5-13.
- Palomares, F., P. Ferreras, A. Travaini y M. Delibes. 1998. Co-existence between iberian lynx and egyptian mongooses: estimating interacción strength by structural equation modelling and testing by an observational study. *Journal of animal ecology*, 67: 967-978.
- Palomares, F., M. Delibes, E. Revilla, J. Calzada y J.M. Fedriani. 2001. Spatial ecology of the Iberian lynx and abundance of its primary prey, the European rabbit, in a heterogeneous environment. *Wildlife Monographs*, 148:1-36
- Parera, A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. El Ateneo, Buenos Aires. 450 págs.
- Pearson, O.P. 1984. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, southern Argentina. *Journal of Zoology, London*, 202: 225-237.
- Pearson, O.P. 1988. Biology and feeding dynamics of a south american herbivorous rodent, *Reithrodon*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 23: 25-39.

- Pearson, O. P. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanín National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 2: 99-148.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review on Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 71: 2141-2145.
- Pianka, E.R. 1978. *Evolutionary ecology*. Second edition. Harper & Row, New York.
- Pianka, E.R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos*, 35: 194-201.
- Pianka, E.R. 1981. Competition and niche theory. Págs. 167-196. En: May R.M. (ed.). *Theoretical Ecological. Principles and Applications*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Pielou, E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. New York, Wiley-Interscience.
- Piersma, T. y N.C. Davidson. 1991. Confusions of mass and size. *The Auk*, 108: 441-442.
- Pimm, S.L. y J.H. Lawton. 1980. Are food webs divided into compartments?. *Journal of Animal Ecology*, 49: 879-898.
- Polis, G.A. 1991. Desert communities: an overview of patterns processes. Págs. 1-26. En: Polis G.A.(ed.). *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press, Tucson.
- Popowics, T.E. 2003. Postcanine dental form in the Mustelidae and Viverridae (Carnivora: Mammalia). *Journal of Morphology*, 256: 322-341.
- Potvin, C. y D.A. Roff. 1993. Distribution-free and robust statistical methods: viable alternatives to parametric statistics?. *Ecology*, 74: 1617-1628.
- Prestrud, P. y K. Nilssen. 1995. Growth, and sexual dimorphism in arctic foxes. *Journal of Mammalogy*, 76: 522-530.
- Prevosti, F.J. y U.F.J. Pardiñas. 2001. Variaciones corológicas de *Lyncodon patagonicus* (Carnivora, Mustelidae) durante el cuaternario. *Journal of Neotropical Mammalogists*, 8: 21-39.
- Prevosti, F.J. y A. Travaini. En prensa. New records of *Galictis cuja* (Molina 1782) (Carnivora Canidae) in Southern Patagonia. *Zeitschrift für Säugetierkunde*.
- Purvis, A., G.M. Mace y J.L. Gittleman. 2001. Past and future carnivore extinctions: a phylogenetic perspective. En Gittleman, J.L., S.M. Funk, D. Macdonald y R.K. Wayne (eds.): *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, UK.
- Radinsky, L.B. 1981. Evolution of skull shape in carnivores. 1. Representative modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15: 369-368.
- Radinsky, L.B. 1985. Approaches in evolutionary morphology: a search for patterns. *Annual Review in ecology and sistematics*, 16: 1-14.
- Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *Quarterly Review Biology*, 51: 245-276.
- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist*, 111: 917-938.
- Rau, J. 1987. *Ecología del zorro, *Vulpes vulpes* L., en la Reserva Biológica de Doñana, S.O. de España*. Tesis Doctoral. Univeridad de Sevilla, España. 265 págs.
- Rau, J., M. Delibes y J.F. Beltrán. 1987. Estudio comparado de la dieta de los zorros mediterráneos (Carnivora, Canidae). *Anales del Museo Natural de Valparaiso*, 18: 163-168
- Rautenbach, I.L. y J.A.J. Nel. 1978. Coexistence in Transvaal Carnivora. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 6: 138-145.
- Redford, K.H. y Eisenberg J.F. 1992. *Mammals of the neotropics: the southern cone: 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. University of Chicago Press. Chicago, IL. 430 págs.
- Redpath, S. y S.J. Thirgood. 1999. Numerical and functional responses in generalist predators: hen harriers and peregrines on Scottish grouse moors. *Journal of Animal Ecology*, 68: 879-892.
- Reich, P.B., J. Knops, D. Tilman, J. Craine, D.S. Ellsworth, M. Tjoelker, T. Lee, et al. 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature*, 401: 809-812.
- Remsen, J.V. Jr. 1985. Community organization and ecology of birds of high elevation humid forest of the Bolivian Andes. *Ornithological Monographs*, 36: 733-756.
- Revilla, E. y F. Palomares. 2002. Does local feeding specialization exist in Eurasian badgers? *Canadian Journal of Zoology*, 80: 83-93
- Reynolds, J.C. y N.J. Aebischer. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recomendations based on a study of the fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review*, 21: 97-122.

- Rial, P. 2001. Grandes Unidades de Paisaje. P.p. 22-40 en: Borreli, P. y G. Oliva (eds.) Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral. Tecnología de manejo extensivo. Convenio INTA-UNPA-CAP. Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina.
- Rice, W.E. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223-224.
- Ricklefs, R.E y G.W. Cox. 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies. *Oikos*, 29: 60-66.
- Ricklefs, R.E. y J. Travis. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk*, 97: 321-338.
- Ricklefs, R.E. y D.B. Miles 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. Págs. 13-41. En: Wainwright, P.C. y S.M. Reilly (eds). *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Rising, J.D. 1987. Geographic variation of sexual dimorphism in size of Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*): a test of hypotheses. *Evolution*, 41: 514-524.
- Roig, V.G. 1989. Desertificación y distribución geográfica de mamíferos en la República Argentina. Págs. 236-278. En: Roig, F.A. (ed.). *Detección y control de la desertificación*. Centro Regional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Mendoza, Argentina.
- Romo, M.C. 1995. Food habits of the Andean fox (*Pseudalopex culpaeus*) and notes of the mountain cat (*Felis colocolo*) and puma (*Felis concolor*) in the Río Abiseo National Park, Perú. *Mammalia*, 59: 335-343.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant - arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43: 95-124.
- Root, R.B. y S.J. Chaplin. 1976. The life - styles of tropical milkweed bugs, *Oncopeltus* (Hemiptera, Lygaeidae) utilizing the same hosts. *Ecology*, 57: 132-140.
- Rosatte, R.C., M.J. Power y C.D. MacInnes. 1991. Ecology of urban skunks, raccoons, and foxes in metropolitan Toronto. Págs. 31-38. En: Adams L.W. y D.L. Leedy (eds.). *Wildlife conservation in metropolitan environments*. Columbia: NIUW Symposium serie 2. National Institute for Urban Wildlife.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rosenzweig, M.L. 1966. Community structure in sympatric carnivores. *Journal of Mammalogy*, 47: 602-620.
- Rusterholz, K.A. 1981. Competition and the structure of an avian foraging guild. *American Naturalist*, 118: 173-190.
- Salomone, F, N. Gouts y S Tiranti. 2000. Micromamíferos de Cuchillo-Có, La Pampa. Resúmenes III Jornadas de Ciencia y Técnica de La Universidad Nacional de La Pampa. Santa Rosa, La Pampa, Argentina. 22 de septiembre.
- Schaller, G.B. 1996. Introduction: carnivores and conservation biology. En: Gittleman J.L. (ed.). *Carnivore behaviour, ecology and evolution*, vol 2. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Schluter, D. y R.E. Ricklefs. 1993. Convergence and the regional component of species diversity. Págs. 230-240. En: Ricklefs, R.E. y D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical patterns*. The Chicago University press. Chicago and London.
- Schmitz, O.J. y K.B. Settle 2001. Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web. *Ecology*, 82: 2072-2081.
- Schnitzler, H. y E.K.V. Kalco 1998. How echolocating bats search for food. Págs. 183-196. En: Kunz, T.H. y .A. Racey (eds.). *Bats: phylogeny, morphology, echolocation and conservation biology*. Smithsonian Institution Press.
- Schoener, T.W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155: 474-477.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 369:404.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Schoener, T.W. 1986. Resource partitioning. Págs. 91-126. En: J. Kikkawa y D.J. Anderson (eds.). *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Melbourne.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64: 419-461.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1995. *Estadística no paramétrica aplicada a las Ciencias de la Conducta*. Segunda edición. Trillas, México. 437 págs.

- Silveira, L. 1995. Notes on the distribution and natural history of the pampas cat, *Felis colocolo*, in Brasil. *Mammalia*, 59: 284-288.
- Simberloff, D. y W. Boecklen. 1981. Santa Rosalía reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, 35: 1206-1228.
- Simberloff, D. y T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 115-143.
- Simonetti, J.A. 1986. Human induced dietary shift in *Dusicyon culpaeus*. *Mammalia*, 50: 406-408.
- Simonetti, J.A., A. Poiani y K.J. Raedeke. 1984. Food habits of *Dusicyon griseus* in northern Chile. *Journal of Mammalogy*, 65: 515-517.
- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 38: 622-630.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. The principle and practice of numerical classification. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. Biometry. 2nd ed. W. H. Freeman and Co. San Francisco. 832 págs.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Rev. Arg. de Investigaciones Agrícolas*, Buenos Aires, 10: 323-347.
- Soriano, A. 1983. Deserts and semi-deserts of Patagonia. En N.E. West (ed). *Temperate deserts and semideserts* pp. 423-459. Elsevier, Amsterdam, Netherlands
- Soriano, A. y C.P. Movia. 1986. Erosión y desertización en la Patagonia. *Interciencia*, 11: 77-83.
- Soriguer, R.C. y P.M. Rogers. 1981. The European wild rabbit in Mediterranean Spain. Págs. 601-613. En: Myers. K. y C.D. McInnes (eds). *World Lagomorph Conference*. University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada.
- Southwood, T.R.E. 1996. Natural communities: structures and dynamics. *Transactions of the Royal Society of London Biology*, 351: 1113-1129.
- Spencer, L.M. 1995. Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae. *Journal of Mammalogy*, 76: 448-471.
- Strauss, R.E. 1982. Statistical significance of species clusters in association analysis. *Ecology*, 63: 634-639.
- Strauss, R.E., N. M. Atanassov y J. Alves de Oliveira. 2003. Evaluation of the principal – component and expectation – maximization methods for estimating missing data in morphometric studies. *Journal of vertebrate paleontology*, 23: 284-296.
- Sunquist, M.E. y F.C. Sunquist. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. En: Gittleman J.L. (ed.). *Carnivore behaviour, ecology and evolution*, vol 1. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Symstad, A.J. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, 81: 99-109.
- Taber, A.B., A.J. Novaro, N. Nereis y F.H. Colman. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica*, 29: 202-210.
- Terborgh, J. 1992. Diversity in tropical rain forest. *Scientific American Library*, N.Y.
- Terborgh, J. y S. Robinson. 1986. Guilds and their utility in ecology. Págs. 65-90. En: Kikkawa, J. y D.J. Anderson (eds.). *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Melbourne.
- Thom, M.D., L.A. Harrington y D.W. Macdonald. 2004. Why are American mink sexually dimorphic?. A role for niche separation. *Oikos*, 105: 525-535.
- Thurber, J.M. y R.O. Peterson. 1991. Changes in body size associated with range expansion in the coyote (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy*, 72: 750-755.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75: 2-16.
- Travaini, A. 1994. Demografía de la población de zorros (*Vulpes vulpes*) del Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, España.
- Travaini, A. 1995. Análisis trófico de un grupo taxonómico de mamíferos (Orden Carnivora) en el Parque Nacional de Doñana, Suroeste de España. II Jornadas Españolas de Conservación y Estudios de los mamíferos. Mollina, España.
- Travaini, A., J. Aldama, R. Laffitte y M. Delibes. 1993. Home range and activity patterns of red fox, *Vulpes vulpes*, breeding females. *Acta Theriologica*, 38: 427-434.
- Travaini, A., J.A. Donázar, M. Funes, M. Delibes y F. Hiraldo. 1996. The introduced european hare (*Lepus*) in the argentinean patagonia as a prey for native vertebrate predators. XII Lagomorph Workshop. Clermont-Ferrand, Francia.
- Travaini, A., M. Delibes y O. Cevallos. 1998. Summer foods of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in Patagonia. *Journal of Zoology*. London, 246: 457-460.
- Travaini, A., J. Juste B., A.J. Novaro y A.F. Capurro 2000 a. Sexual dimorphism and sex identification in the culpeo fox, *Pseudalopex culpaeus*, Carnivore, Canidae. *Wildlife Research*, 27: 669-674.

- Travaini, A., S. C. Zapata, R. Martínez-Peck y M. Delibes. 2000 b. Percepción y actitud humanas hacia la predación de ganado ovino por el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) en Santa Cruz, Patagonia Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 7: 117-129.
- Travaini, A., R. M. Peck y S.C. Zapata. 2001. Selection of odor attractants and meat delivery methods to control culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus*) in Patagonia. *Wildlife Society Bulletin*, 29(4):1089-1096.
- Travaini, A., R. Martínez Peck y S.C. Zapata. 2004. Desarrollo de metodologías selectivas para el control de predadores en Patagonia. Informe final. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación. Consejo Agrario Provincial. 54 págs.
- Valverde, J.A. 1958. An ecological sketch of the Coto Doñana. *British Birds*, 51: 1-13.
- Van Valkenburgh, B. 1985. Locomotor diversity within past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology*, 11: 406-428.
- Van Valkenburgh, B. 1988. Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology*, 14: 155-173.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. Págs. 410-436. En: Gittleman J.L. (ed.). *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, NY. Estados Unidos de América.
- Van Valkenburgh, B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids: evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, 17: 340-362.
- Van Valkenburgh, B. 1995. Tracking ecology over geological time: evolution within guilds of vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 71-76.
- Van Valkenburgh, B. y K.P. Koepfli. 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. Págs. 15-37. En Dunstone, N. y M.L. Gorman (eds.). *Mammals as predator*, FALTAN DATOS
- Van Valkenburgh, B. y R.K. Wayne. 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric east african jackals. *Ecology*, 75: 1567-1581.
- Veblen, T.T., M. Mermoz, C. Martín y T. Kitzberger. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology*, 6: 71-83.
- Villafuerte, R., A. Lazo, y S. Moreno. 1997. Influence of food abundance and quality on rabbit fluctuations: conservation and management implications in Doñana National Park (SW Spain). *Revue d'Ecologie- La Terre et la Vie*, 52: 345-356.
- Villafuerte, R., C. Calvete, C. Gortázar y S. Moreno. 1995. a. First epizootic of rabbit hemorrhagic disease in free living populations of *Oryctolagus cuniculus* at Doñana National Park, Spain. *Journal of Wildlife Diseases*, 30:176-179
- Villafuerte, R., C. Calvete, J.C. Blanco y J. Lucientes. b.1995. Incidence of viral hemorrhagic disease in wild rabbit populations in Spain. *Mammalia*, 59: 651-659.
- Wainwright, P.C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. Págs. 42-60. En: Wainwright, P.C. y S.M. Reilly (eds). *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Waser, P.M. 1980. Small nocturnal carnivores: ecological studies in the Serengeti. *African Journal of Ecology*, 18: 167-185.
- Watt, M. 1987. A scatological analysis of parasites and food habits of jaguar (*Panthera onca*) in the Cockscomb Basin of Belize. Tesis de Maestría. Universidad de Toronto. Ont. Canadá. 90 págs.
- Wayne, R.K., B. Van Valkenburgh, P.W. Kat, T.K. Fuller, W.E. Johnson y S.J. O'Brien. 1989. Genetic and morphological divergence among sympatric canids. *Journal of Heredity*, 80:447-454.
- Weaver, J.L. y S.H. Fritz. 1979. Comparison of coyote and wolf scat diameters. *Journal of Wildlife Management*, 43: 786-788.
- Weither, E. y P. Keddy. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. Págs. 251-271. En: Weither, E. y P.A. Keddy (eds.). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK,
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystem*. MacMillan, N.Y.
- Wiens J.A. 1981. Single sample surveys of communities: are the revealed patterns real?. *American Naturalist*, 117: 90-98.
- Wiens, J.A.1983. Avian community ecology: an iconoclastic view. Págs. 355-403. En A.H. Brush y G.A. Clark Jr. (eds.). *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens J.A.1991. The ecology of desert birds. Págs. 278-310. En: Polis G.A. (ed.). *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press, Tucson.
- Wiens, J.A. 1989 a. *The ecology of birds communities. Volúmen 1. Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. 1989 b. *The ecology of birds communities. Volúmen 2. Processes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Wiens, J.A. 1993. Fat times, lean times and competition among predators. *Trends in Ecology and Systematics*, 8: 348-349.
- Wilson, D.S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist*, 109: 1017-1029.
- Wilson, J.B. 1999. Guilds, Functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507-522.
- Wise, M.H., I.J. Linn, I.J. y C.R. Kennedy. 1981. A comparison of the feeding biology of mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*). *Journal of Zoology*, London, 195: 181-213.
- Yañez, J.L. y J. Rau. 1980. Dieta estacional de *Dusicyon culpaues* (Canidae) en Magallanes. *Anales del museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 13: 189-191.
- Yañez, J.L., J.C. Cárdenas, P. Geselle y F.M. Jaksic. 1986. Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America: natural versus livestocked ranges. *Journal of Mammalogy*, 67: 604-606.
- Yu, D.W. y H.B. Wilson. 2001. The competition-colonization trade-off id dead: long live to the competition- colonization trade-off. *American Naturalist*, 158: 49-63.
- Zapata, S.C., A. Travaini y M. Delibes. 1995. Comparación entre varias técnicas de estimación de la edad en zorros, *Vulpes vulpes*, de Doñana (sur de la península Ibérica). *Doñana, Acta Vertebrata*, 22(1-2):29-50.
- Zapata, S.C., M.C. Funes y A.J. Novaro. 1997 a. Estimación de la edad en el zorro colorado patagónico (*Pseudalopex culpaeus*). *Mastozoología Neotropical*, 4: 145-150.
- Zapata, S.C., R. García Perea, J.F. Beltrán, P. Ferreras and M. Delibes. 1997 b. Age determination of Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) using canine radiograph and cementum annuli enumeration. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 62:119-123.
- Zapata, S.C., A. Travaini y M. Delibes. 1998 a. Neither large nor small: intermediate-sized food items for the cubs of the Patagonian gray fox (*Pseudalopex griseus*). *Canadian Journal of Zoology*, 76: 2281-2284.
- Zapata, S.C., A. Travaini y M. Delibes. 1998 b. Reproduction of the red fox, *Vulpes vulpes*, in Doñana, Southeastern Spain. *Mammalia*, 62: 139-142.
- Zapata, S.C., A. Travaini, M. Delibes y R. Martínez Peck. 2000. Segregación trófica entre dos mustélidos patagónicos. *XV Jornadas Argentinas de Mastozoología*, La Plata, Buenos Aires, del 8 al 10 de noviembre de 2000.
- Zapata, S.C., A. Travaini y R. Martínez Peck. 2001. Seasonal Feeding habits of the Patagonian hog-nosed skunk *Conepatus humboldtii* in southern Patagonia. *Acta Theriologica*, 46: 97-102.
- Zapata, S.C., A. Travaini, M. Delibes and R. Martínez-Peck (en prensa a). Food habits and resource partitioning between gray and culpeo foxes in southeastern Argentine Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*.
- Zapata, S.C., A. Travaini, M. Delibes and R. Martínez-Peck. (en prensa b) Annual food habits of the lesser grison (*Galictis cuja*) at the southern limit of its range. *Mammalia*.
- Zaret, T. y A.S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52: 336-342.
- Zeveloff, S. y M.S. Boyce. 1988. North American mammal faunas. Págs. 123-146. En: Boyce M.S. (ed.). *Evolution of life histories of mammals*. Yale Univ. Press, Hartford, CT.