

Tesis Doctoral

Distribución, requerimientos de hábitat e interacciones ecológicas de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico del Alto Paraná de a provincia de Misiones

Cruz, María Paula

2017-03-15

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Cruz, María Paula. (2017-03-15). Distribución, requerimientos de hábitat e interacciones ecológicas de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico del Alto Paraná de a provincia de Misiones. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Cruz, María Paula. "Distribución, requerimientos de hábitat e interacciones ecológicas de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico del Alto Paraná de a provincia de Misiones". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2017-03-15.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Distribución, requerimientos de hábitat e interacciones ecológicas de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico del Alto Paraná de la provincia de Misiones

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

María Paula Cruz

Director de tesis:
Consejero de estudios

Dr. Agustín Paviolo
Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Instituto de Biología Subtropical (IBS), Nodo Iguazú, Universidad Nacional de Misiones/CONICET.

Buenos Aires, 15 de marzo de 2017

DISTRIBUCIÓN, REQUERIMIENTOS DE HÁBITAT E INTERACCIONES ECOLÓGICAS DE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DEL ALTO PARANÁ DE LA PROVINCIA DE MISIONES

Resumen

El ocelote (*Leopardus pardalis*), felino de tamaño mediano, y los felinos pequeños, yaguarundí (*Herpailurus yagouaroundi*), margay (*Leopardus wiedii*) y tirica (*Leopardus guttulus*), tienen una distribución mayormente simpátrica en gran parte del Neotrópico, pero sus requerimientos de hábitat y los mecanismos que utilizan para poder coexistir son poco conocidos. Debido a las diferencias de tamaño, es esperable que los tres felinos pequeños mantengan fuertes relaciones competitivas indirectas entre sí, y que el ocelote ejerza una competencia por interferencia sobre éstos. El objetivo de esta tesis fue estudiar la distribución y los requerimientos de hábitat de estos felinos en el Bosque Atlántico de Misiones, comprender las interacciones interespecíficas y cómo éstas son afectadas por los cambios en el ambiente producidos por el hombre. Evalué la distribución y la aptitud del hábitat de estos cuatro felinos en Misiones mediante Modelos de Hábitat. En una escala más detallada evalué el uso del hábitat y potenciales evitaciones espaciales entre estos felinos en ambientes con impacto antrópico intermedio y bajo, utilizando Modelos de Ocupación y de Co-ocurrencia. Evalué la dieta, los patrones de actividad y el solapamiento de éstos entre los felinos. Debido a los escasos registros obtenidos de margay y yaguarundí no pude analizar el uso del hábitat a pequeña escala, ni sus dietas. Los cuatro felinos presentaron una distribución asociada principalmente al bosque nativo. La probabilidad de ocupación del ocelote fue mayor en sitios de bosque nativo continuo y con bajo acceso humano. La probabilidad de ocupación del tirica fue mayor en sitios con baja ocupación de ocelotes. La evitación del tirica hacia el ocelote se acentuó en sitios con mayor impacto antrópico. El tirica y el ocelote presentaron gran solapamiento de nicho trófico. Contrariamente a lo esperado, ninguno de los felinos modificó su actividad ante la presencia del ocelote o por el impacto antrópico. Algunos de los resultados apoyan la hipótesis de que el tirica es sensible a la presión competitiva del ocelote. Para preservar poblaciones de estos felinos a largo plazo es necesario conservar áreas de bosque nativo continuo y fragmentos de bosque que aseguran la conectividad del paisaje.

Palabras clave: Bosque Atlántico, cámaras trampa, competencia interespecífica, co-ocurrencia, dieta, felinos, modelos de distribución de especies, modelos de ocupación, patrones de actividad, requerimientos de hábitat.

DISTRIBUTION, HABITAT REQUIREMENTS AND ECOLOGICAL INTERACTIONS OF MEDIUM AND SMALL FELIDS OF THE UPPER PARANA ATLANTIC FOREST OF MISIONES PROVINCE

Abstract

The ocelot (*Leopardus pardalis*), a medium-sized felid, and the small felids, jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), margay (*Leopardus wiedii*), and oncilla (*Leopardus guttulus*), have a mostly sympatric distribution throughout most of the Neotropics, but little is known about their habitat requirements and the mechanisms that allow their coexistence. Due to differences in size, it is expected that the three small cats maintain strong indirect competitive relationships among them, and ocelots exert an interference competition on the small felids. The aim of this thesis was to study the distribution and habitat requirements of these felids in the Atlantic Forest of Misiones, understand their interspecific interactions and how they are affected by changes produced by humans on the environment. Using Species Distribution Models I evaluated the distribution of and habitat suitability for these felids in the region. Using data obtained by camera traps in low and moderately disturbed areas and analyzed with Occupancy and Co-occurrence models I evaluated habitat use and potential spatial avoidance between species at a more detailed scale. I also evaluated overlap in diet and activity patterns. Due to the scarcity of data obtained for margays and jaguarundis I could not analyze their habitat use at this detailed scale or their diet. The four felids were associated with the presence of native forest. Ocelot occupancy was significantly higher in continuous native forest sites with low human accessibility. Oncilla occupancy did not vary according to habitat conditions, but was significantly higher in sites with a low probability of ocelot occurrence. Oncillas' spatial avoidance of ocelots was higher as human disturbance increased. Oncillas and ocelots had a large degree of trophic niche overlap. None of the felines modified their activity in relation to the presence of the ocelot or the level of human impact. Some of my results support the hypothesis that oncillas are sensitive to competitive pressure of ocelots. In order to preserve long term populations of these felines it is necessary to conserve continuous native forest and areas with fragmented forest to ensure landscape connectivity.

Keywords: activity patterns, Atlantic Forest, camera traps, co-occurrence, felids, food habits, habitat requirements, interspecific competition, occupancy models, species distribution models.

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer enormemente a mis directores, Agustín Paviolo y Mario Di Bitetti. Gracias por enseñarme constantemente sobre variadas cosas. Por enseñarme sobre ciencia y conservación, sobre cómo trabajar en grupo y cómo tener discusiones enriquecedoras. Gracias por ayudarme a resolver las distintas complicaciones que surgieron durante estos cinco años. Por transmitirme calma en los momentos de tantos nervios y ansiedad. Por dedicarme todo el tiempo del mundo cada vez que los necesitaba. Por corregir una y otra vez la tesis. Y sobre todo por enseñarme a trabajar con mucha pasión y a disfrutar de cada etapa de esta tesis. Los considero excelentes científicos y personas, y sin dudas me siento muy afortunada de haberlos tenido como directores.

A mis padres, Susana y Jorge, por su enorme cariño y por estar pendiente de mí a pesar de la distancia. Por apoyar todas mis decisiones y ayudarme en cualquier cosa que les pida, sin pensarlo ni un segundo. Por haberme inculcado el trabajar con total dedicación y haberme permitido desarrollar desde chica el amor por la naturaleza. A mis hermanos, Cony, Leo, Maru y Santi, y mi sobri Juli, por recibirme tan bien en mis viajes a Bs As y hacerme sentir como si aún viviéramos todos juntos en Del Signo.

A Martín Figueredo, mi compañero de vida, a quien dedico esta tesis. Gracias por apoyarme incondicionalmente en todas mis actividades. Por ayudarme con el trabajo de campo. Por bancarte mis ausencias físicas debido a las campañas y a los cursos, como también mentales por pasar días y semanas sentada en la computadora escribiendo esta tesis. Por los mates de las mañanas y los teres de las tardes, acompañados siempre de consejos. Por enseñarme que es hermoso el contraste de la tierra colorada con el verde de la selva. También agradezco a toda la familia Figueredo, por adoptarme como una integrante más de la familia y brindarme tanto cariño; por permitirme conocer profundamente la cultura misionera y hacerme sentir parte de ella.

Al equipo de Biodiversidad en Plantaciones, Maru Iezzi, Diego Varela, Carlitos De Angelo y Mario Di Bitetti. El trabajo de este equipo fue fundamental para la tesis. Mi gran compañera y amiga Maru, gracias por todo tu esfuerzo en el trabajo de campo. Fue un placer tenerte de compañera, aprendí muchísimo trabajando con vos y tu constante predisposición, buena onda y gran criterio hicieron que el trabajo sea mucho más liviano. En esta etapa aprendimos mucho, crecimos mucho y a pesar de los “incidentes” siempre le dimos para adelante. Agradezco el tiempo que le dedicó todo el equipo a las varias reuniones y debates para mejorar el diseño del trabajo y los análisis. Gracias Diego por el enorme esfuerzo de etiquetado, y gracias Carlitos por hacer magia con los SIG!

Este muestreo tampoco hubiera sido posible sin la ayuda de mucha gente que estuvo en el campo: voluntarios, amigos, guardaparques, chacreros, etc. Muchas gracias Julián Rosso, Mica Fanucce, Eze Vanderhoeven, Eduardo “Mosqui” Lestani, Pato Correa, Ramón Balaguer, Martín Figueredo, Ceci y Pato de las Grutas, Dani Lamattina, Juan Arrabal, Seba “Negro” Costa, Silvia Benito, Yolanda Rulli y Claudio Panderimalis. A los guardabosques de Alto Paraná S.A.: Javier De León, Cristian Zimmerman, José Kusnier, y Fermín Gonzalez, y a Gabriel Rodriguez y Pablo Kosak por permitir que nos acompañen en las recorridas. Gracias a todos los que nos ayudaron en los distintos incidentes con la camioneta! Gracias Nene por estar siempre dispuesto a ayudarnos en el monte, y a vos y a tu familia por recibirnos siempre tan amablemente. Gracias a las familias Werle y Zimmerman, entre otras familias de Andresito, del Paraje María Soledad y del Paraje 130 que nos permitieron monitorear los animales que habitan en sus chacras. Gracias a la gente de Yacutinga Lodge, Surucúa Lodge, Karadya Biolodge, San Sebastián de la Selva y Puerto Bemberg. Gracias a todo el equipo de la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA) de Iguazú, a los guardaparques de la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í, y a Jonathan que nos puso en contacto con varios chacreros de Andresito. Muchas gracias a la familia Colcombet, Luis y Pamela, por recibirnos siempre y por su gran interés en la conservación de la selva misionera. Que Pamela, con sus 90 años, nos haya acompañado al campo porque quería ver cómo funcionaban las cámaras trampa y ver las fotos recién salidas de las cámaras es algo que no me lo voy a olvidar jamás!

Quiero agradecer a la Administración de Parques Nacionales y al Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables de Misiones por darnos los permisos de investigación, y a los guardaparques del Parque Nacional Iguazú, de la Reserva Estricta San Antonio, del Parque Provincial Puerto Península, del Parque Provincial Urugua-í, Parque Provincial Esperanza y Parque Provincial Foerster por ayudar en la logística. Sobretudo quiero agradecer a los guardaparques Gabriel San Juan, Esteban “Toro” Pizzio y Natalia Alfonso. Además agradezco a las siguientes instituciones que nos permitieron entrar a sus predios: ARAUCO S.A., INTA de San Antonio, Prefectura de Andresito, Aeropuerto Internacional Cataratas del Iguazú y Ejército de Puerto Iguazú.

Agradezco a todas las instituciones que han brindado apoyo económico para desarrollar el trabajo de campo: CONICET, Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables de Misiones, Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación tecnológica de la Nación, UCAR del Ministerio de Agroindustria de la Nación y The Rufford Foundation. Gracias también a Manuel Jaramillo, Andrés Bosso y Ronaldo Morato por confiar en mí y apoyar mi trabajo.

Agradezco a todos los que aportaron valiosos datos sobre la presencia de los felinos en todo Misiones. Sin la ayuda de tanta gente hubiera sido imposible recolectar tantos datos.

Gracias a todos los voluntarios del Proyecto Yaguareté que trabajaron duramente en los muestreos con cámaras trampa. También agradezco a todos los integrantes de la Red de Colaboradores del Proyecto Yaguareté, que dedicaron su tiempo a recolectar heces de felinos en sus chacras y sitios de trabajo. Agradezco a Walter Correa y Cristina Rippel y la familia Rufini por permitirme colocar cámaras en sus chacras. Gracias a los compañeros Diego Varela, Marina Xavier, Lucía Palacio y Lucía Cariola por compartir los datos obtenidos en sus muestreos y a los veterinarios Juan Arrabal y Seba Costa. Agradezco también a todos los apasionados por la fauna misionera que ponen mucho de su esfuerzo y tiempo para registrar animales: a Leandro y Rodrigo Castillo, Gabriel San Juan, Bernardo Lartigau, Gabriel Moresco, Marcos Mantay, a Fabiana Giussani y toda la gente de Rubichana y a la gente de la Reserva Yaguarundí. Agradezco a Karina Schiaffino por ayudarme a recolectar datos de los integrantes del Proyecto Áreas Protegidas Privadas NEA. También agradezco a Emilio White y Diego Varela por compartir conmigo las increíbles fotos de los felinos que me sirvieron tanto en la tesis como en la defensa.

También quiero agradecer a las personas que me ayudaron de forma técnica en los análisis de datos. Agradezco infinitamente toda la ayuda de Jeffrey Thompson, Zachary Farris, Orien Richmond, Bibiana Gómez Valencia y Walter “Tito” Svagelj, por su ayuda con los Modelos de Ocupación. A Carlitos De Angelo, Julia Martínez, Santiago Velazco, y Dan Warren por su ayuda con los Modelos de Hábitat. A Yamil Di Blanco por su ayuda con los análisis de actividad. Una mención especial merece Carlitos De Angelo, que me ha ayudado tanto tanto, que fue una especie de co-director!

Quiero agradecer de forma especial a Pablo Teta, por su gran trabajo identificando las presas pequeñas de los felinos. Gracias por tu gran ayuda e impecable trabajo. También a Lucía Palacio por su enorme esfuerzo de identificar las presas grandes del ocelote. A Gabriela García por su ayuda en variadas cuestiones sobre ecología de los roedores de Misiones. Además, quiero agradecer a todos los que me ayudaron a procesar las muestras: Facundo González, Facundo Luque, Constanza Sambucetti, Facundo “Tato” Robino, Francisco Molina y Fernando Foletto. También agradezco al Programa global de genética de felinos y el Centro de genética para la conservación del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, y a Patricia Mirol, por la identificación de las heces mediante técnicas de ADN.

A todos mis compañeros y amigos del Proyecto Yaguareté, un increíble grupo de trabajo y amistades, unidos por la inmensa pasión de investigar y conservar a una de las especies más emblemáticas y a la vez más amenazada de la selva misionera. Cada uno con su color hacen el complemento perfecto para que el trabajo esté perfectamente fundamentado, brille por su organización dorada, todos se sientan a gusto en sus actividades y

principalmente, mantenga el impulso de ir para adelante, siempre. Este gran equipo hace que trabajar sea completamente divertido y emocionante. Muchos de los integrantes del proyecto también son mis amigos y compañeros de oficina: Agus Paviolo (mi director y amigo!), Carlitos De Angelo, Vero Quiroga, Julia Martinez, Diego Varela, Maru Iezzi, Tato Robino, Sil Benito (mi mocopegao!), Yamil Di Blanco, Belén Ávila, Johana y Rodri. Gracias por sus constantes consejos, por sus palabras de aliento y su inmensa amistad. Que todos los días al llegar a la oficina me den un abrazo y me digan “vamos que se puede” fue fundamental para los últimos meses de esta tesis! También quiero agradecer a los demás amigos de Iguazú que hacen que el día a día sea hermoso y muy divertido: Mosqui, Mariela, Mariano, Pablo, Juan, Negro, Eze, las Danis, Tana, Toro, Debo, Adela, Caro, Ele, Vicky, Lia (a la distancia), Pato, Daily, Guido y Nati (gracias por cuidar la fauna y flora de mi hogar!).

A todos mis compañeros del IBS Iguazú y del CeIBA, muchas gracias por el apoyo y los consejos para mejorar la presentación de la tesis. Especialmente quiero agradecer los consejos de Caro Miño, Vero Quiroga y Carlitos De Angelo. También agradezco a Debo Difrancescan....(es muy largo!), Caro Trentini, Elena Gangenova, Viole Furlan y Lu Cariola. Somos muchas doctorándonos al mismo tiempo y sus consejos para avanzar en esta última etapa fueron fundamentales.

Agradezco a mis amigos de la vida por su aguante a la distancia y porque cada vez que vuelvo a Bs As de visita me reciben con mucho amor y alegría: Gime, Sergio, Tef, Diegote, Pili, Nico, Pau, Machi, Belén, Andresito; y las increíbles chicas de la facu: Viole, Meli (mi hermanita), Jose, Sofi, Pau Nani, Pau Med y Flor.

Por último, quiero agradecer a los jurados Susan Walker, Isabel Gómez Villafañe y Ricardo Baldi. Gracias por la gran dedicación al leer la tesis y por todos los comentarios y sugerencias que sirvieron para mejorarla.

Tabla de contenido

Resumen	i
Abstract.....	ii
Tabla de contenido.....	vii
Lista de Tablas.....	x
Lista de Figuras	xii
CAPÍTULO I. LAS RELACIONES INTERESPECÍFICAS Y LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES	1
1.1 Las relaciones interespecíficas	1
1.2 Caso de estudio: <i>Los felinos medianos y pequeños neotropicales</i>	5
1.2. Distribución y estado de conservación de los felinos medianos y pequeños	5
1.2.2 Ecología comparada de los felinos medianos y pequeños neotropicales.....	10
1.2.3 Las interacciones entre los felinos medianos y pequeños del neotrópico	11
1.3 El Bosque Atlántico de Misiones.....	13
1.4 Estructura de la tesis	17
CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN Y REQUERIMIENTOS DE HÁBITAT DE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS EN EL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES	19
2.1 Introducción	19
2.2 Métodos	22
2.2.1 Área de estudio.....	22
2.2.2 Datos de presencia de los felinos	24
2.2.3 Variables ambientales y antrópicas	25
2.2.4 Modelos de distribución de especies	29
Amplitud y solapamiento de nicho	32
2.3 Resultados.....	32
Modelo de distribución del ocelote	33
Modelo de distribución del yaguarundí.....	34
Modelos de distribución del margay	36
Modelos de distribución del tirica	38
Amplitud y solapamiento de nicho	43

2.4 Discusión	44
CAPÍTULO III. USO DEL HÁBITAT Y MECANISMOS DE COEXISTENCIA ESPACIALES ENTRE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS	
3.1 Introducción	50
3.2 Metodología	53
3.2.1 Área de estudio.....	53
3.2.2. El muestreo con cámaras trampa.....	55
3.2.3 Análisis de datos.....	60
3.3 Resultados.....	65
Modelos de ocupación para una sola especie	66
Modelos de ocupación para dos especies	71
3.4 Discusión.....	77
Modelos de ocupación para una sola especie	77
Modelos de ocupación para dos especies	81
Consideraciones finales	82
CAPÍTULO IV. DIETA DE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES.....	
4.1 Introducción	84
4.2 Metodología	86
4.3 Resultados.....	90
4.4 Discusión.....	95
CAPÍTULO V. PATRONES DE ACTIVIDAD DIARIOS DE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES	
5.1 Introducción	103
5.2 Metodología	105
5.3 Resultados.....	107
5.3.1. Patrones de actividad	107
5.3.2 Solapamiento de horarios de actividad	112
5.4 Discusión.....	114
CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES	
6.1 Los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico de Misiones y sus relaciones interespecíficas.....	117
6.2 Estado poblacional y conservación y de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico de Misiones.....	122

Bibliografía.....	125
Apéndices.....	150

Lista de Tablas

Tabla.....	N° Página
Tabla 1. 1. Pesos (kg) y relaciones entre los pesos de los felinos medianos y pequeños. <i>Reproducido de Di Bitetti et al. 2010.</i>	12
Tabla 2. 1. Cantidad de registros de presencia de cada uno de los cuatro felinos en estudio. Los datos provienen de distintos tipos de muestreos sistemáticos y no sistemáticos: muestreos con cámaras trampa, muestreos de fecas, individuos atropellados y avistamientos confiables.	24
Tabla 2. 2. Los modelos de Maxent corridos para cada uno de los cuatro felinos en estudio formados por distintas combinaciones de las cuatro variables explicativas.	31
Tabla 2. 3. Modelos corridos para estimar la distribución del ocelote, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con ENMTools.	33
Tabla 2. 4. Modelos corridos para estimar la distribución del yaguarundí, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con el ENMTools.	35
Tabla 2. 5. Modelos corridos para estimar la distribución del margay, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con el ENMTools.	37
Tabla 2. 6. Modelos corridos para estimar la distribución del tirica, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con el ENMTools.	38
Tabla 2. 7. Valores medios de amplitud de nicho y sus intervalos de confianza del 95% para los cuatro felinos, estimados con el índice de Levins mediante el ENMTools.	43
Tabla 2. 8. Valores del solapamiento de nicho entre los cuatro felinos y sus intervalos de confianza del 95%, estimados con el índice "I" basado en el índice de Hellinger, mediante el ENMTools.	43
Tabla 3. 1. Cantidad de registros fotográficos obtenidos para cada una de las cuatro especies de felinos en estudio en los tratamientos de bosque continuo, fragmentos y fajas de bosque y plantaciones de pino.	65
Tabla 3. 2. Los 6 modelos de ocupación corridos en R con un Δ AIC \leq 2. Las variables presentes en estos modelos fueron el tratamiento (Trat), y el costo de acceso humano (Cost acces) para la probabilidad de ocupación (psi), y la cantidad de toques de vegetación del sotobosque en una varilla de 1 m de altura (Toques) para la probabilidad de detección (p).	66
Tabla 3. 3. Estimadores y sus intervalos de confianza del 95% (estimados a una cola), obtenidos mediante el modelo promedio de los dos modelos seleccionados.	67
Tabla 3. 4. Set de los mejores modelos de ocupación simples para el tirica, ranqueados según AIC y con un Δ AIC \leq 2 respecto al mejor modelo. Las variables presentes en estos modelos fueron el costo de acceso humano (Cost acces), la estructura de la vegetación (Veget), y la Proporción de bosque en un radio de 2 km (Prop. Bosque) para la probabilidad de ocupación (psi), y la cantidad de toques de vegetación del sotobosque en una varilla de 1 m de altura (Toques) para la probabilidad de detección (p).	69
Tabla 3. 5. Set de los mejores modelos de ocupación simples (con un Δ QAIC \leq 2) para el margay en un ranking creciente de QAIC. Las variables presentes en estos modelos fueron los Fragmentos de bosque (F), y el costo de acceso humano (Cost acces), la estructura de la vegetación (Veget), y la Proporción de bosque en un radio de 2 km (Prop. Bosque) para la probabilidad de ocupación (psi).	70

Tabla 3. 6. Set de mejores modelos de ocupación para el ocelote (especie A) y el tirica (especie B), ordenados según su valor de AIC. psiA: probabilidad de ocupación del ocelote, psiBA: probabilidad de ocupación del tirica dado que el ocelote está presente, psiBa: probabilidad de ocupación del tirica dado que el ocelote está ausente, Cost AccesA: co-variable Costo de acceso para la ocupación del ocelote, Cost AccesA-B: co-variable Costo de acceso para la ocupación del ocelote y del tirica con efecto diferente para cada especie, TratAB: co-variable Tratamiento para la ocupación del ocelote y del tirica con el mismo efecto para ambas especies, TratA-B: co-variable tratamiento para la ocupación del ocelote y del tirica con efecto diferente para cada especie, pA: probabilidad de ocupación del ocelote dado que el tirica está ausente, pB: probabilidad de ocupación del tirica dado que el ocelote está ausente, rA: probabilidad de ocupación del ocelote dado que el tirica está presente.	72
Tabla 3. 7. Factor de Interacción de Especies (FIE), y su intervalo de confianza (IC) estimado para todos los sitios y por tratamiento, a partir de los modelos de ocupación de co-ocurrencia.....	74
Tabla 3. 8. Probabilidad de ocupación del tirica (psiB) y su intervalo de confianza (IC) estimado para todos los sitios y por tratamiento, a partir de los modelos de ocupación de co-ocurrencia....	75
Tabla 3. 9. Cantidad de estaciones con probabilidad de ocupación del tirica baja (0- 0,33), intermedia (0,34-0,66) o alta (0,66-1), discriminadas por tratamiento.....	76
Tabla 4. 1. Lista de ítems presas encontradas en las heces de tirica (N=65 heces). FO=Frecuencia de ocurrencia de cada ítem en las heces. N=Cantidad de individuos utilizados para los análisis. Para los roedores sigmodontinos figura entre paréntesis la cantidad de individuos identificados inequívocamente a nivel de especie. FR=Frecuencia relativa de los ítems presas. Peso (en gramos) de cada presa (considerando individuos adultos) y porcentaje de biomasa aportada por cada ítem estimada mediante el modelo sin restricciones de Chakrabarti et al. (2016) y la frecuencia relativa de cada especie.	91
Tabla 4. 2. Lista de ítems presas encontradas en las heces de ocelote (N=151 heces). FO=Frecuencia de ocurrencia de cada ítem en las heces. N=Cantidad de individuos utilizados para los análisis. Para los roedores sigmodontinos figura entre paréntesis la cantidad de individuos identificados inequívocamente a nivel de especie. FR=Frecuencia relativa de los ítems presas. Peso (en gramos) de cada presa (considerando individuos adultos) y porcentaje de biomasa aportada por cada ítem estimada mediante el modelo sin restricciones de Chakrabarti et al. (2016) y la frecuencia relativa de cada especie.	92
Tabla 5. 1. Coeficientes de solapamiento (Δ) de horarios de actividad entre los cuatro felinos. ..	112
Tabla 5. 2. Valores de solapamiento (y sus intervalos de confianza) entre los patrones de actividad de cada felino pequeño en sitios con presencia o ausencia del ocelote, y la actividad del ocelote.	114
Tabla Apéndice 2. 1. Coeficientes de Spearman para las cinco variables diseñadas para estudiar la distribución potencial de los felinos medianos y pequeños en el Bosque Atlántico de Misiones.	153
Tabla Apéndice 3. 1. Modelos de ocupación del ocelote en R, ordenados según el menor valor de AIC.	155
Tabla Apéndice 3. 2. Modelos de ocupación de co-ocurrencia corridos en el PRESENCE, ordenados según el menor valor de AIC.	157

Lista de Figuras

Figura.....	N°	Página
Figura 1. 1. Mapa de la distribución a nivel del neotrópico de: a) el ocelote, b) el yaguarundí, c) el margay, d) el tirica. <i>Fuente: IUCN 2016</i>	9	
Figura 1. 2. Mapa del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP)	14	
Figura 1. 3. Mapa del Bosque Atlántico de la provincia de Misiones, Argentina y el Corredor Verde de Misiones.	16	
Figura 2. 1. Mapa del Bosque Atlántico de Misiones y las áreas protegidas privadas y públicas.	23	
Figura 2. 2. Mapa de usos del suelo de Misiones, clasificados a partir de imágenes satelitales Landsat del año 2014 por Zuleta et al. (2015).	28	
Figura 2. 3. Probabilidad de presencia del ocelote (a), del yaguarundí (b), del margay (c) y del tirica (d), en función de la distancia al borde de fragmentos de bosque nativo.	40	
Figura 2. 4. Probabilidad de presencia del ocelote (a), del yaguarundí (b), del margay (c) y del tirica (d), en función del porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km.	41	
Figura 2. 5. Mapa de los puntos de presencia utilizados por Maxent y la distribución de la aptitud del hábitat resultante para el ocelote (a), el yaguarundí (b), el margay (c) y el tirica (d).....	42	
Figura 3. 1. Mapa del área de estudio, la cual abarco todo el norte de Misiones, tomando como límite sur la ruta provincial n° 18. En verde se observa el bosque nativo, representado en un bloque central de áreas protegidas continuas, y en fragmentos inmersos en una matriz forestal hacia el oeste, o una matriz rural hacia el este. En lila se observan las plantaciones forestales. En amarillo se observan las áreas rurales de pequeña escala.	55	
Figura 3. 2. Diseño de celdas de 2x2 km utilizadas como referencia para la selección al azar de los sitios de muestreo dentro de cada tratamiento, y ejemplo de selección de celdas titulares y suplentes por tratamiento.....	57	
Figura 3. 3. Mapa de las estaciones de cámaras trampa colocadas en sitios de bosque nativo continuo (círculos azules, N=53), en sitios de fragmentos de bosque nativo (círculos rojos, N=69), y plantaciones de pino (círculos naranjas, N=62).....	60	
Figura 3. 4. Probabilidad de ocupación del ocelote para las estaciones de muestreo en función del costo de acceso humano y discriminadas según el tratamiento al que pertenecen.....	68	
Figura 3. 5. Mapa de las 184 estaciones de muestreo y las estaciones con de registros de margay (rojo) y de yaguarundí (azul).....	71	
Figura 3. 6. Probabilidad de ocupación del tirica en presencia del ocelote (psiBA) y en ausencia del ocelote (psiBa), estimada a partir de los modelos de ocupación de co-ocurrencia.	73	
Figura 3. 7. Factor de Interacción de Especies (FIE) para el ocelote y el tirica, según el costo de acceso humano en los tratamientos relevados: bosque nativo continuo (B), fragmentos de bosque (F), y plantaciones de pino (P).	74	
Figura 3. 8. Mapa de la probabilidad de ocupación del tirica estimada a partir de los modelos de co-ocurrencia para todas las estaciones de muestreo (N=184). Los triángulos pertenecen a estaciones de Bosque, los círculos a estaciones de Fragmento y los cuadrados a estaciones de Plantaciones. La probabilidad de ocupación fue categorizada en: baja (0 a 0,33; amarillo), intermedia (0,34 a 0,66; naranja), y alta (0,67 a 1; rojo).	76	

Figura 4. 1. <i>Arriba</i> : Frecuencia relativa de las presas consumidas por el tirica (rojo), y por el ocelote (azul). <i>Abajo</i> : Frecuencia relativa de los roedores sigmodontinos consumidos por el tirica (rojo), y por el ocelote (azul)	94
Figura 5. 1. Patrón de actividad del ocelote (N=1784). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).	108
Figura 5. 2. Patrón de actividad del yaguarundí (N=155). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).	109
Figura 5. 3. Patrón de actividad del margay (N=69). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).	110
Figura 5. 4. Patrón de actividad del tirica (N=213). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).	111
Figura 5. 5. Patrones de actividad diario y solapamiento de los mismos entre: a) ocelote y margay, b) yaguarundí y margay, c) ocelote y yaguarundí, d) margay y tirica, e) yaguarundí y tirica, f) ocelote y tirica. La porción gris representa el área de solapamiento de los patrones de actividad.	113
Figura Apéndice 2. 1. Fotografías tomadas por las cámaras trampa de: a) ocelote (Fuente: Emilio White), b) yaguarundí (Fuente: Diego Varela/Proyecto Ecología de Rutas (DPC-CA)), c) margay (Fuente: Proyecto Biodiversidad en Plantaciones Forestales), y d) tirica (Fuente: Emilio White). 150	
Figura Apéndice 2. 2. Mapa de los grandes fragmentos de bosque nativo, desarrollado mediante ArcGis 10.1, considerando las celdas de bosque que en un círculo de radio de 2km poseen el 95% de esas celdas de bosque nativo.	151
Figura Apéndice 2. 3. Mapa del esfuerzo de muestreo estimado para evitar sesgos en los modelos desarrollados por Maxent. Los sitios de muestreo pertenecen a todos los sitios donde hubo cámaras trampa funcionando correctamente y a todas las fecas recolectadas por mí y por colaboradores sin importar de la especie de felino que fuera.	152
Figura Apéndice 2. 4. Mapas con puntos de presencia y modelos de hábitat categóricos para el ocelote (a), el yaguarundí (b), el margay (c) y el tirica (d), con áreas de aptitud de hábitat alta, marginal, y áreas sin hábitat.	154
Figura Apéndice 3. 1. Mapa de la probabilidad de ocupación del ocelote para cada estación de muestreo estimada mediante los modelos de ocupación para una especie.	156
Figura Apéndice 4. 1. Fotografías de cámaras trampa de ocelote con presas en la boca. <i>Fuente: Proyecto Yaguareté</i>	158
Figura Apéndice 4. 2. Fotografías de cámaras trampa de un jaguar con su presa, un tapir cazado la noche previa (arriba), y un ocelote, días más tarde, visitando la carcasa (abajo). <i>Fuente: Emilio White</i>	159

CAPÍTULO I. LAS RELACIONES INTERESPECÍFICAS Y LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES

1.1 Las relaciones interespecíficas

La competencia interespecífica es considerada una de las principales fuerzas que definen la estructura y composición de una comunidad, ya que restringen la cantidad de especies con requerimientos similares que son capaces de coexistir (Begon et al. 1988). La competencia interespecífica es frecuentemente asimétrica, es decir que las consecuencias no son las mismas para las distintas especies que interactúan. Una especie competitivamente menos eficiente, o subordinada, sufrirá reducciones en su éxito reproductivo o en su supervivencia como resultado de la competencia por individuos de otra especie de mayor eficiencia competitiva o dominante (Begon et al. 2006).

Existen distintos mecanismos de competencia entre especies. Uno es el de explotación o indirecta, en el que una especie competidora reduce la cantidad de recursos disponibles para la otra especie. En este tipo de competencia las especies interactúan indirectamente. Otro mecanismo es el de interferencia o de competencia directa, en el que un organismo reduce la habilidad del otro para hacer uso de los recursos, interactuando directamente, generalmente en forma agonística o agresiva (Carothers y Jaksic 1984, Begon et al. 2006). Históricamente los estudios de competencia se basaban en el mecanismo de explotación, por lo que existe extensa evidencia teórica y empírica sobre este tipo de competencia (Carothers y Jaksic 1984, Wiens 1993, Linnell y Strand 2000). Sin embargo, en los últimos años la competencia por interferencia comenzó a ser considerada en los estudios de interacciones, y se ha encontrado evidencia de que juega un papel clave en las interacciones entre especies (Polis et al. 1989, Palomares y Caro 1999, Linnell y Strand 2000, Donadio y Buskirk 2006, Vanak y Gompper 2009, Oliveira y Pereira 2013). Por lo general, ambas formas de competencia aumentan con el grado de

superposición en el uso de los recursos y cuando los mismos son limitados (Karanth y Sunquist 1995, 2000, Linnell y Strand 2000, Donadio y Buskirk 2006).

Un caso extremo de la competencia por interferencia es la matanza o la predación intragremio (Polis et al. 1989, Palomares y Caro 1999, Linnell y Strand 2000, Donadio y Burskirk 2006, Oliveira y Pereira 2013). La matanza intragremio, es la eliminación por muerte de individuos de una especie potencialmente competidora sin ninguna ganancia energética por parte de la especie que realiza la matanza (Palomares y Caro 1999, Donadio y Burskirk 2006). La predación intragremio es una combinación de las relaciones de competencia y predación, y el impacto que genera en la dinámica poblacional es mucho más complejo que las interacciones de competencia y predación por separado (Polis et al. 1989). Estas relaciones de muerte intragremio han sido ampliamente documentadas para los mamíferos carnívoros (Palomares y Caro 1999, Oliveira y Pereira 2013) y son consideradas determinantes claves de las abundancias y distribuciones de los carnívoros y de sus presas (Palomares et al. 1995, Crooks y Soulé 1999).

La competencia por las presas ha sido descrita como la principal fuerza que desencadena estas interacciones de muerte intragremio, sobre todo cuando el recurso es escaso (Palomares y Caro 1999). Los carnívoros de tamaños similares generalmente poseen los mismos hábitos alimenticios, lo que incrementa las posibilidades de competencia (Rosenzweig 1966). Sin embargo, la teoría predice que una especie agredirá a otra especie cuando los beneficios sean mayores que los costos (Case y Gilpin 1974). Para un carnívoro, agredir a otro carnívoro de similar tamaño posee un gran costo, debido a que existen altas probabilidades de que el agresor sufra un daño físico, e incluso termine malherido o muerto. Se ha observado que las mayores interacciones de muerte intragremio ocurren cuando la relación de pesos entre las especies competidoras (sp mayor / sp menor) es de 2,0 a 5,4 veces. También se ha observado que estas interacciones suelen darse con mayor frecuencia en carnívoros pertenecientes a la misma familia taxonómica, donde la superposición en la dieta es mayor, y entre las especies que tienen mayor capacidad predatoria (Donadio y Burskirk 2006).

Según la teoría de predación intragremio, los predadores dominantes se distribuyen de acuerdo a la disponibilidad del alimento, y los predadores subordinados deben seleccionar hábitats en base al compromiso entre la disponibilidad del alimento y la evitación de las especies dominantes (Heithaus 2001, St-Pierre et al. 2006). Por lo tanto, los subordinados sufren una regulación “desde arriba hacia abajo” (top-down) por parte de la competencia de los predadores dominantes y una regulación “desde abajo hacia arriba” (bottom-up) debido a la disponibilidad de presas (Polis et al. 1989). Si por algún motivo los predadores dominantes declinan, se elimina la competencia, produciéndose un aumento en la abundancia de los predadores subordinados, lo que se conoce como liberación de mesodepredadores (Soulé et al. 1988, Crooks y Soulé 1999, Gehrt y Prange 2007, Ritchie y Johnson 2009). Este aumento en la abundancia de mesodepredadores puede llevar a la declinación y hasta la extinción de algunas de sus presas (Crooks y Soulé 1999).

La teoría de Competencia y la teoría de Nicho sostienen que para que dos especies morfológicamente similares coexistan, deben reducir las interacciones de competencia, disminuyendo la superposición de al menos una dimensión de su nicho ecológico (Levins 1968, Schoener 1974, Pianka 1978, Begon et al. 1988). Incluso especies con aparentes diferencias en sus nichos pueden estar manteniendo fuertes interacciones competitivas, influenciando el comportamiento, demografía y distribución de la especie subordinada (Palomares y Caro 1999). La amplitud de nicho es la variedad total de recursos diferentes que son explotados por una especie y el solapamiento de nicho es la cantidad de recursos que comparten entre dos especies (Pianka 1981). En la ausencia de competidores, el conjunto entero de recursos utilizados se denomina “nicho fundamental”. Sin embargo, las especies realmente no explotan su nicho fundamental completo debido a que sus actividades se ven limitadas por la presencia de competidores, predadores y parásitos. Por esto, el rango de condiciones ecológicas que realmente ocupa una especie es denominado “nicho realizado”. Este es un subconjunto del nicho fundamental. La diferencia entre el nicho fundamental y el nicho realizado refleja, entre otros aspectos, el efecto de la competencia interespecífica (Pianka 1981).

Tradicionalmente, los estudios de segregación de nicho se basaban en la diferenciación morfológica entre las especies competidoras, a partir del desplazamiento de caracteres que resulta (en un tiempo evolutivo) de la competencia por el alimento (Brown y Wilson 1956, Kiltie 1984, Dayan et al. 1990, Dayan y Simberloff 1998, Dayan y Simberloff 2005). Sin embargo, en los últimos años los estudios empezaron a encontrar evidencias de segregación comportamental, en donde las especies competidoras utilizan distintos tipos de presas (Karanth y Sunquist 1995, 2000, Hart et al. 1996, Taber et al. 1997, Steinmetz et al. 2013), tienen diferentes horarios de actividad (Karanth y Sunquist 2000, Di Bitetti et al. 2009, 2010, Steinmetz et al. 2013), usan distintos tipos de hábitats (Palomares et al. 1996, St-Pierre et al. 2006, Peers et al. 2013, Steinmetz et al. 2013), o evitan el uso del espacio a una escala local (Jimenez et al. 1996, Palomares et al. 1996, Durant 1998, Tannerfeldt et al. 2002, Sconamillo et al. 2003, Mitchell y Banks 2005, Caso 2013). En raras ocasiones las especies competidoras segregan una sola dimensión de su nicho ecológico. Las especies se suelen diferenciar en el uso de dos o más dimensiones. Por lo tanto, para poder comprender las relaciones entre especies competidoras es importante realizar un análisis multidimensional del uso de los recursos de cada especie (Pianka 1981).

Los cambios en el paisaje nativo, producto de las actividades humanas, pueden alterar la distribución de las especies, sus abundancias, y sus interacciones interespecíficas, entre otras cosas (Crooks y Soulé 1999, Lewis et al. 2015). La destrucción del hábitat puede llevar a que las especies se concentren en los fragmentos de ambiente nativo, y/o se desplacen por corredores, aumentando las posibilidades de encuentros directos o indirectos (ej., marcas de olor) con especies competidoras (Lewis et al. 2015). Los carnívoros, principalmente los felinos, utilizan marcas de olor (a través de las heces, la orina o glándulas subcaudales, faciales e interdigitales), como una importante vía de comunicación entre individuos y especies. Estos signos les permiten evadir o desafiar a un competidor espacial o temporalmente (Sunquist y Sunquist 2002). Por otro lado, la destrucción o fragmentación del hábitat puede producir una disminución en la

disponibilidad de los recursos (Sunquist y Sunquist 2001). Por lo tanto, estos cambios en el paisaje pueden provocar un aumento de las relaciones competitivas entre especies.

1.2 Caso de estudio: *Los felinos medianos y pequeños neotropicales*

1.2. Distribución y estado de conservación de los felinos medianos y pequeños

En los bosques neotropicales pueden coexistir seis especies de felinos: el jaguar o yaguareté (*Panthera onca*, de 62 a 92 kg), y el puma (*Puma concolor*, de 36 a 53 kg), considerados como los felinos grandes, el ocelote (*Leopardus pardalis*, de 6 a 18 kg) como el felino mediano, y tres felinos pequeños, el yaguarundí (*Herpailurus yagouaroundi*, 3 a 7,6 kg), el margay (*Leopardus wiedii*, 2,3 a 4,9 kg) y el tirica (*Leopardus guttulus*, 1,7 a 3,5 kg). Durante las últimas décadas se han desarrollado varios estudios sobre la ecología del jaguar, el puma y el ocelote en diferentes áreas del Neotrópico (Emmosn 1987, Crawshaw 1995, Silver et al. 2004, Cullen et al. 2005, Di Bitetti et al. 2006, 2008a, Kelly et al. 2008, Paviolo et al. 2008, 2009), sin embargo los felinos más pequeños han sido muy poco estudiados (Di Bitetti et al. 2010, Oliveira et al. 2010).

El ocelote se distribuye desde el sur de Estados Unidos, en Arizona y Texas, hasta el norte de Argentina y sur de Brasil (Paviolo et al. 2016, Figura 1.1a), y existen algunos registros recientes en el norte de Uruguay (Andrade-Nuñez y Aide 2010). En Argentina se encuentra presente en la eco-región de las Yungas, en Jujuy, Salta y Tucumán; en el Chaco seco y húmedo, en Formosa, Chaco y Santiago del Estero; en las isletas de monte presentes en la ecorregión de los Campos y malezales, en Corrientes, y en Misiones en la Selva Paranaense o Bosque Atlántico, (Perovic y Pereira 2006). Presenta una tendencia poblacional decreciente y está categorizado como una especie con Preocupación Menor (*Least concern*) por la IUCN (Paviolo et al. 2016). En Argentina se encuentra categorizado como Casi Amenazado (Aprile et al. 2012), con una población estimada de entre 1.500 a 8.000 individuos, aunque se estima que ninguna de las poblaciones superaría los 1.000 individuos. En Misiones la densidad del ocelote varían según el nivel de impacto antrópico

(Di Bitetti et al. 2006, 2008a), desde $4,96 \pm 1,33$ individuos en 100 km^2 , en sitios con actividad forestal y cacería, hasta $17,6 \pm 2,25$ individuos en 100 km^2 , en áreas protegidas (Di Bitetti et al. 2008a). Estas densidades se encuentran entre las más bajas estimadas para esta especie. En Bolivia, por ejemplo, las densidades del ocelote varían entre 24 a 66 individuos en 100 km^2 (Maffei et al. 2005), y en Panamá, en la Isla Barro Colorado, la densidad oscila entre 159 a 174 individuos en 100 km^2 (Rodgers et al. 2014). Se ha observado que las densidades del ocelote a nivel continental están determinadas por la productividad primaria, disminuyendo al aumentar la latitud y disminuir las precipitaciones (Di Bitetti et al. 2008a).

El yaguarundí se distribuye desde el centro de México hasta el norte de Uruguay y centro-sur de Argentina, hasta la provincia de Rio Negro (Caso et al. 2015, Figura 1.1b). En Argentina se encuentra presente en las ecorregiones de Chaco Húmedo, Chaco Seco, en las isletas de monte presentes en la ecorregión de los Campos y Malezales, Bosque Atlántico, Espinal, Esteros del Iberá, Monte de Llanuras y Mesetas, Monte de Sierras y Bolsones, Pampa, y Yungas (Perovic y Pereira 2006). Presenta una tendencia poblacional decreciente, y su estado de conservación fue categorizado tanto a nivel global como a nivel nacional como de Preocupación Menor (Aprile et al. 2012, Caso et al. 2015). Una estimación de densidad realizada en el Bosque Atlántico de Brasil, a través del monitoreo de tres individuos mediante telemetría, obtuvo un valor de 4 individuos en 100 km^2 (Kasper et al. 2016). Si bien para Argentina no existen datos de densidad, se cree que es una especie que tiene bajas densidades poblacionales. Muestreos sistemáticos con cámaras trampa realizados en gran parte de su distribución sugieren que este felino posee abundancias relativas menores que los demás felinos con los que coexiste en cada región. A pesar de esto, es uno de los felinos más frecuentemente avistado. Probablemente esto se deba a sus hábitos diurnos y a su posible preferencia por ambientes de borde (ej. caminos y ambientes riparios) frecuentemente transitados por humanos (Aprile et al. 2012).

Actualmente se encuentra en discusión su clasificación taxonómica. Algunos autores lo clasificaron dentro del género *Puma* (Bininda-Emonds et al. 1999, Mattern y

McLennan 2000, Johnson et al. 2006, Eizirik et al. 2008). Sin embargo, Agnarsson et al. (2010) y Segura et al. (2013), sugieren que no pertenece al mismo género que el puma, por lo que el Grupo de Especialistas de Felinos de la IUCN volvió a clasificar al yaguarundí dentro del género *Herpailurus* (Caso et al. 2015).

El margay se distribuye desde el sur de México hasta el norte de Argentina, centro-norte del estado de Río Grande do Sul en Brazil, y norte de Uruguay, donde se lo puede encontrar en bosques ribereños (Oliverira et al. 2015, Figura 1.1c). En la porción noreste de Brasil su presencia se restringe a la región del Bosque Atlántico. En Argentina presenta una distribución restringida al Bosque Atlántico de Misiones y en las Yungas, Jujuy, Salta y Tucumán (Perovic y Pereira 2006). Sin embargo, existen algunos registros recientes en el norte de la provincia de Corrientes (M. E. Iezzi, datos no publicados). Presenta una tendencia poblacional decreciente y fue categorizado como Casi Amenazado por la IUCN, siendo considerado un felino raro en la mayoría de las regiones en donde se distribuye (Oliverira et al. 2015). En Argentina está clasificado como Vulnerable, debido a la escasa información que existe sobre esta especie (Aprile et al. 2012). En Misiones, en cinco muestreos sistemáticos con cámaras trampa, el margay fue siempre el felino menos registrado (Di Bitetti et al. 2010).

El tirica hasta hace unos pocos años era considerado como *Leopardus tigrinus*, y se distribuía desde Costa Rica hasta el norte de Argentina. Sin embargo, un estudio reciente ha observado que no existe flujo génico entre las poblaciones de tirica del norte de Brasil y las poblaciones de tirica del sur de Brasil (Trigo et al. 2013a). Estos autores dividen al tirica en dos especies distintas, el *Leopardus tigrinus* para la zona norte y andina de su distribución y *L. guttulus* para la zona sur de su distribución. Este último posee una distribución que abarca el centro y sur de Brasil, este de Paraguay y noreste de Argentina, en Misiones, principalmente en las ecoregiones del Cerrado y el Bosque Atlántico (Oliveira et al. 2016, Figura 1.1d). Esta nueva categorización convierte al “tirica del sur” en el felino neotropical con la distribución más restringida. *L. guttulus* posee una tendencia poblacional decreciente y está considerado como Vulnerable por la IUCN (Oliveira et al. 2016). En Argentina también está clasificado como Vulnerable, aunque esta categorización

es previa a la división en las dos especies (Aprile et al. 2012). En Argentina, *L. guttulus* está presente en la Selva Paranaense, y *L. tigrinus* en las Yungas, en las provincias de Jujuy y Salta (Perovic y Pereira 2006, Trigo et al. 2013a, Oliveira et al. 2016). Estimaciones de densidad realizadas en Brasil mediante cámaras trampa y telemetría coinciden en que la densidad del tirica sería de entre 7 ± 1 y 13 ± 2 individuos en 100 km^2 (Oliveira-Santos et al. 2012, Kasper et al. 2016). En Misiones, el tirica fue registrado aproximadamente tres veces más que el margay y el yaguarundí, durante cinco muestreos sistemáticos con cámaras trampa (Di Bitetti et al. 2010).

Estos cuatro felinos han sufrido históricamente una gran persecución por sus pieles (principalmente los tres manchados) o como mascotas. Actualmente, sus mayores amenazas son la pérdida y fragmentación del hábitat, la cacería por el conflicto con habitantes rurales debido a que pueden preñar sobre aves de corral, el contagio de enfermedades por parte de animales domésticos (ej. perros), y el atropellamiento en las rutas (Caso et al. 2015, Oliveira et al. 2015, 2016, Paviolo et al. 2016).

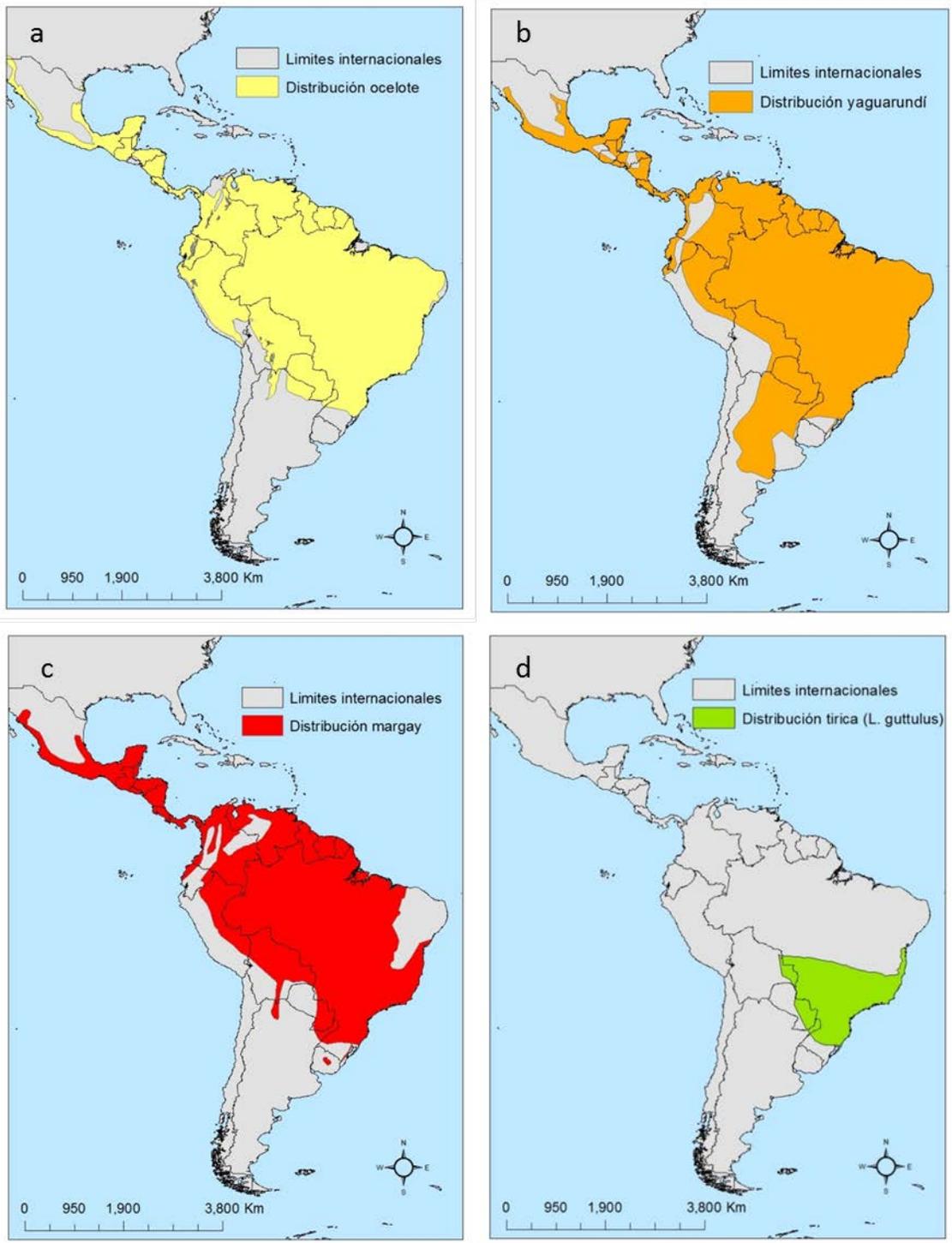


Figura 1. 1. Mapa de la distribución a nivel del neotrópico de: a) el ocelote, b) el yaguarundí, c) el margay, d) el tirica. Fuente: IUCN 2016.

1.2.2 Ecología comparada de los felinos medianos y pequeños neotropicales

Los tres felinos pequeños poseen un peso corporal similar (el yaguarundí de 3 a 7,6 kg, el margay de 2,3 a 4,9 kg y el tirica de 1,7 a 3,5 kg) y en consecuencia también una dieta similar, compuesta principalmente por pequeños roedores, aves y reptiles (Oliveira 1998a, 1998b, Wang et al. 2002, Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015). Estos hábitos alimenticios son compartidos también con el ocelote (de 6 a 18 kg), quien también incluye regularmente en su dieta algunos mamíferos y reptiles de mayor tamaño (Crawshaw 1995, Moreno et al. 2006).

El tirica y el margay se encuentran asociados a bosques tropicales y subtropicales y en el caso del yaguarundí habita también áreas más abiertas como arbustales y sabanas. Algunos autores los han registrado en ambientes con alto grado de disturbio antrópico (ej. explotación forestal intensiva, alta presión de caza, etc., Maffei et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010) e incluso en áreas abiertas como campos de cultivo abandonados (Maffei et al. 2007). Oliveira et al. (2010) describen el uso de áreas de borde bosque-cultivo por estos gatos pequeños, donde encontrarían por un lado refugio y por otro alimento, debido a la cantidad de roedores que suelen habitar los cultivos. Por otra parte, el ocelote habita principalmente áreas de bosques tropicales y subtropicales aunque también se lo encuentra en sabanas y arbustales xerófilos (Sunquist y Sunquist, 2002). Sin embargo, esta especie parece ser afectada negativamente por los impactos antrópicos viviendo a menores densidades en áreas con plantaciones forestales o zonas sometidas a explotación forestal y caza furtiva (Di Bitetti et al. 2006, 2008a).

En cuanto a la actividad diaria, presentan diferentes patrones, siendo el yaguarundí una especie diurna, el margay una especie nocturna, el tirica catemeral y el ocelote principalmente nocturno pero con cierta actividad diurna (Crawshaw 1995, Oliveira 1998a, 1998b, Maffei et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010, Oliveira et al. 2010). El ocelote, yaguarundí y el tirica son principalmente terrestres, mientras que el margay posee hábitos arborícolas y tiene una serie de adaptaciones corporales que facilitan sus movimientos por el dosel (Oliveira 1998b, Di Bitetti et al. 2010).

1.2.3 Las interacciones entre los felinos medianos y pequeños del neotrópico

Los felinos medianos y pequeños neotropicales son un grupo apropiado para estudiar relaciones competitivas entre especies emparentadas y morfológicamente similares, ya que pertenecen a un clado monofilético de reciente radiación (Bininda-Emonds et al. 1999, Sunquist y Sunquist 2002, Johnson et al. 2006). De acuerdo a esta proximidad filogenética, su similitud morfológica, su dieta similar y su distribución simpátrica, es esperable que hayan desarrollado mecanismos de diferenciación que faciliten su coexistencia. Sin embargo, existe poca información sobre cuáles son esos mecanismos.

Kiltie (1984) realizó un estudio buscando evidencias morfológicas de desplazamiento de caracteres dentro del gremio de felinos neotropicales, pero no encontró el patrón esperado de segregación de tamaños entre estas especies. Al contrario, este autor encontró una gran similitud craneomandibular entre el yaguarundí y el margay, por lo que consideró a estas especies funcionalmente idénticas, sugiriendo que estos felinos coexistirían debido a diferencias en el uso del hábitat. En Misiones se observó una asociación negativa entre los sitios de presencia de estos felinos y, también, patrones de actividad diaria contrastantes, sugiriendo que estos felinos evitarían la competencia segregando los ejes espacial y temporal de su nicho (Di Bitetti et al. 2010).

Debido a las diferencias de tamaños entre los cuatro felinos (Tabla 1.1) y a lo sugerido por Donadio y Burskirk (2006), es esperable que los tres felinos más pequeños mantengan fuertes relaciones competitivas por el alimento, y que el ocelote ejerza una competencia por interferencia sobre éstos, incluso pudiendo matar y predar sobre los mismos (Di Bitetti et al. 2010, Oliveira y Pereira 2013). El ocelote, junto con el jaguar y el puma, han sido identificados como los responsables de la mayoría de las interacciones de predación dentro del gremio de carnívoros de Sudamérica (Oliveira y Pereira 2013). Cerca del 80% de los carnívoros predados por el ocelote presentan una relación de peso coincidente a la relación propuesta por Donadio y Burskirk (2006), lo que sugiere que esas

interacciones pertenecen a un comportamiento de competencia por interferencia extremo. Entre las presas del ocelote existen registros de un margay y un tirica (Oliveira y Pereira 2013).

Es así que se ha sugerido que existe un fuerte efecto competitivo o de depredación intragremial del ocelote hacia los tres gatos pequeños, denominado “efecto pardalis” (Oliveira et al. 2010). Esto sería un caso especial del fenómeno de liberación de mesodepredadores (Crooks y Soulé 1999), ocurriendo a una menor escala trófica, en donde el ocelote sería el predador tope y los felinos pequeños serían los mesodepredadores. El *efecto pardalis* predice que la abundancia de los felinos pequeños estaría influenciada en primer lugar por la abundancia del ocelote, y en menor medida por la disponibilidad del hábitat y de las presas. Sin embargo, la evidencia de este fenómeno en el ensamble de felinos pequeños neotropicales es aún escasa.

Tabla 1. 1. Pesos (kg) y relaciones entre los pesos de los felinos medianos y pequeños. *Reproducido de Di Bitetti et al. 2010.*

Especie	Peso (kg)	Ocelote	Yaguarundí	Margay	Tirica
Ocelote	11,3±0,4	1	2,30	3,40	4,02
Yaguarundí	4,9±0,3		1	1,48	1,74
Margay	3,3±0,3			1	1,18
Tirica	2,8±0,4				1

Existen algunas evidencias de que los felinos pequeños podrían modificar su comportamiento para evitar la competencia con el ocelote. Por ejemplo, el tirica posee una actividad catemeral en sitios con presencia de margay y de ocelote, mientras que posee una actividad nocturna en sitios con ausencia de estos felinos (Oliveira-Santos et al. 2012). Por otro lado, el ocelote usa mayormente sitios con buena protección contra la cacería y el margay y el tirica usan principalmente sitios con mayor actividad de cacería furtiva y forestal (Di Bitetti et al. 2010). Un estudio de uso de hábitat a escala local de yaguarundí y ocelote en México muestra que el yaguarundí evita acercarse a menos de 2

km del ocelote (Caso 2013). Sin embargo, un estudio reciente en Brasil reporta que el uso del hábitat del ocelote no influencia al uso del hábitat del yaguarundí y el tirica, pero si encuentran diferencias en los patrones de actividad entre el ocelote y el tirica, presentando este último una actividad principalmente diurna (Massara et al. 2016). A pesar de la importancia de estos trabajos, las evidencias de segregación espacial o temporal son aún escasas y no han generado patrones claros.

1.3 El Bosque Atlántico de Misiones

El Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP) es una de las 15 ecorregiones que conforman el Bosque Atlántico, siendo una de las regiones más amenazadas del mundo (Di Bitetti et al. 2003, Ribeiro et al. 2009), y al mismo tiempo una importante área de conservación a nivel global o “hotspot” (Myers et al. 2000). El BAAP, también llamado Bosque Atlántico Interior (Galindo-Leal y de Gusmão Câmara 2003) o Selva Paranaense (Cabrera y Willinks 1973, Burkart et al. 1999), se extendía originariamente desde el oeste de la Serra do Mar en Brasil, hasta el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina, ocupando alrededor de 150 millones de hectáreas (Ribeiro et al. 2009, Figura 1.2). Actualmente ha perdido más del 92% de su superficie original debido a un importante proceso de transformación y destrucción del bosque nativo (Holz y Placci 2003, De Angelo 2009).

El BAAP presenta un clima subtropical húmedo. Posee estacionalidad térmica, con una media anual que oscila entre los 16 y 22°C. Las precipitaciones se reparten de manera homogénea a lo largo del año, sin una estación seca marcada, variando entre los 1200 y 2000 mm anuales. En los meses de junio a agosto pueden registrarse heladas, especialmente en las zonas más elevadas (Di Bitetti et al. 2003). La vegetación está compuesta por un bosque subtropical semi-deciduo con ambientes de selvas altas mixtas, selvas abiertas con sotobosque dominado por bambúes y, en menor proporción, bañados de valles aluviales de arroyos internos (Di Bitetti et al. 2003, Srur et al. 2009).



Figura 1. 2. Mapa del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP)

El proceso de pérdida y fragmentación del BAAP se dio de modo diferente en los tres países. En Brasil la transformación se dio desde los inicios del siglo XX y hasta la década del '80, impulsada por el desarrollo urbano, industrial y de la agricultura a gran escala. Esta región sufrió las más altas tasas de deforestación, quedando actualmente menos del 3% de la superficie original (Di Bitetti et al. 2003, Holz y Placci 2003, De Angelo

2009). En Paraguay, el proceso comenzó a tomar importancia durante la segunda mitad del siglo XX, quedando actualmente un 15% de su extensión original (Di Bitetti et al. 2003, Holz y Placci 2003, Huang et al. 2007, De Angelo 2009). En Argentina, este proceso se incrementó hacia fines de la década del '80, aunque la tasa de deforestación fue mucho menor que en los países vecinos, persistiendo actualmente algo más del 50% de su bosque original (Di Bitetti et al. 2003, Holz y Placci 2003, De Angelo 2009). De esta manera, Argentina presenta el remanente de BAAP menos fragmentado de toda la región.

Parte de este remanente se encuentra formando el Corredor Verde de Misiones (CVM, Figura 1.3), un área de conservación y uso sustentable creada por ley provincial en el año 1999 (Ley Provincial N° 3631). Este corredor posee una superficie de 11.000 km², y tiene como objetivo preservar nacientes de arroyos y cuencas altas de los principales ríos, y preservar y promover la conectividad de un gran porcentaje de áreas de selva existentes en la provincia. A pesar de esto, muchos de los remanentes de bosque nativo se encuentran fragmentados por la expansión de la agricultura y la ganadería y muy degradados por haber sufrido una intensa explotación forestal (Placci 2000). Los principales cultivos pertenecen a grandes plantaciones forestales (pinos y eucaliptos) y cultivos homogéneos a mediana escala (maíz, tabaco, yerba mate, té), abarcando alrededor de un 22% de la superficie de la provincia. También se encuentra agricultura de subsistencia o de pequeña escala con cultivos diversos y pasturas de ganado, en aproximadamente un 15% del área. Estos cultivos de subsistencia dan como resultado áreas heterogéneas que presentan parches de bosques cultivos y potreros mezclados formando agroecosistemas (De Angelo 2009). Sin embargo, el CVM todavía posee el ensamble completo de los mamíferos nativos de la ecorregión (Di Bitetti et al. 2006, Paviolo 2010). El mismo constituye el extremo sur de distribución de varias especies selváticas como el jaguar, el tigrillo (*Leopardus guttulus*), el pecarí labiado (*Tayassu pecari*) y el tapir (*Tapirus terrestris*) y, por su extensión y continuidad, constituye una de las pocas áreas de la ecorregión con probabilidades para la supervivencia de estas especies en el largo plazo (Paviolo et al. 2008, Paviolo 2010).

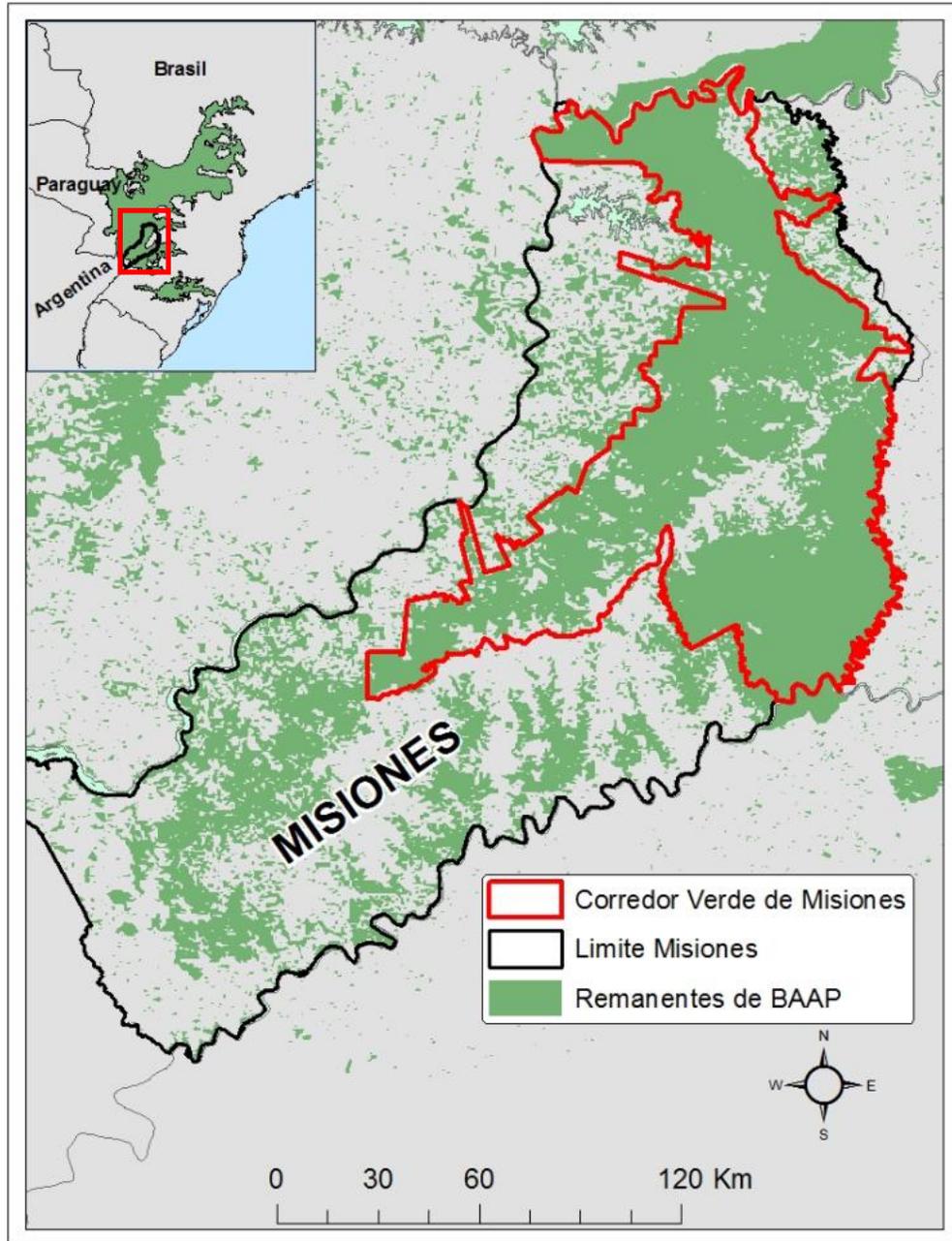


Figura 1. 3. Mapa del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP) de la provincia de Misiones, Argentina y el Corredor Verde de Misiones.

1.4 Estructura de la tesis

A pesar de la conocida distribución simpátrica de estos cuatro felinos y la superposición que presentan en algunos aspectos de su nicho ecológico, poco se sabe con certeza sobre los requerimientos de hábitat que poseen y sobre los mecanismos que permiten su coexistencia (Di Bitetti et al. 2010). Además, las relaciones ecológicas entre estas especies coexistentes pueden modificarse de acuerdo a variaciones en la abundancia de la especie dominante (Tannerfeldt et al. 2002, Paviolo 2010). En particular el ocelote, la especie dominante, parece ser muy afectada por efectos antrópicos (Di Bitetti et al. 2006, 2008a, 2010), por lo que es de esperar que en Misiones existan áreas con mayor y menor abundancia de ocelotes, según el grado de impacto antrópico de los distintos usos de la tierra, y que esto afecte a las poblaciones de los felinos más pequeños y competitivamente subordinados.

Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es conocer las condiciones del ambiente necesarias para satisfacer los requerimientos de vida de las cuatro especies de felinos (ocelote, yaguarundí, margay y tigrice), comprender las interacciones interespecíficas que regulan su coexistencia, y cómo éstas son afectadas por los cambios producidos por el hombre sobre el ambiente.

En este primer capítulo he desarrollado el marco teórico bajo el cual está basada esta tesis, describo las principales características de los cuatro felinos en estudio, y la información existente sobre las interacciones interespecíficas de estos felinos. Además, describo el área de estudio.

En el Capítulo II estudio la distribución y los requerimientos de hábitat de los cuatro felinos a escala de todo el Bosque Atlántico de Misiones, mediante Modelos de Aptitud de Hábitat. Para esto utilizo una recopilación de datos de presencia de cada felino y variables ambientales y antrópicas, y genero modelos de aptitud de hábitat de las cuatro especies mediante modelos de máxima entropía.

En el Capítulo III estudio el uso del hábitat a una escala más local y la co-ocurrencia de los felinos, mediante un muestreo con cámaras-trampa desarrollado en el norte de

Misiones, utilizando Modelos de Ocupación de una temporada para una y dos especies. En ese capítulo analizo además si el uso del hábitat y la co-ocurrencia varían según el impacto humano en el paisaje.

En el Capítulo IV describo la dieta de los felinos en el Bosque Atlántico de Misiones, analizo la amplitud y el solapamiento de nicho trófico entre los felinos.

En el Capítulo V describo los patrones de actividad diaria de los felinos en el Bosque Atlántico de Misiones. Analizo el solapamiento de la actividad entre las especies y si alguno de los felinos pequeños modifica su actividad según la presencia del ocelote, o si alguno de los cuatro felinos modifica su actividad según el impacto humano en el paisaje.

En el Capítulo VI describo los principales hallazgos de esta tesis y desarrollo las conclusiones finales.

CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN Y REQUERIMIENTOS DE HÁBITAT DE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS EN EL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES

2.1 Introducción

La transformación de los ambientes naturales por acción directa del hombre, es hoy en día una de las mayores amenazas para la fauna silvestre, generando reducciones poblacionales y extinciones locales por la desaparición de sus hábitats (Jetz et al. 2007). El acelerado proceso de pérdida y fragmentación de ambientes naturales ha acrecentado la necesidad de comprender los efectos de estos cambios en las poblaciones animales. Conocer la distribución ecológica y geográfica de las especies sometidas a estos cambios en el paisaje tiene grandes implicancias en ecología y en conservación, entre otras disciplinas (Sunquist y Sunquist 2001, Rushton et al. 2004, Ferraz et al. 2012). Sin embargo, contar con datos de presencia de una especie en su área de distribución o en un área de estudio es algo difícil de lograr. Generalmente los datos de presencia son escasos y se encuentran limitados a las áreas de mayor accesibilidad (Elith et al. 2006, Phillips et al. 2009).

Los modelos de distribución de especies, también llamados modelos de nicho ecológico o modelos de hábitat, intentan predecir la distribución de una especie, relacionando los datos de presencia con las características ambientales y antrópicas de cada uno de ellos (Elith et al. 2006). Estos modelos estiman la respuesta funcional de cada característica, o variable, y el grado de contribución de esa variable a la presencia de la especie. Con esa información, el modelo calcula la probabilidad de la presencia de la especie en todo el rango del área de estudio (Elith et al. 2006, Phillips et al. 2006, Fourcade et al. 2014). Además, los modelos de distribución de especies son utilizados para estimar las áreas de mayor aptitud para una especie y así predecir la potencial presencia de la especie en sitios que no han sido monitoreados (Elith y Burgman 2002, Ferraz et al. 2012), siendo una herramienta muy útil para evaluar y elaborar medidas de conservación

y manejo (Chefaoui et al. 2005, De Angelo et al. 2011a, Ferraz et al. 2012). En este sentido los modelos de distribución son realmente modelos de distribución del hábitat de la especie en estudio y el resultado es un mapa de la aptitud del mismo.

Durante las últimas décadas se han desarrollado una gran variedad de algoritmos para generar modelos de distribución. Estos algoritmos se dividen entre los que utilizan datos de presencias y ausencias (Guisan y Zimmerman, 2000, Elith y Burgman 2002), y los que solo utilizan datos de presencia (Phillips et al. 2006, Tsoar et al. 2007). Contar con datos de ausencia pocas veces es factible, y cuando esos datos están disponibles, son muchas veces cuestionables (Anderson et al. 2003), por lo que los modelos que utilizan solamente datos de presencia han ganado terreno en los últimos años (Elith et al. 2011, Fourcade et al. 2014). Sin embargo, es importante tener en cuenta que los datos de presencia suelen presentar sesgos espaciales (de autocorrelación y de muestreo, Phillips et al. 2009). Por lo tanto, para generar modelos confiables es fundamental controlar estos sesgos, mediante distintas técnicas reportadas en la bibliografía, como por ejemplo considerar solo los registros independientes (Phillips et al. 2009, Kramer-Schadt et al. 2013, Merow et al. 2013, Fourcade et al. 2014). También es importante utilizar datos de presencia de buena calidad (que sean confiables y que estén bien georreferenciados) y que las variables predictivas sean de relevancia para la especie y para los objetivos del análisis (Elith y Leathwick 2009, Ferraz et al. 2012).

Otro factor relevante a tener en cuenta es la selección de la escala del trabajo (Ferraz et al. 2012). Esta selección debe estar basada en los objetivos del estudio y los datos disponibles. Estudios orientados a comprender procesos ecológicos detallados y/o a planificar acciones de conservación utilizan extensiones locales o regionales, mientras que estudios orientados a comprender cambios o procesos globales utilizan extensiones mayores, como continentales o todo el planeta (Elith y Leathwick 2009).

Existen pocos trabajos que desarrollan modelos de distribución del hábitat de los felinos medianos y pequeños del Neotrópico. Martínez-Calderas et al. (2015 y 2016) han estimado la distribución del hábitat del ocelote y del margay en el noreste de México,

mostrando que las precipitaciones del cuatrimestre más húmedo y el tipo de vegetación son las variables que mejor explican la distribución de la especie. Para Argentina, Cuyckens (2012) desarrolló modelos de distribución para todos los felinos existentes en el país. Utilizó variables climáticas (temperaturas y precipitaciones) y topográficas (altitud y pendiente). Obtuvo como variables predictivas de la aptitud de hábitat del ocelote, del margay y del yaguarundí, la precipitación del trimestre más cálido, la estacionalidad de temperatura, y el rango anual de temperatura. Y las variables predictivas para el tigrillo (*L. tigrinus*) fueron la precipitación del trimestre más cálido y del trimestre más seco, y el rango anual de temperatura.

Si bien la mayoría de los modelos de distribución utilizan variables climáticas, es posible incluir otros tipos de variables, como variables edáficas, tipos de vegetación, índices de impacto antrópico, etc. (Elith y Leathwick 2009, Scheldeman y van Zonneveld 2011). Esto ocurre sobre todo en estudios a escala local, donde la variabilidad climática es mínima, y otros factores toman relevancia, como el tipo de ambiente o el impacto humano sobre el ambiente nativo. En Misiones, el Bosque Atlántico ha sufrido una gran retracción y transformación del bosque a usos productivos, principalmente plantaciones forestales, de arbustos y herbáceas, en las últimas décadas (Chebez y Hilgert 2003). Por tal motivo, es importante comprender cómo esta pérdida del ambiente nativo afecta a especies sensibles a los cambios del paisaje, como los felinos.

La distribución original de los felinos presentes en el Bosque Atlántico de Misiones era continua para toda el área ocupada por esta ecoregión en la provincia (IUCN 2016). Para el yaguareté y el puma, De Angelo et al. (2011a) estudiaron como la pérdida actual del Bosque Atlántico y otras variables de origen antrópico afectaron su distribución, encontrando una gran pérdida de hábitat para ambas especies, pero siendo el yaguareté más afectado que el puma. En cuanto a los felinos más chicos, si bien no hay estudios previos de disponibilidad de hábitat en la región, Di Bitetti et al. (2010) observaron que en Misiones el ocelote usa mayormente sitios mejor conservados, mientras que los felinos pequeños usan mayormente sitios con cierto grado de cacería furtiva y actividad forestal. En base a esto, surge el interés de estudiar si los cambios producidos en un gradiente de

intervención humana del paisaje mayor al estudiado en el trabajo citado previamente afectan de diferente manera a estos felinos medianos y pequeños. El objetivo de este trabajo es estimar la distribución del hábitat de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico de Misiones, y comprender cuáles son los factores ambientales y antrópicos que determinan esa distribución.

Las hipótesis y predicciones de trabajo son:

(H1) Los ocelotes son más sensibles al impacto humano que los tres felinos pequeños, por lo que se encuentran presentes en áreas de bajo impacto antrópico, mientras que los pequeños se encuentran distribuidos en áreas con un grado bajo a intermedio de antropización.

P1) La distribución del ocelote se correlacionará negativamente con el grado de impacto humano, abarcando principalmente áreas de bosque nativo continuo

(H2) La distribución de los felinos pequeños será más amplia que la del ocelote, abarcando áreas con bosque nativo continuo y áreas medianamente impactadas como bosques nativos fragmentados, y forestaciones.

2.2 Métodos

2.2.1 Área de estudio

Este estudio fue realizado en la provincia de Misiones, la cual cuenta con una superficie de 29.801 km². El ambiente nativo predominante es un bosque subtropical semideciduo con especies típicas de la ecoregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná, aunque hacia el noreste de la provincia se hacen presentes formaciones boscosas típicas de la eco-región de la Araucaria y hacia el sur formaciones típicas de la ecoregión de los Campos y Malezales, esta última ocupando sólo un 1 % de la superficie provincial. Misiones cuenta actualmente con un 55% de bosque nativo (Varela et al. 2014), aunque una buena proporción de éste corresponde a bosques degradados o bosques secundarios. La mayor parte de este bosque se encuentra conformando el Corredor Verde de Misiones.

Existen 44 áreas protegidas públicas (municipales, provinciales y nacionales) y 37 áreas protegidas privadas (Figura 2.1), con variadas categorías de protección y de implementación. Las actividades ilegales de extracción de madera, de fauna silvestre y de otros productos no madereros (ej. palmitos, orquídeas, etc.) son actividades muy comunes (Chebez y Hilgert 2003). Para mayor información del área de estudio ver el Capítulo I.

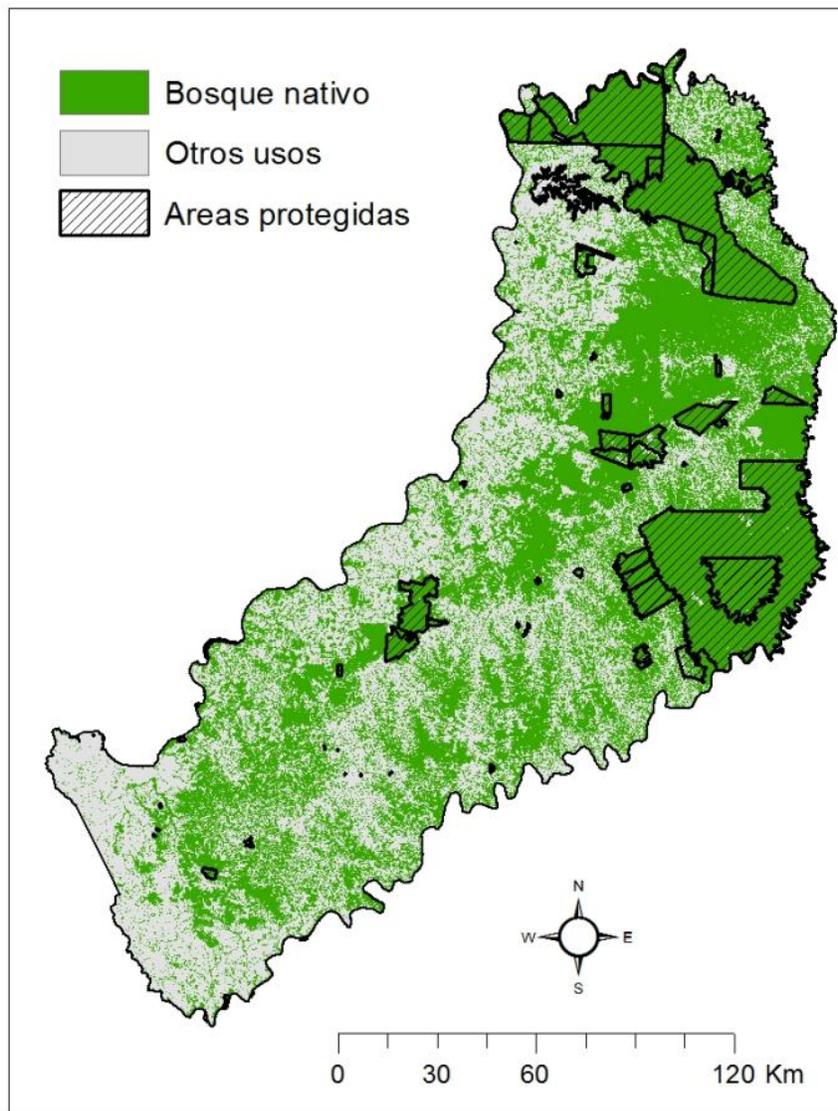


Figura 2. 1. Mapa del Bosque Atlántico de Misiones y las áreas protegidas privadas y públicas.

2.2.2 Datos de presencia de los felinos

Para el análisis realicé una recopilación de todos los datos disponibles de presencia de los cuatro felinos en toda la provincia de Misiones. Estos datos fueron obtenidos mediante distintos métodos de muestreo entre los años 2003 y 2015. Los datos incluyeron fotografías de cámaras trampa de muestreos sistemáticos y no sistemáticos, propios y de colegas (Figura Apéndice 2.1), individuos atropellados, avistajes confiables (con fotografías para identificar la especie) y fecas identificadas mediante ADN. Las fecas fueron colectadas mediante el trabajo de campo propio y de colegas, y en parte fueron colectadas por una red de monitoreo participativo coordinada por Carlos De Angelo durante su trabajo doctoral (De Angelo 2009, De Angelo et al. 2011b). De todos los datos que obtuve descarté aquellos registros en donde la identificación de la especie era dudosa, o no estaban correctamente georreferenciados. Recopilé un total de 848 datos, 489 de ocelote, 110 de yaguarundí, 57 de margay y 192 de tirica (Tabla 2.1).

Tabla 2. 1. Cantidad de registros de presencia de cada uno de los cuatro felinos en estudio. Los datos provienen de distintos tipos de muestreos sistemáticos y no sistemáticos: muestreos con cámaras trampa, muestreos de fecas, individuos atropellados y avistamientos confiables.

Métodos de muestreo	Ocelote	Yaguarundí	Margay	Tirica
Cámaras trampa	316	97	54	114
Fecas	159	1	2	75
Atropellados	13	6	1	3
Avistajes	1	6	0	0
Total	489	110	57	192

Para reducir potenciales problemas de autocorrelación espacial (Sattler et al. 2007, Kanagaraj et al. 2013) eliminé del análisis datos espacialmente cercanos. Para esto, diseñé una grilla utilizando el programa ArcGis 10.1 y la superpuse con el área de estudio. El tamaño de la celda fue equivalente al territorio de una hembra de cada especie estudiada. Estos valores los obtuve de estudios de radio-telemetría realizados en el Bosque Atlántico: 17,4 km² para el ocelote (Crawshaw 1995), 19,6 km² para el yaguarundí (Crawshaw 1995), 21,8 km² para el margay (Kasper et al. 2016) y 16,4 km² para el tirica (Kasper et al. 2016). Superpuse los datos recopilados y la grilla diseñada para cada especie, y seleccioné aleatoriamente un solo dato por celda quedando 127 datos para el ocelote, 59 datos para el yaguarundí, 46 para el margay y 97 para el tirica.

2.2.3 Variables ambientales y antrópicas

El área de estudio fue caracterizada por cinco variables eco-geográficas, generadas a partir de distintas capas de información de la provincia de Misiones con una resolución de 30 x 30 m por celda. Estas variables fueron seleccionadas por su potencial efecto sobre la distribución de las cuatro especies en estudio. Utilicé una capa de los distintos usos de la tierra de la provincia, desarrollada a través de la clasificación de imágenes satelitales Landsat del año 2014 (Zuleta et al. 2015). Esta capa contiene once tipos de usos del suelo: bosque nativo, plantaciones forestales, cultivos de arbustos (e.g., yerba mate, té), cultivos de herbáceas (e.g. tabaco, maíz), cultivos Mixtos (e.g., parches pequeños de arbustos y herbáceas), cuerpos de agua naturales, cuerpos de agua artificiales, áreas naturales desnudas, áreas urbanas e infraestructura, lagunas y pastizal (Figura 2.2). Los ambientes naturales fueron el bosque nativo, el pastizal y el humedal (pastizal inundable). Sin embargo, debido a que el ambiente nativo de interés en este trabajo es el Bosque, las zonas de pastizales y humedales (pertenecientes a la eco-región de Campos y Malezales) fueron consideradas junto con los otros usos que no poseen cobertura arbórea. Las categorías de áreas urbanas e infraestructura, cuerpos de agua naturales y cuerpos de agua artificial, fueron consideradas como sitios no aptos para las especies en estudio.

Los datos colectados pertenecen a un período de tiempo relativamente largo (del 2003 al 2015). Sin embargo, decidí usar la capa de usos de la tierra generada en el 2014 ya que es la capa que mejor describe los usos de la tierra presentes en el momento del levantamiento de cada registro utilizado. Esto es debido a que los registros más antiguos (del 2003 al 2013) pertenecen en su mayoría a registros obtenidos en áreas protegidas, por lo que no ha cambiado el uso de la tierra al 2014.

A partir de la capa de usos de la tierra generé cuatro variables continuas mediante el ArcMap 10.1. 1) La *“Distancia al borde de grandes fragmentos de bosque nativo”* (distancia al bosque) fue desarrollada mediante la distancia euclidiana al borde de los fragmentos de bosque nativo. Para esto definí los grandes fragmentos de bosque nativo como las celdas de bosque que en un círculo de radio de 2 km poseen el 95% de esas celdas de bosque (Figura Apéndice 2.2). Esta distancia toma valores positivos hacia afuera de los grandes fragmentos de bosque y valores negativos hacia adentro de los grandes fragmentos de bosque. 2) El *“Porcentaje de bosque nativo en un radio de 2 km”* (% de bosque) estimada a partir del porcentaje de bosque nativo que posee cada celda en un círculo de radio de 2 km, mediante un análisis de vecindad. 3) El *“Porcentaje de plantaciones forestales en un radio de 2 km”* (% de plant. forestales), estimada a partir del porcentaje de plantaciones forestales que posee cada celda en un círculo de radio de 2 km, mediante un análisis de vecindad. 4) El *“Porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km”* (% de usos con baja cobertura arbórea), estimada a partir del porcentaje de usos con baja cobertura arbórea que posee cada celda en un círculo de radio de 2 km, mediante un análisis de vecindad. Se consideran usos con baja cobertura arbórea los cultivos de herbáceas, los cultivos mixtos, los cultivos de arbustos, los pastizales, humedales y áreas naturales desnudas. Todos estos usos fueron agrupados debido a que poseen una alta correlación (coeficientes de Spearman $>0,70$) y debido a la baja cantidad de datos de presencia de los felinos en estas categorías.

Además, como una variable indicadora del impacto de la presencia humana, utilicé la variable *Costo de acceso humano* (costo de acceso), generada por De Angelo et al. 2011a, y modificada por M. E. Iezzi (datos no publicados). Esta variable tiene en cuenta

cuánto tiempo (en horas) demora una persona en llegar a cada celda del área desde la localidad urbana más cercana. Para calcular esto se tienen en cuenta distintas velocidades de acuerdo a los tipos de pixel que se deben atravesar. Por ejemplo las rutas y los ríos y arroyos navegables son consideradas como vías de acceso rápido (con mayor velocidad en las rutas asfaltadas que en rutas de tierra y en los ríos que en los arroyos) y los pixeles con selva son considerados áreas de velocidad lenta. Esta variable intenta simular no solo el efecto de la cercanía a las áreas urbanas y sus impactos, sino también el posible efecto de la cacería furtiva, ya que por lo general las actividades de caza en áreas tropicales se concentran en zonas más accesibles (Hill et al. 1997, Caro 1999, Peres y Lake 2003, Laurance et al. 2006). En Misiones esta actividad es ilegal, pero es muy común. Por esto es que en el cálculo de la variable se agrega una demora (en menor velocidad de tránsito) a las celdas que pertenecen a áreas protegidas (parques nacionales, provinciales y reservas privadas con guardaparques, De Angelo et al. 2011a). Si bien los felinos en estudio no son especies comúnmente cazadas en la región, sí lo son algunas de sus presas y los cazadores suelen ir acompañados con perros a los sitios de caza (Giraud y Abramson 2000), los cuales también podrían generar un impacto negativo directo en los felinos medianos y pequeños.

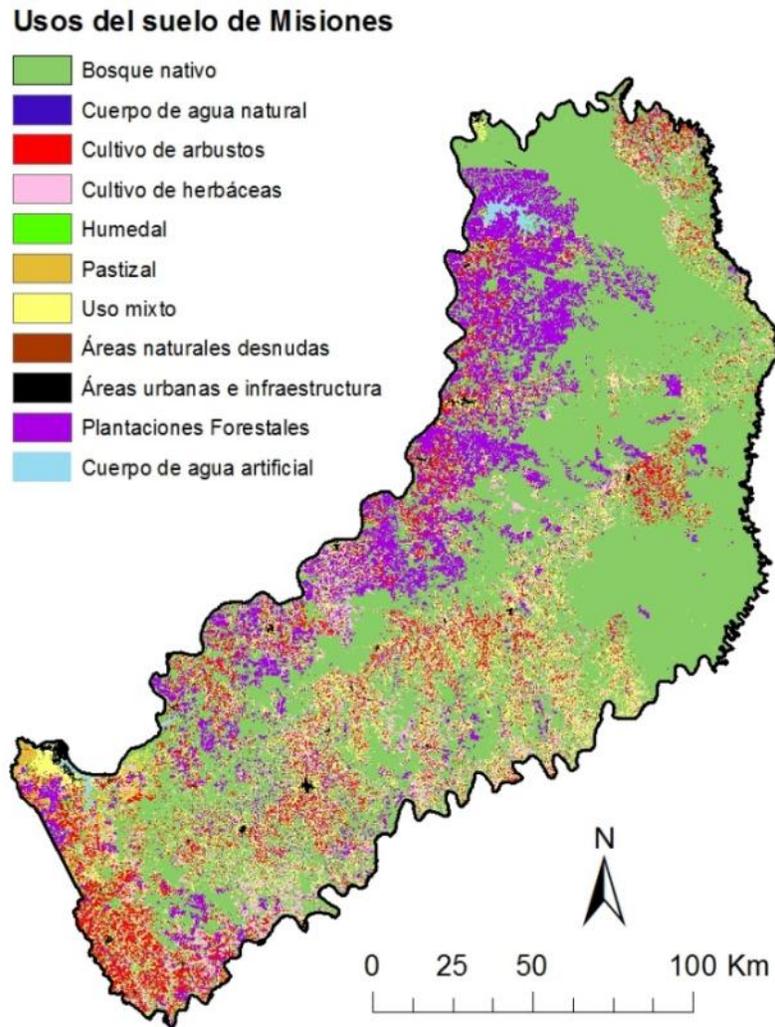


Figura 2. 2. Mapa de usos del suelo de Misiones, clasificados a partir de imágenes satelitales Landsat del año 2014 por Zuleta et al. (2015).

Para analizar la existencia de correlaciones entre las variables realicé un análisis de correlación mediante el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2014). Para esto, utilicé 5 mil puntos aleatorios distribuidos en toda el área de estudio. Debido a la falta de normalidad de las variables utilicé correlaciones de Spearman, y consideré dos variables correlacionadas cuando el coeficiente era $>0,70$. La variable costo de acceso estuvo correlacionada con las demás variables por lo que fue eliminada de los análisis. Las

variables % de bosque, distancia al bosque y % de plantaciones forestales estuvieron correlacionadas entre sí (Tabla Apéndice 2.1). Por ello, para los análisis posteriores usé combinaciones de modelos que contuvieron a sólo una de estas variables.

2.2.4 Modelos de distribución de especies

De los modelos de distribución de especies existentes en la actualidad, MaxEnt es el algoritmo más utilizado debido a su gran exactitud predictiva, a que utiliza solamente datos de presencia, y a que existe un software sencillo de utilizar (Phillips et al. 2006, Elith et al. 2006, 2011, Merow et al. 2013). MaxEnt calcula el nicho realizado de la especie y la probabilidad de ocurrencia usando un algoritmo de máxima entropía (Phillips et al. 2006). Posee un alto poder predictivo incluso con sets de datos pequeños (i.e: 10 datos de presencia, Wisz et al. 2008), y es eficiente modelando relaciones complejas entre la variable respuesta y las variables predictoras (Elith et al. 2006, 2011).

MaxEnt no usa datos de ausencia, si no que extrae una muestra de ubicaciones de fondo (“background locations”) que contrasta con los datos de presencia. Estas ubicaciones de fondo son tomadas aleatoriamente de toda el área de estudio. Sin embargo, si el esfuerzo de muestreo realizado para la toma de datos (y por ende de las presencias) no se encuentra distribuido homogéneamente en toda el área de estudio indicada, es probable que existan fuertes imprecisiones o sesgos en los resultados (Phillips et al. 2009, Kramer-Schadt et al. 2013, Merow et al. 2013, Fourcade et al. 2014). Para controlar este tipo de sesgo, MaxEnt permite que se le indique cuál fue el esfuerzo de muestreo a lo largo de todo el paisaje en estudio. Debido a que en este trabajo el esfuerzo de muestreo efectivamente no fue homogéneamente distribuido en toda el área de estudio, desarrollé una capa donde estimé el esfuerzo de muestreo en toda la provincia de Misiones. Para esto utilicé la ubicación de todas las cámaras trampa que formaron parte de la recopilación de datos (sin importar si esas cámaras trampa registraron los felinos en estudio), y de todas las fecas recolectadas por el grupo de colaboradores

(incluyendo las fecas de otras especies como yagareté y puma), y la herramienta “densidad de puntos” (*point density*) del programa ArcGis 10.1 (Figura Apéndice 2.3).

Para correr los modelos de distribución de los cuatro felinos utilicé la versión Maxent 3.3.3k (Phillips y Dudík 2008). Utilice el 75% de los datos de cada especie para el entrenamiento de modelos y el 25% para el testeo de los mismos. Corrí todos los modelos con 10 réplicas con validación cruzada y configurados con un umbral de convergencia de $1,0E-5$ con 500 iteraciones, y con 10.000 ubicaciones de fondo (Merow et al. 2013). Como formato de las variables respuesta seleccioné el formato lineal y cuadrático (Merow et al. 2013). Como formato de la salida de los resultados seleccioné el formato logístico, obteniendo un mapa con valores de celda continuos que van desde el 0 (celdas de hábitat menos apto) al 1 (celdas de hábitat más apto). Estos valores pueden ser interpretados como la probabilidad de presencia de condiciones óptimas de hábitat para la especie (Veloz 2009).

Utilizando distintas combinaciones de las variables no correlacionadas entre sí, corrí tres modelos para cada especie (Tabla 2.2). Para cada modelo evalué la capacidad predictiva utilizando el área bajo la curva (AUC) característica operativa del receptor (ROC, relación entre la sensibilidad, proporción de las presencias verdaderas, y 1- especificidad, proporción de ausencias falsas). El AUC permite poner a prueba la capacidad predictiva de los modelos y conocer su facultad de discernir entre presencias y sitios sin información (sitios de fondo, Phillips et al. 2006). Por lo general, modelos con un AUC de 0,70 a 1 son considerados modelos con buena capacidad predictiva, mientras que modelos con un $AUC \leq 0,50$ poseen una capacidad predictiva similar o inferior a la de un modelo aleatorio (Elith et al. 2006, Peterson 2011). Sin embargo, el uso del AUC debe ser cuidadoso en los modelos resultantes de algoritmos que utilizan datos de presencia únicamente (Phillips et al. 2006, Lobo et al. 2008, Peterson 2011), ya que para estos modelos el AUC máximo depende de la proporción de presencias de la especie y su potencial distribución a lo largo de toda el área de estudio. Debido a esto, no utilicé el AUC para seleccionar el mejor modelo, sino que lo utilicé para evaluar la capacidad predictiva de los modelos, seleccionando aquellos modelos con un $AUC > 0,70$. Luego, para evaluar el ajuste de cada

modelo y seleccionar el mejor modelo utilicé el criterio de información de Akaike ajustado al tamaño de la muestra (AICc, Burnham y Anderson 2002, Warren y Seifert 2011, Merow et al. 2013), utilizando el programa ENMTools 1.4.4 (Warren et al. 2010).

Tabla 2. 2 Los modelos de Maxent corridos para cada uno de los cuatro felinos en estudio formados por distintas combinaciones de las cuatro variables explicativas.

Modelos	Distancia al bosque	% de plant forestales	% de bosque	% de usos con baja cobertura arbórea
Modelo 1		x		x
Modelo 2			x	x
Modelo 3	x			x

Los modelos resultantes son modelos de distribución potencial de la especie en estudio, con valores continuos del 0 al 1. Para los estudios cuyos objetivos son de manejo y conservación de especies es importante obtener mapas con límites definidos en categorías de aptitud de hábitat (Lui et al. 2005). Para delimitar estas categorías es necesario escoger criterios de corte o umbral. Maxent provee una lista de once umbrales que utilizan criterios muy diversos, y éstos generan mapas de aptitud de hábitat muy distintos entre sí, dependiendo del criterio elegido. Por tal motivo, la selección del umbral es determinante de las categorías resultantes. Para separar las áreas de hábitat y de no hábitat utilicé el criterio mínimo de presencia de los puntos de entrenamiento. Este umbral identifica el área mínima que contiene todos los datos de presencia (Liu et al. 2005). Luego, para clasificar las áreas de hábitat en hábitats óptimos y marginales, utilicé el valor de corte que maximiza la suma de la sensibilidad (predicciones de aciertos en las presencias) y la especificidad (predicciones de aciertos en las ausencias, *Maximum training sensitivity plus specificity*). Este criterio de corte ha sido descrito como el criterio más objetivo y el más adecuado para identificar hábitats óptimos cuando sólo se dispone

de datos de presencia (Liu et al. 2005, 2013, 2016, Jiménez-Valverde y Lobo 2007). Con los mapas categóricos resultantes calculé, mediante al ArcGis 10.1, la superficie de cada una de las categorías de aptitud de hábitat en la provincia de Misiones, el porcentaje de los distintos usos de la tierra en cada una de las categorías de aptitud de hábitat, y el porcentaje de áreas con algún tipo de protección (parque nacional, parque provincial, reserva privada) en cada categoría. Estos análisis permiten estimar cuanta superficie de hábitat óptimo queda actualmente para cada especie, cuál es la ubicación de estas áreas, y en qué estado de conservación permanecen.

Amplitud y solapamiento de nicho

A partir de los modelos de Maxent resultantes es posible realizar comparaciones entre especies e interpretar los resultados del análisis desde la perspectiva del nicho ecológico de las mismas (Warren et al. 2008). Con los modelos de distribución de hábitat obtenidos para los cuatro felinos en estudio estimé la amplitud de nicho de cada especie. Para esto utilicé el índice de concentración inversa de *Levins* (Levins 1968) estimado mediante el programa ENMTools 1.4.4 (Nakazato et al. 2010, Warren et al. 2010). Este índice va de 0 a 1, siendo una amplitud de nicho =0 la mínima posible (Mandle et al. 2010). Mediante este programa también estimé el índice de solapamiento entre especies, utilizando el índice “*I*” basado en el índice de Hellinger (Warren et al. 2008). El índice “*I*” va de 0 (sin solapamiento) a 1 (total solapamiento). Estos índices (“*Levins*” e “*I*”) no utilizan ningún criterio de corte, si no que utilizan los valores continuos de aptitud de hábitat estimados por los modelos de Maxent. Mediante las réplicas de cada modelo seleccionado por AICc, estimé el valor promedio de estos índices y sus intervalos de confianza (Warren et al. 2013).

2.3 Resultados

Todos los modelos corridos para los felinos en estudio presentaron un AUC > 0,70. El modelo con las variables “Distancia al borde de grandes fragmentos de bosque nativo”,

y “Porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km” fue seleccionado como el mejor modelo, para cada uno de estos felinos, según el menor valor de AICc. Las respuestas de estas variables tuvieron comportamientos algo diferentes para cada especie, aunque los porcentajes de contribución fueron similares. En los otros dos modelos, las variables porcentaje de bosque (modelo 2) y porcentaje de plantaciones forestales (modelo 1) tuvieron una contribución menor al 10%.

Modelo de distribución del ocelote

El modelo seleccionado como mejor modelo para el ocelote, tuvo un AICc mucho menor que los otros dos modelos (Tabla 2.3). La variable *Distancia al borde de grandes fragmentos de bosque nativo* tuvo una contribución del 16,7%, y el *Porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km* tuvo una contribución del 83,3%, ambas variables con una relación negativa con la probabilidad de presencia del ocelote (Figura 2.3a y Figura 2.4a). Cuando el % de usos con baja cobertura arbórea era cero la probabilidad de presencia fue superior al 0,50 pero disminuyó rápidamente hasta que con un 40% de cobertura de estos usos la probabilidad de presencia fue menor a 0,10 y con un 75% la probabilidad de presencia se hizo nula.

Tabla 2. 3. Modelos corridos para estimar la distribución del ocelote, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con ENMTools.

Modelo	AUC	Log Likelihood	Variables	AICc	Δ AICc
3	0,81	-2081,99	Distancia al bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4170,17	0
2	0,80	-2090,21	% de Bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4186,62	16,45
1	0,80	-2090,95	% de Plant. forestales, % de usos con baja cobertura arbórea	4188,09	17,92

Mediante el mapeo de la probabilidad de presencia estimada para toda el área de estudio obtuve un mapa de la aptitud de hábitat para la especie con valores continuos (Figura 2.5a). Los sitios de mayor aptitud de hábitat para el ocelote coincidieron con los sitios de grandes fragmentos de bosque nativo, situados en el centro norte de la provincia de Misiones. Hacia el sur de la provincia predominaron las áreas sin hábitat para este felino.

Al aplicar los criterios de corte obtuve un mapa categórico (Figura Apéndice 2.4a). El umbral mínimo de presencia de los puntos de entrenamiento que separó las áreas consideradas como hábitat de las áreas consideradas como no hábitat para la especie fue de 0,06. El umbral que maximiza la suma de la sensibilidad y la especificidad fue de 0,38, separando las áreas de aptitud de hábitat alta y marginal. El hábitat de aptitud alta ocupó un 31% del territorio de la provincia, el hábitat marginal un 32% y el no hábitat un 37%. De las áreas óptimas, el 88% estuvo ubicado en bosque nativo, el 11% en plantaciones forestales y menos del 1% en uso mixto, cultivo de herbáceas y cultivo de arbustos. De las áreas marginales un 62% estuvo ubicado en bosque nativo, un 20% en plantaciones forestales, un 8% en uso mixto, 5% en cultivo de herbáceas y 5% en cultivo de arbustos. De las áreas sin hábitat para el ocelote, el 35% estuvo ubicado en bosque nativo, el 21% en áreas de uso mixto, un 18% en cultivos de arbustos, 13% en áreas con cultivo de herbáceas, el 10% en plantaciones forestales y un 3% entre pastizales y lagunas. De las áreas de hábitat óptimo, el 50% se encontró en áreas con algún tipo de protección. Sólo un 4% de las áreas marginales se encontraron en áreas protegidas, y menos de un 1% de las áreas sin hábitat se encontraron en áreas protegidas.

Modelo de distribución del yaguarundí

El modelo seleccionado como mejor modelo para el yaguarundí, tuvo un AICc mucho menor que los otros dos modelos (Tabla 2.4). La variable *Distancia al borde de*

grandes fragmentos de bosque nativo tuvo una contribución del 28,6%, y el *Porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km* tuvo una contribución del 71,4%, ambas variables con una relación negativa con la probabilidad de presencia del yaguarundí (Figura 2.3b y Figura 2.4b). Cuando el porcentaje de usos con baja cobertura arbórea fue cero la probabilidad de presencia fue superior al 0,50. Esta función disminuyó gradualmente, observándose una probabilidad de presencia de 0,36 en sitios con un 40% de estos usos y en sitios con un 75% la probabilidad de presencia llegó a ser de 0,15.

Tabla 2. 4. Modelos corridos para estimar la distribución del yaguarundí, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con el ENMTools.

Modelo	AUC	Log Likelihood	Variables	AICc	Δ AICc
3	0,75	-2112,75	Distancia al bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4229,60	0
2	0,71	-2125,35	% de Bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4254,80	25,20
1	0,71	-2125,78	% de Plant. forestales, % de usos con baja cobertura arbórea	4255,66	26,06

Así como para el ocelote, el yaguarundí mostró una mayor aptitud de hábitat en el centro norte de Misiones, y especialmente en áreas que coinciden con las de mayor superficie de bosque nativo y mayor concentración de áreas protegidas (Figura 2.5b). Hacia el sur de la provincia se observó una mayor fragmentación de las áreas con aptitud de hábitat alta. Sin embargo estas áreas fueron de mayor superficie que para el ocelote.

El umbral mínimo de presencia de los puntos de entrenamiento fue de 0,22, separando áreas consideradas como de hábitat de áreas consideradas como no hábitat para el yaguarundí. El umbral que maximiza la suma de la sensibilidad y la especificidad fue de 0,47, separando las áreas de aptitud de hábitat alta y marginal (Figura Apéndice

2.4b). El hábitat de aptitud alta ocupó un 35% del territorio de la provincia, el hábitat marginal un 34% y el no hábitat un 31%. De las áreas óptimas, el 89% se ubicó en bosque nativo, el 9% en plantaciones forestales y un 2% en uso mixto, cultivo de herbáceas y cultivo de arbustos. De las áreas marginales un 55% se ubicó en bosque nativo, un 20% en plantaciones forestales, un 11% en uso mixto, 7% en cultivo de herbáceas y 7% en cultivo de arbustos. De las áreas sin hábitat el 34% fueron áreas de bosque nativo, el 21% en áreas de uso mixto, un 18% en cultivos de arbustos, un 12% en áreas con cultivo de herbáceas y en plantaciones forestales, y un 3% entre pastizales y lagunas. De las áreas de hábitat óptimo, el 46% se encontró en áreas con algún tipo de protección. Sólo un 1,5% de las áreas marginales se encontraron en áreas protegidas y menos de un 1% de las áreas sin hábitat se encontraron en áreas protegidas.

Modelos de distribución del margay

El modelo seleccionado como mejor modelo para el margay, tuvo un AICc mucho menor que los otros dos modelos (Tabla 2.5). La variable *Distancia al borde de grandes fragmentos de bosque nativo* tuvo una contribución del 24,5%, y una relación negativa con la probabilidad de presencia del margay (Figura 2.3c). El *Porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km* tuvo una contribución del 75,5%, y la relación mostró una forma de U (Figura 2.4c), alcanzando un mínimo de presencia con un 40% de estos usos y aumentando la probabilidad de presencia al aumentar o disminuir el porcentaje de este uso, con valores de probabilidad de presencia mayores a 0,50 en porcentajes cercanos a cero y mayores al 80%.

Tabla 2. 5. Modelos corridos para estimar la distribución del margay, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con el ENMTools.

Modelo	AUC	Log Likelihood	Variables	AICc	ΔAICc
3	0,79	-2118,74	Distancia al bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4213,31	0,00
2	0,77	-2117,84	% de Bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4241,88	28,57
1	0,77	-2103,56	% de Plant. forestales, % de usos con baja cobertura arbórea	4243,68	30,38

El margay también presentó la mayor aptitud de hábitat hacia el centro norte de Misiones (Figura 2.5c). Además, mostró una gran superficie con valores intermedios de aptitud de hábitat a lo largo de toda la provincia, y una pequeña porción de superficie con aptitud de hábitat mínima.

El umbral mínimo de presencia de los puntos de entrenamiento fue de 0,15, separando áreas de hábitat de las áreas consideradas como no hábitat para la especie. El umbral que maximiza la suma de la sensibilidad y la especificidad fue de 0,49, separando las áreas de aptitud de hábitat alta y marginal (Figura Apéndice 2.4c). El hábitat de aptitud alta ocupó un 27% del territorio de la provincia, el hábitat marginal un 58% y el no hábitat un 15%. De las áreas óptimas, el 91% se ubicó en bosque nativo, el 8% en plantaciones forestales y menos del 1% en uso mixto, cultivo de herbáceas y cultivo de arbustos. De las áreas marginales un 52% se ubicó en bosque nativo, un 16% en plantaciones forestales, un 13% en uso mixto, 10% en cultivo de arbustos, 8% en cultivo de herbáceas y menos del 1% en humedales y pastizales. De las áreas sin hábitat un 39% fue de bosque nativo, un 17% estuvo en áreas de cultivos mixtos y cultivos de arbustos, un 15% en plantaciones forestales, un 10% en áreas de cultivos de herbáceas y un 2% entre pastizales y lagunas. De las áreas de hábitat óptimo, el 56% se encontró en áreas con algún tipo de protección.

Sólo un 3% de las áreas marginales se encontraron en áreas protegidas, y un 0% en áreas sin hábitat.

Modelos de distribución del tirica

El modelo seleccionado como mejor modelo para el tirica, tuvo un AICc mucho menor que los otros dos modelos (Tabla 2.6). La variable *Distancia al borde de grandes fragmentos de bosque nativo* tuvo una contribución del 21,4%, y el *Porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km* tuvo una contribución del 78,6%, ambas variables con una relación negativa con la probabilidad de presencia del tirica (Figura 2.3d y Figura 2.4d). Se observó que a la máxima distancia al bosque la probabilidad de presencia fue cercana a 0,30. Partiendo de una probabilidad de presencia de 0,58 cuando el porcentaje de usos con baja cobertura arbórea era cero, la probabilidad disminuyó gradualmente alcanzando un valor de 0,26 con un 40% de cobertura y de 0,17 con un 75% de cobertura.

Tabla 2. 6. Modelos corridos para estimar la distribución del tirica, y sus valores de máxima verosimilitud, AICc y Δ AICc estimados con el ENMTools.

Modelo	AUC	Log Likelihood	Variables	AICc	Δ AICc
3	0,77	-2103,99	Distancia al bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4214,17	0,00
2	0,74	-2113,52	% de Bosque, % de usos con baja cobertura arbórea	4233,23	19,06
1	0,76	-2114,12	% de Plant. forestales, % de usos con baja cobertura arbórea	4234,43	20,26

Al igual que los otros tres felinos, el tirica mostró una mayor aptitud de hábitat en el centro norte de Misiones, en áreas que coincidieron con zonas de bosque nativo continuo y la mayor concentración de áreas protegidas (Figura 2.5d). Hacia el sur de la

provincia se observó una predominancia de áreas con valores intermedios y bajos de aptitud de hábitat, similar a la distribución del yaguarundí.

El umbral mínimo de presencia de los puntos de entrenamiento fue de 0,18, separando áreas de hábitat de áreas consideradas como no hábitat para la especie. El umbral que maximiza la suma de la sensibilidad y la especificidad fue de 0,48, separando las áreas de aptitud de hábitat alta y marginal (Figura Apéndice 2.4d). El hábitat de aptitud alta ocupó un 29% del territorio de la provincia, el hábitat marginal un 43% y el no hábitat un 28%. De las áreas óptimas, el 90% se ubicó en bosque nativo, el 9% en plantaciones forestales y menos del 1% en uso mixto, cultivo de herbáceas y cultivo de arbustos. De las áreas marginales un 60% se ubicó en bosque nativo, un 19% en plantaciones forestales, un 9% en uso mixto, 6% en cultivo de herbáceas y 6% en cultivo de arbustos. De las áreas sin hábitat un 31% fueron de bosque nativo, un 23% de uso mixto, un 20% de cultivo de arbustos, un 13% de cultivo de herbáceas, un 10% de plantaciones forestales, y un 3% entre pastizales y lagunas. De las áreas de hábitat óptimo, el 53% se encontró en áreas con algún tipo de protección. Sólo un 3% de las áreas marginales se encontraron en áreas protegidas y menos de un 1% de las áreas sin hábitat se encontraron en áreas protegidas.

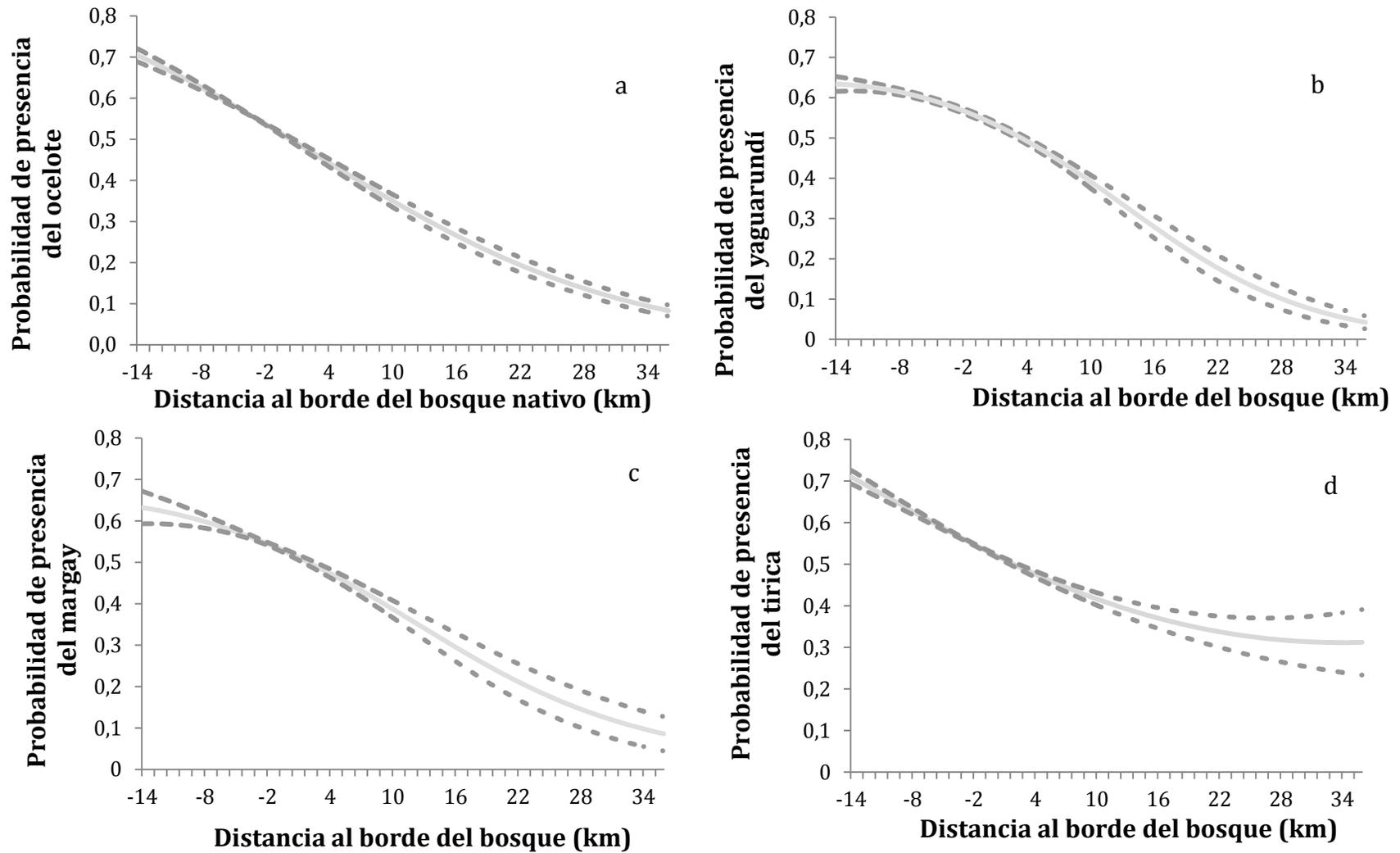


Figura 2. 3. Probabilidad de presencia del ocelote (a), del yaguarundí (b), del margay (c) y del tigrina (d), en función de la distancia al borde de fragmentos de bosque nativo.

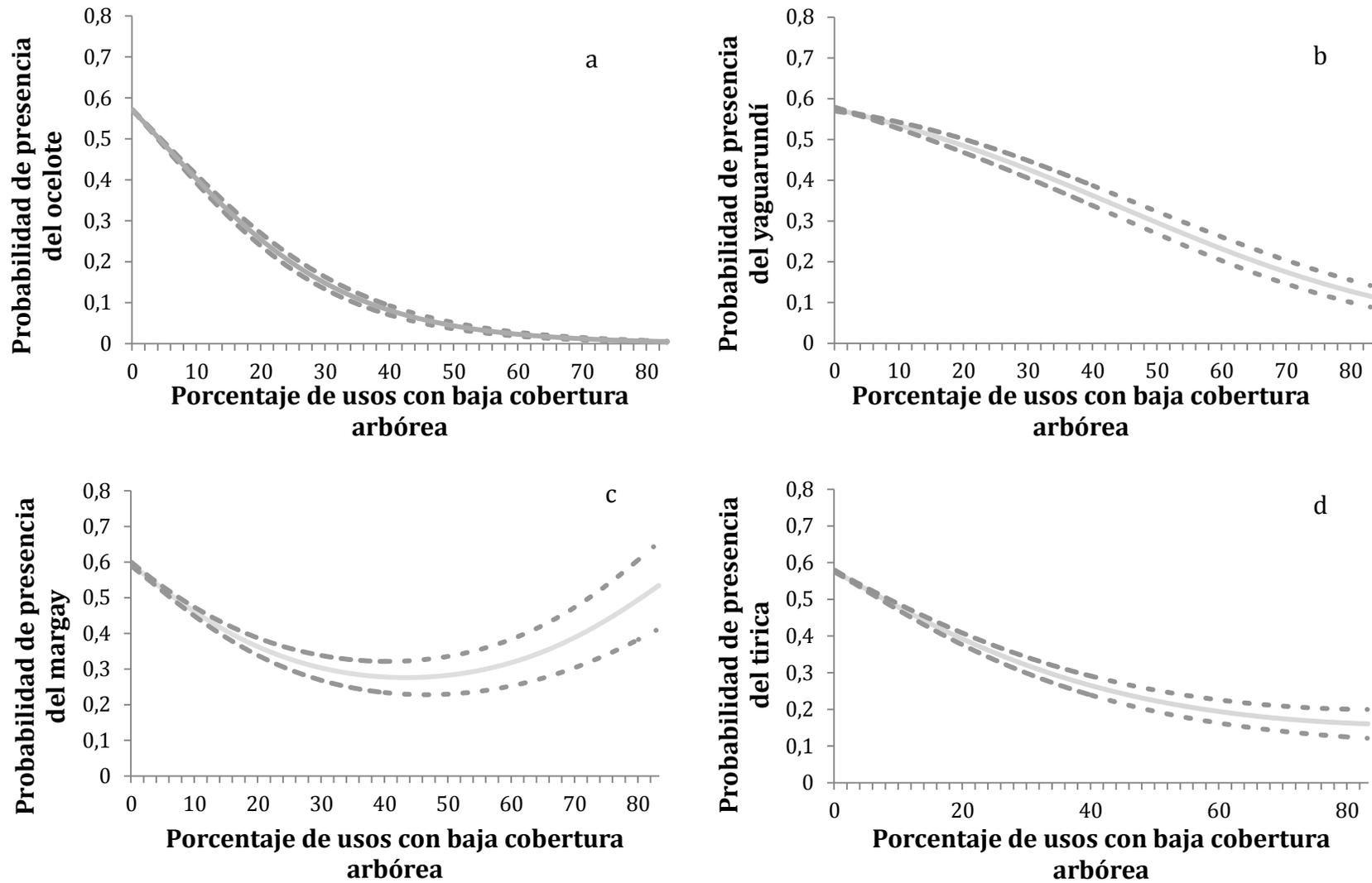


Figura 2. 4. Probabilidad de presencia del ocelote (a), del yaguarundí (b), del margay (c) y del tirica (d), en función del porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2 km.

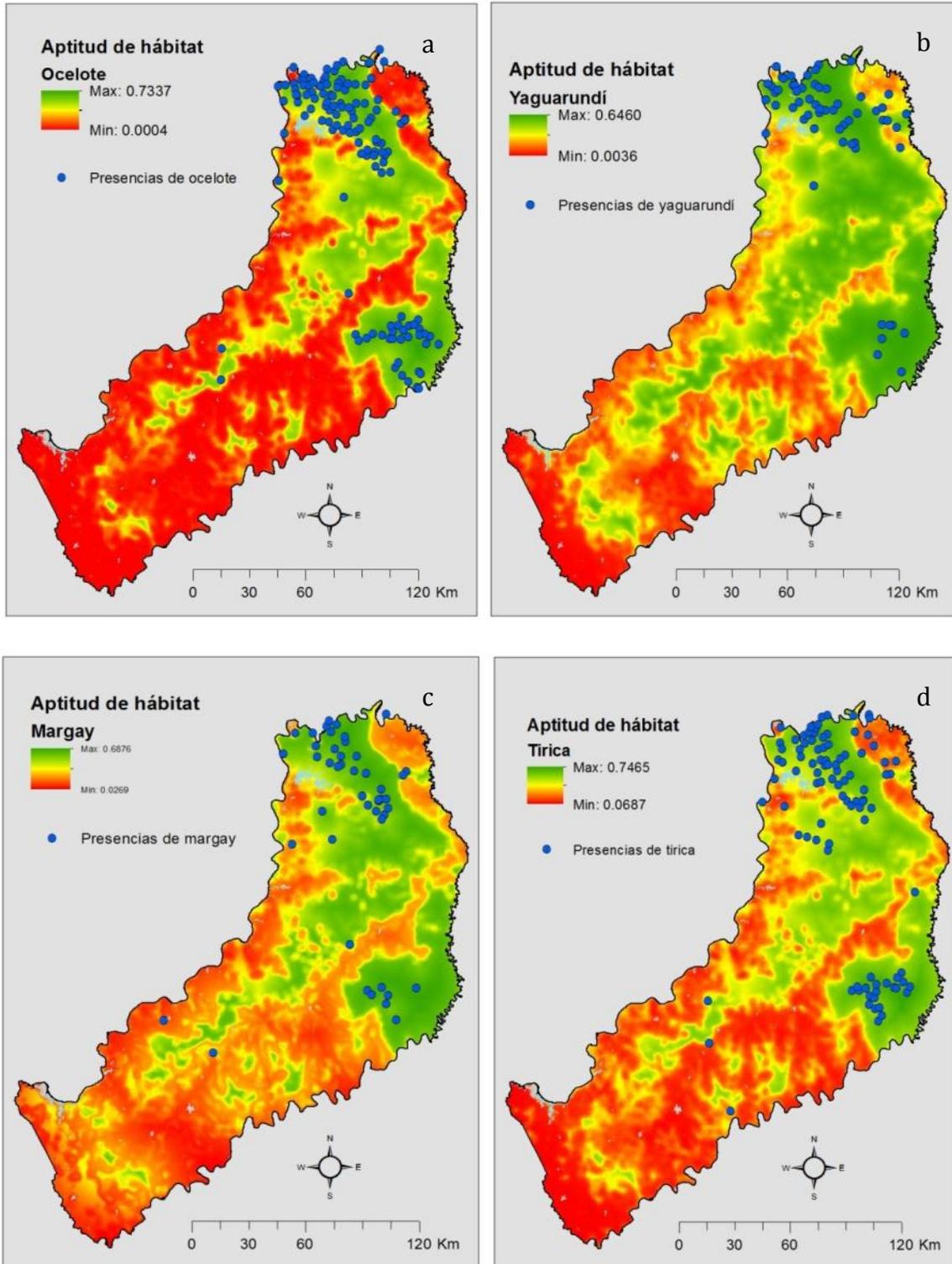


Figura 2. 5. Mapa de los puntos de presencia utilizados por Maxent y la distribución de la aptitud del hábitat resultante para el ocelote (a), el yaguarundi (b), el margay (c) y el tirica (d).

Amplitud y solapamiento de nicho

La amplitud de nicho estimada con los modelos seleccionados según el menor AICc fue menor para el ocelote y similar para los tres felinos pequeños (Tabla 2.7). El solapamiento de nicho fue alto para todas las especies. Sin embargo, fue mayor entre los tres felinos pequeños y menor para cada uno de ellos con respecto al ocelote (Tabla 2.8).

Tabla 2. 7. Valores medios de amplitud de nicho y sus intervalos de confianza del 95% para los cuatro felinos, estimados con el índice de Levins mediante el ENMTools.

	Amplitud de nicho	IC inferior	IC superior
Ocelote	0,52	0,51	0,53
Yaguarundí	0,77	0,75	0,78
Margay	0,76	0,72	0,81
Tirica	0,77	0,75	0,79

Tabla 2. 8. Valores del solapamiento de nicho entre los cuatro felinos y sus intervalos de confianza del 95%, estimados con el índice "I" basado en el índice de Hellinger, mediante el ENMTools.

	Ocelote	Yaguarundí	Margay	Tirica
Ocelote	1	0,959 (0,954 - 0,963)	0,951 (0,940 - 0,962)	0,962 (0,956 - 0,967)
Yaguarundí	X	1	0,985 (0,982 - 0,988)	0,993 (0,990 - 0,995)
Margay	X	X	1	0,990 (0,987 - 0,992)
Tirica	X	X	X	1

2.4 Discusión

Los modelos de distribución de hábitat para los cuatro felinos fueron similares, siendo la variable “Porcentaje de usos con baja cobertura arbórea en un radio de 2km” la que tuvo una mayor contribución, y en segundo lugar la variable “Distancia al borde de grandes fragmentos de bosque nativo”. Tal como era esperado para esta escala de estudio, los cuatro felinos fueron afectados negativamente por estas variables que de alguna manera están representando la pérdida del ambiente original de la región o la distancia a grandes fragmentos del mismo.

Sin embargo, las distintas especies presentaron algunas diferencias en sus respuestas. Por ejemplo, el ocelote fue más afectado por los usos con baja cobertura arbórea, presentando una rápida caída en la probabilidad de presencia según aumenta la proporción de usos con baja cobertura arbórea. En sitios con un 40% de estos usos, la probabilidad de presencia para el ocelote fue entre tres y cuatro veces menor que para los tres felinos pequeños. Estos resultados apoyan las hipótesis planteadas en este trabajo y lo sugerido por otros autores, sobre la mayor sensibilidad del ocelote al disturbio antrópico comparado con los felinos pequeños (Di Bitetti et al. 2006, 2008a, 2010, Oliveira et al. 2010, Rinaldi et al. 2015, Kasper et al. 2016).

Si consideramos que el ocelote habita también en regiones con baja cobertura arbórea (matorrales en México y Estados Unidos, sabanas en Brasil y Venezuela, etc.), es posible que la mayor sensibilidad del ocelote a la pérdida de cobertura arbórea no se deba a la pérdida de la estructura vegetal en sí, si no a otros factores asociados. Las áreas con menor cobertura arbórea en Misiones están asociadas a áreas con mayor actividad humana (agricultura, ganadería, granjas de subsistencia). En esas áreas, por lo general, existe una menor disponibilidad de presas medianas y grandes (que son importantes para el ocelote pero no para los felinos más pequeños, ver Capítulo IV) lo que podría limitar la presencia de la especie. Asimismo, estas áreas a menudo presentan mayores amenazas a la supervivencia de individuos de la especie (presencia de perros, mayor densidad de rutas

con posibilidad de atropellamientos, etc.), lo que también podría impactar en las poblaciones de la especie.

La respuesta del tirica y del yaguarundí fue similar a la del ocelote, con una disminución de la probabilidad de presencia ante aumentos de los usos con baja cobertura arbórea. Esta respuesta es de alguna manera esperable para el tirica, ya que es una especie que habita mayoritariamente en áreas boscosas de Sudamérica. Sin embargo, no para el yaguarundí, ya que esta especie habita también regiones muy abiertas tales como arbustales y pastizales como los del centro de Argentina y S de Brasil (Caso et al. 2015). Este resultado refuerza la hipótesis de que es posible que existan factores asociados (menor disponibilidad de presas, mayor mortalidad, etc.) a las áreas con baja cobertura arbórea que pueden estar afectando a las poblaciones de felinos.

El margay fue el felino menos sensible a la falta de cobertura arbórea lo cual resulta muy llamativo, ya que esta especie es comúnmente caracterizada como la más arborícola de los felinos neotropicales por sus adaptaciones morfológicas al medio arbóreo (Emmons y Feer 1997, Oliveira 1998b). Si bien la curva de respuesta de este felino tuvo una forma inesperada, con valores de probabilidad de presencia bajos a niveles intermedios, y altos en áreas con mucha cobertura y poca cobertura arbórea, el intervalo de confianza también aumentó en las áreas con baja cobertura, mostrando mayor error o mayor variabilidad en la respuesta en esos tipos de ambientes. La baja respuesta obtenida a la pérdida de cobertura arbórea podría ser producto de un sesgo en la detectabilidad de este felino. Podría ocurrir que en los sitios con mayor cobertura arbórea el felino sea menos detectado por pasar mayor tiempo desplazándose sobre los árboles, y en sitios con menor cobertura aumente su detectabilidad al desplazarse más frecuentemente por el suelo. Más allá de si existen sesgos o no, estos resultados sugieren que a pesar de sus adaptaciones arborícolas, el margay también habita sitios con baja cobertura arbórea. Resulta paradójico que el felino con las mayores adaptaciones a una vida arbórea sea el que más tolera los ambientes con bajo porcentaje de bosque.

En cuanto a la distancia al borde de grandes fragmentos de bosque nativo, los cuatro felinos fueron afectados negativamente al aumentar la distancia. El tirica presentó una mayor tolerancia a la distancia al bosque que los otros tres felinos. La respuesta del tirica en relación a la del ocelote coincide con la predicción de que debería tener una mayor tolerancia a la fragmentación que esta última especie. La diferencia de esta respuesta con la obtenida para el margay y el yaguarundí podría deberse a que quizás el tirica en Misiones satisface sus requerimientos en fragmentos más pequeños que los otros felinos. Esto coincide con lo obtenido en un estudio mediante telemetría en el Bosque Atlántico de Brasil, en donde el tirica presentó un área de acción menor que el margay y el yaguarundí (Kasper et al. 2016).

En los modelos de distribución basados en variables climáticas y topográficas desarrollados por Cuyckens (2012) para estos felinos en toda la Argentina, la autora obtiene diferencias en la superficie de hábitat óptimo entre estas especies. Por ejemplo, sus modelos indican que toda la provincia de Misiones es hábitat óptimo para el ocelote y el yaguarundí, mientras que para el margay y el tirica solo una porción de la misma. Sin embargo, mis resultados indican que la distribución del hábitat con aptitud alta fue similar en términos de superficie para los cuatro felinos. Esta superficie abarcó un tercio del total de Misiones, lo que indica una gran reducción del territorio apto si consideramos que originalmente estas especies tenían un hábitat continuo en el Bosque Atlántico de Misiones. Este resultado refuerza la necesidad de incorporar variables de impacto antrópico al hacer este tipo de análisis, ya que si no podemos estar encontrando resultados erróneos.

De la porción de hábitat óptimo, el 90% pertenece a sitios de bosque nativo, denotando la gran dependencia de estas especies por este ambiente. De estos sitios de bosque nativo con condiciones óptimas para los felinos en estudio, solamente alrededor del 50% se encuentra con alguna categoría de protección. Estos resultados demuestran la importancia de preservar el bosque nativo para asegurar la disponibilidad de hábitat de buena calidad para los felinos medianos y pequeños de Misiones. Además, indican que la

conversión del bosque nativo actualmente no protegido a algún tipo de uso productivo implicaría una importante pérdida de hábitat óptimo para estas especies.

En cuanto a los resultados de las áreas con hábitat marginal y sin hábitat, los felinos presentaron algunas diferencias. El margay y el tirica presentaron una mayor superficie de hábitats marginales que de hábitats óptimos, mientras que el ocelote y el yaguarundí presentaron valores similares para estos tipos de hábitats. Para el margay más de la mitad de la superficie de la provincia presentó hábitats con aptitud marginal. Estos sitios probablemente sean sumideros, en donde los felinos se encuentren presentes pero en bajas densidades. En cuanto a los sitios sin hábitat, el margay presentó la menor superficie, solo un 15% del territorio provincial sin hábitat, mientras que el ocelote fue el felino con la mayor superficie de no hábitat en Misiones. Estos resultados coinciden con lo que se observa en los mapas de valores de aptitud de hábitat continuos y en los análisis de amplitud nicho, en donde el ocelote presentó un nicho más estrecho que los tres felinos pequeños.

A partir de los modelos de hábitat con valores continuos, se observa que el hábitat del ocelote está acotado a las zonas de gran porcentaje de bosque nativo, siendo más especialista del bosque nativo que los demás felinos, lo que refuerza la hipótesis de mayor sensibilidad del ocelote al impacto humano. Los tres felinos pequeños poseen una mayor tolerancia a los ambientes fragmentados (Di Bitetti et al. 2010, Oliveira et al. 2010, Rinaldi et al. 2015, Kasper et al. 2016). Sin embargo, a pesar de estas diferencias en la amplitud de nicho, los sitios con aptitud alta para el ocelote corresponden a sitios con aptitud alta para los demás felinos también, por lo que el solapamiento de nicho entre las cuatro especies es alto. A grandes rasgos la distribución del hábitat óptimo para las cuatro especies es similar, estando principalmente en áreas de gran cobertura de bosque nativo. Estos resultados son similares a los obtenidos por De Angelo et al. (2011a) en un análisis de aptitud de hábitat realizado para los felinos grandes del Bosque Atlántico. En ese estudio, se observa que el yaguareté, el felino de mayor tamaño, posee una amplitud de nicho menor que el puma. Sin embargo, estas especies presentan un alto solapamiento de nicho dado por la similar distribución del hábitat óptimo de ambas especies, basado

principalmente en áreas de bosque nativo. Teniendo en cuenta el gran solapamiento del hábitat obtenido para los felinos medianos y pequeños en Misiones, es evidente que los mecanismos que permiten que estos cuatro felinos coexistan deben basarse en la segregación de otras dimensiones del nicho como la dieta, el uso del espacio a una escala de mayor detalle, o el uso del tiempo.

Los modelos de aptitud de hábitat son herramientas muy útiles para generar recomendaciones de manejo y conservación, ya que al ser espacialmente explícitos permiten identificar áreas concretas en donde deben ser implementadas las acciones (Thorn et al. 2009, De Angelo et al. 2011a, Ferraz et al. 2012). Además, sirven como disparadores de nuevos análisis. Mediante estos modelos es posible detectar zonas ciegas, es decir sitios donde hay hábitat apto pero la especie no fue registrada o directamente no hubo esfuerzo de muestreo (Elith y Burgman 2002, Pearson et al. 2007, Ferraz et al. 2012). En este trabajo los mapas resultantes indican presencia de hábitat apto en algunos sitios donde hasta el momento no se han realizado relevamientos. Por lo tanto, estos mapas pueden ser utilizados para diseñar futuros muestreos de estas especies en Misiones y así mejorar el estado de conocimiento de sus poblaciones. Además, mediante los mapas obtenidos se observa que algunas áreas con alta aptitud de hábitat para estos felinos presentan niveles altos de fragmentación, principalmente en el sur de la provincia. Los sitios con aptitud marginal presentan una mayor conectividad sobre todo para los felinos pequeños, sin embargo en su gran mayoría son sitios sin ninguna categoría de protección. De esta manera se evidencia la necesidad de desarrollar estudios que analicen con mayor detalle el estado de la conectividad entre los fragmentos de bosque nativo para cada uno de estos felinos, y la superficie mínima de bosque nativo que necesitan los mismos para mantener poblaciones viables a largo plazo.

A la escala utilizada en este trabajo, en dónde la variedad de ambientes es muy alta, incluyendo desde sitios de bosque nativo continuo a sitios con usos de la tierra sin cobertura arbórea, se observa que la principal fuerza que limita la distribución del hábitat de estos felinos es la existencia de ambientes con baja cobertura arbórea. En el próximo capítulo realizo un análisis de hábitat a una escala de mayor detalle, en donde los sitios

analizados son de alta cobertura arbórea pero con distinto nivel de conservación (bosque nativo continuo, fragmentos de bosque y plantaciones forestales).

CAPÍTULO III. USO DEL HÁBITAT Y MECANISMOS DE COEXISTENCIA ESPACIALES ENTRE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS

3.1 Introducción

Para que dos especies con requerimientos similares puedan coexistir deben reducir la superposición de al menos una dimensión de su nicho ecológico (Schoener, 1974). Uno de los resultados posibles es la segregación del hábitat. Las especies de mayor tamaño, generalmente dominantes, pueden excluir a especies de menor tamaño o subordinadas del territorio a través de la competencia por interferencia, y es de esperar que esta competencia sea mayor en sitios donde los recursos son limitantes (Polis et al. 1989, Tannerfeldt et al. 2002, Mitchell y Banks 2005, St-Pierre et al. 2006). Las especies de menor tamaño o subordinadas son generalmente desplazadas total o parcialmente hacia hábitat subóptimos, como ambientes degradados, con menor cantidad de recursos disponibles y mayor impacto antrópico (Polis et al. 1989, Tannerfeldt et al. 2002, Steinmetz et al. 2013).

Mediante los modelos de hábitat desarrollados en el capítulo anterior se observó que los cuatro felinos poseen un gran solapamiento en su distribución a lo largo de todo Misiones. Sin embargo, podría ocurrir que estos felinos segreguen el uso del hábitat a una escala de mayor detalle. En Australia los zorros (*Vulpes vulpes*, 5-8 kg) y los perros salvajes (*Canis lupus familiaris* y *C. lupus dingo*, 10-25 kg) compiten por el alimento, y además presentan un alto solapamiento en sus distribuciones. Sin embargo, a escala local se ha observado que el zorro evita usar los mismos sitios que los perros salvajes (Mitchel y Banks 2005). Otro ejemplo similar ocurre entre los zorros sudamericanos *Lycalopex culpaeus* y *L. griseus* que habitan en simpatria en ciertas áreas de Chile y Argentina, pero a una escala de mayor detalle el solapamiento de hábitat es bajo y el zorro de mayor tamaño, *L. culpaeus*, excluye a *L. griseus* de los parches de hábitat con mayor abundancia de presas (Jiménez et al. 1996).

Las áreas con aptitud de hábitat alta para los felinos medianos y pequeños en Misiones fueron similares y estuvieron compuestas principalmente por zonas de bosque nativo (Capítulo II). El ocelote parece ser afectado negativamente por el impacto antrópico, viviendo a mayores densidades en áreas de bosque bien conservado que en áreas con plantaciones forestales o con caza furtiva (Di Bitetti et al. 2006, 2008a). Sin embargo, los tres felinos pequeños han sido registrados en ambientes con niveles intermedios y altos de disturbio antrópico (ej. explotación forestal intensiva, alta presión de caza, etc., Maffei et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010, Rinaldi et al. 2015, Kasper et al. 2016) e incluso en áreas abiertas como campos de cultivo abandonados (Maffei et al. 2007). En Misiones se ha observado que el margay y el tirica usan sitios con gran actividad de cacería furtiva y forestal. Este uso de ambientes subóptimos podría ser resultado de un efecto negativo del ocelote sobre los felinos pequeños debido a la competencia por interferencia (Di Bitetti et al. 2010). Esta posible relación de competencia ha sido denominada “efecto pardalis” (Oliveira et al. 2010) y sería un caso especial de liberación de competencia (competitive release) o, más específicamente, del fenómeno conocido como liberación de mesodepredadores (Crooks y Soulé 1999).

Mediante el estudio de patrones de co-ocurrencia entre especies es posible identificar potenciales relaciones ecológicas entre las mismas, y entender el rol que juegan esas interacciones en determinar la heterogeneidad espacial en un gremio (Polis et al. 1989). Algunos estudios utilizan como evidencia de competencia las diferencias observadas en la ocurrencia naïve (patrones de presencia o ausencia que no corrigen por la detectabilidad imperfecta) de las especies (Tannerfeldt et al. 2002, Mitchell y Banks 2005, Sanchez-Cordero et al. 2008). Los modelos de ocupación fueron desarrollados para resolver el problema de las falsas ausencias (detectabilidad imperfecta de una especie que está presente) y la variación en el hábitat (causas ambientales o antrópicas que pueden afectar la detectabilidad) para comprender la ocurrencia de una especie y las relaciones de co-ocurrencia entre dos especies (MacKenzie et al. 2004, 2006). Eludir estos factores puede llevar a conclusiones erróneas o confusas (MacKenzie et al. 2004, 2006, Richmond et al. 2010, Waddle et al. 2010).

En el capítulo anterior se observó que la principal variable que limita la distribución del hábitat de los cuatro felinos fue la existencia de ambientes con baja cobertura arbórea. Sin embargo, los ambientes con alta cobertura arbórea pueden ser áreas de bosque nativo o plantaciones forestales. De hecho, una de las principales causas de pérdida y fragmentación del bosque nativo en Misiones fue la conversión a extensas plantaciones forestales de pino y eucaliptos. Por lo tanto, en este capítulo se estudió el uso del hábitat y la co-ocurrencia de los felinos en ambientes con alto porcentaje de cobertura arbórea, pero con distintos niveles de intervención humana. El objetivo de este capítulo fue comprender cómo utilizan el espacio los cuatro felinos del Bosque Atlántico de Misiones a una escala local, y analizar si el uso de hábitat de cada felino se ve modificado por la ocupación o la detectabilidad de los otros felinos o según el impacto antrópico. Las hipótesis de trabajo son:

H1) La presencia y ocupación de los felinos se ve afectada negativamente por el impacto humano, siendo los felinos pequeños menos sensibles al mismo que el ocelote.

P1) La probabilidad de ocupación del ocelote será mayor en sitios con menor impacto antrópico (bosque nativo continuo y bien conservado, alto costo de acceso humano), mientras que la probabilidad de ocupación de los felinos pequeños será mayor en sitios con niveles intermedios de impacto antrópico (sitios de costo de acceso medio, bosque fragmentado, y sin necesariamente 100% de la cobertura del dosel).

H2) El ocelote excluye a los felinos pequeños de las áreas donde está presente.

P2) La probabilidad de ocupación de los felinos pequeños será mayor en sitios donde la probabilidad de ocupación del ocelote sea intermedia o baja. Además, la presencia del ocelote tendrá un efecto negativo (medido mediante un factor de interacción de especies) sobre las otras especies.

3.2 Metodología

3.2.1 Área de estudio

El área de estudio se ubicó en el sector norte de la provincia de Misiones, específicamente al norte de la ruta provincial 18, abarcando los departamentos de Iguazú, Eldorado y Gral. Belgrano. En este sector se encuentra la mayor porción de bosque nativo continuo del Corredor Verde de Misiones (CVM), formado por un bloque de áreas protegidas públicas y privadas conectadas: Parque Nacional Iguazú (PN Iguazú, 670 km²), Parque Provincial Urugua-í (PP Urugua-í, 840 km²), Parque Provincial Puerto Península (PPP Península, 69 km²), Reserva Natural Militar Puerto Península (RNMP Península, 88 km²), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (RVSU, 32 km²), Reserva Forestal San Jorge (RF San Jorge, 166 km², Figura 3.1). Esta zona presenta una historia de explotación y un actual nivel de protección contra la cacería muy variables. El PN Iguazú fue sometido a explotación forestal hasta su creación en el año 1934 (Dimitri 1974). Actualmente es considerado como una de las áreas mejor protegidas de la región (Chalukian 1999, Giraud et al. 2003). La RF San Jorge pertenece a la empresa forestal Arauco S.A. y está cubierta en su totalidad por bosque nativo. Esta reserva sufrió explotación forestal selectiva hasta fines de la década de 1980 y posee un nivel de protección intermedio (Paviolo 2010). La zona del PP Urugua-í y la RVSU fue explotada hasta fines de 1980, pero presenta un estado de conservación relativamente bueno (Di Bitetti et al. 2006). El PPP Península sufrió explotación forestal hasta mediados de la década de 1990, y actualmente posee un nivel de caza furtiva relativamente alto (Paviolo et al. 2009).

Hacia el oeste del CVM domina el paisaje productivo forestal, con plantaciones principalmente de *Pinus taeda*, y en menor medida de eucalipto (*Eucalyptus sp.*) y araucaria (*Araucaria angustifolia*), pertenecientes casi en su totalidad a la empresa Arauco Argentina S.A. La actividad principal de esta empresa es la producción de pasta de celulosa. Los rodales de pinos son cosechados mediante tala rasa a los 13 o 14 años de edad. Estos rodales no son podados ni raleados y la densidad de plantación es de alrededor de 1670 pinos por hectárea. Estas características hacen que las plantaciones de

pino del área de estudio posean una alta cobertura del dosel, permitiendo muy poca entrada de luz a los estratos inferiores, por lo que en general presentan un sotobosque muy pobre, con dominancia de suelo cubierto por una gruesa capa de acículas de pino donde crecen algunas gramíneas y helechos (Trentini et al. 2017). A lo largo de este paisaje forestal existen remanentes de bosque nativo en forma de bosques protectores y fajas ecológicas (Figura 3.1). Lindante con el sector sur del PP Urugua-í se encuentra el predio Campo los Palmitos (270 km²) de Arauco Argentina S.A. Este predio posee un 28% de su superficie cubierta por plantaciones de pino y araucaria distribuidos dentro de una matriz de bosque nativo, con un nivel de protección contra la cacería intermedio. Además, en este sector se encuentran el Parque Provincial Esperanza (6,86 km²), la reserva privada Aguará-mi (30,5 km²), y la reserva privada Puerto Bemberg (1,98 km²), aunque presentan poca conexión con el bloque mayor de áreas protegidas.

De manera contrastante, hacia el este del CVM el paisaje predominante son las áreas rurales: Andresito, San Antonio, y parajes como María Soledad y Deseado, entre otros. (Figura 3.1). Esta zona se caracteriza por tener producción agrícola a pequeña escala de yerba, tabaco, te, cítricos, y potreros pequeños con ganadería vacuna, ovina y porcina. También existen fragmentos de bosque nativo a lo largo del paisaje, y áreas naturales protegidas públicas como el Parque Provincial Foerster (43 km²) y la Reserva Natural Estricta San Antonio (4,5 km²), y varias reservas privadas pequeñas: Reserva Yacutinga, Reserva Saracura, Reserva Natural Yateí, Reserva Yvytú, entre otras. Estos bosques se encuentran relativamente aislados del bloque central de bosque nativo.

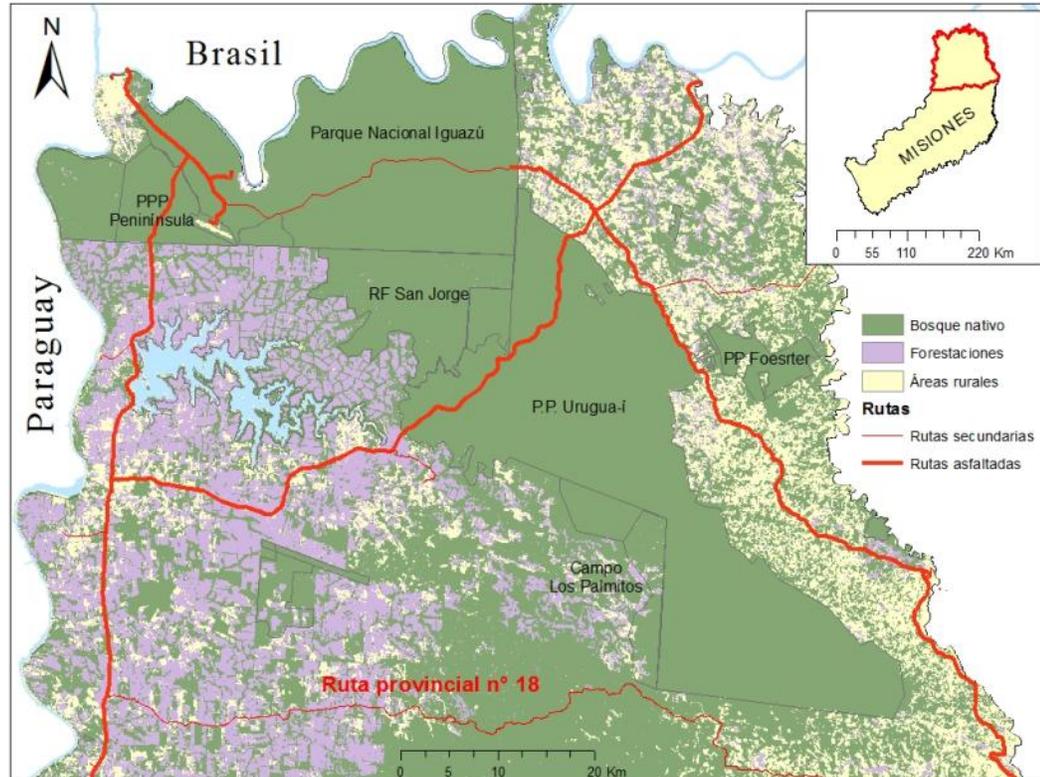


Figura 3. 1. Mapa del área de estudio, la cual abarco todo el norte de Misiones, tomando como límite sur la ruta provincial n° 18. En verde se observa el bosque nativo, representado en un bloque central de áreas protegidas continuas, y en fragmentos inmersos en una matriz forestal hacia el oeste, o una matriz rural hacia el este. En lila se observan las plantaciones forestales. En amarillo se observan las áreas rurales de pequeña escala.

3.2.2. El muestreo con cámaras trampa

Estudiar mamíferos en áreas con densa cobertura vegetal presenta una gran dificultad, sobre todo especies que viven en bajas densidades y/o poseen comportamientos evasivos o nocturnos (Karanth y Nichols 1998, Maffei et al. 2005, Paviolo 2010). Debido a esto, en los últimos tiempos se han incrementado las investigaciones que utilizan cámaras trampa para el estudio de animales en áreas como los bosques tropicales y subtropicales. El método de cámaras trampa es una técnica no invasiva y una eficiente herramienta que permite el estudio de la distribución, la

abundancia, los patrones de actividad, y el uso del hábitat de medianos y grandes mamíferos (Karanth y Nichols 1998, Karanth et al. 2004, Di Bitetti et al. 2006, 2008a, Paviolo et al. 2009, Paviolo 2010). Estas cámaras poseen un sensor infrarrojo de movimiento y calor, que al detectar un animal de sangre caliente se activa, obteniéndose fotografías (o videos) del animal en las que queda registrada la fecha y hora.

Entre mayo de 2013 y diciembre de 2014 realicé el muestreo sistemático utilizando cámaras trampa marca Reconyx HC500. Muestreé áreas con distinto nivel de intervención humana. Definí tres niveles de intervención a los que denominaré “tratamientos”. Los tres tratamientos comprendieron: 1) áreas de bosque nativo continuo mayormente en áreas protegidas (tratamiento denominado “Bosque”), 2) fragmentos y fajas de bosque nativo inmersos en una matriz de plantaciones forestales o en una matriz de áreas rurales (tratamiento denominado “Fragmento”), y 3) plantaciones forestales de *Pinus taeda* (tratamiento denominado “Plantación”). Comencé el muestreo con 36 unidades de cámaras trampa Reconyx, las cuales distribuí equitativamente en los tres tratamientos. Repetí esta disposición a lo largo de ocho etapas de muestreo con el objetivo de alcanzar al menos 180 sitios muestreados. Con el correr de los meses varias de las cámaras sufrieron desperfectos técnicos o fueron robadas de los sitios de muestreo. A pesar del número decreciente de cámaras disponibles, mantuve siempre un reparto equitativo de las cámaras entre los tratamientos en cada etapa del muestreo.

Para seleccionar los sitios a muestrear realicé sorteos al azar utilizando una grilla de 2x2 km superpuesta al área de estudio, contando con capas de información de los tres tratamientos en un Sistema de Información Geográfica (SIG) mediante el programa ArcGis 10.1 (Figura 3.2). La utilización de la grilla determinó que las estaciones tengan una distancia mínima entre sí de 2 km. Para evitar seleccionar una celda que sea logísticamente inaccesible, la grilla solamente tuvo celdas que estuvieran a < 1 km de distancia de un camino vehicular o peatonal. Para cada celda seleccionada por el sorteo al azar (celda titular), seleccioné también al azar una celda suplente, que fuera adyacente a la celda titular, de manera de tener una segunda opción si por algún motivo la celda titular era inaccesible. Una vez en el campo, me dirigí hacia cada celda seleccionada de la grilla, e

instalé una cámara trampa lo más cerca posible al centro de la celda. Amarré la cámara trampa a un árbol a aproximadamente 40 cm del suelo. Registré la localización de la estación mediante un GPS Garmin GPSMap 62s.

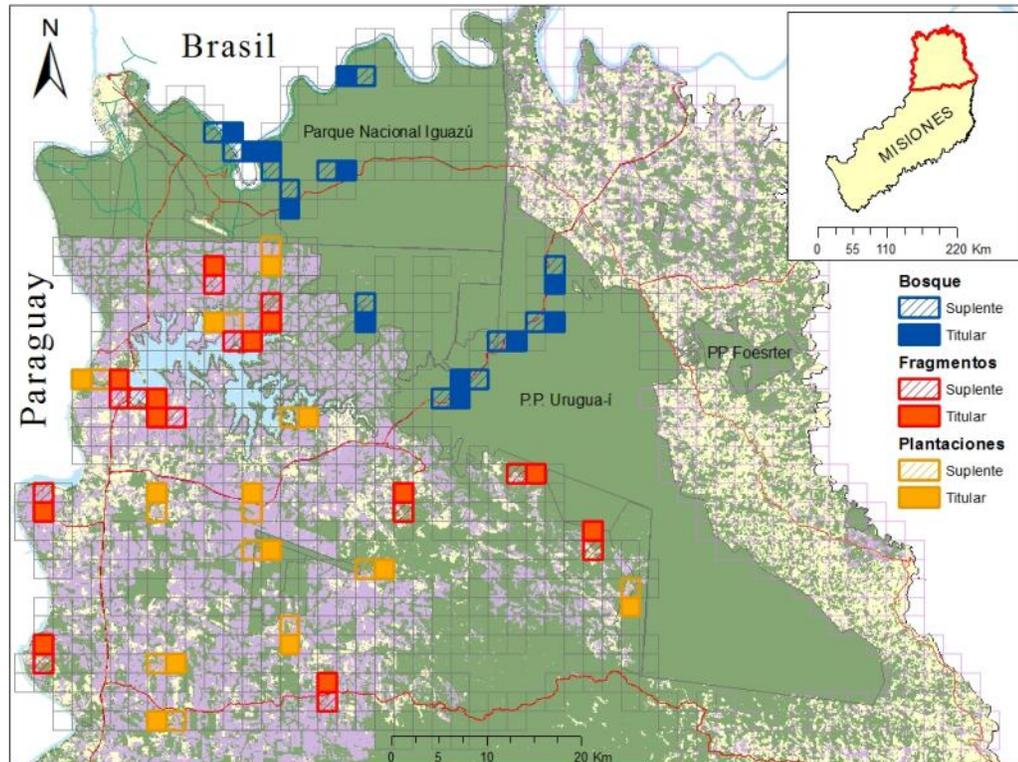


Figura 3. 2. Diseño de celdas de 2x2 km utilizadas como referencia para la selección al azar de los sitios de muestreo dentro de cada tratamiento, y ejemplo de selección de celdas titulares y suplenes por tratamiento.

En cada estación de muestreo realicé un muestreo de vegetación para caracterizar el tipo de bosque, el grado de intervención antrópica, la estructura del sotobosque y la estructura arbórea. Para ello tracé dos transectas de 20m de largo perpendiculares entre sí, que se cruzaban en el punto de instalación de la cámara-trampa. Sobre estas transectas, a los 10 m de distancia del punto central (N=4 puntos), realicé distintas mediciones para caracterizar la vegetación. Estimé la abundancia relativa de algunas de las especies o géneros dominantes del sotobosque tales como ñandipá (*Sorocea bonplandii*), pariparoba (*Piper sp.*), las cañas tacuarembó (*Chusquea ramosissima*), yatevó

(*Guadua trinii*), y tacuapí (*Merostachis clausenii*), y otras formas vegetales (lianas, helechos, gramíneas) consideradas características de distintos tipos de ambientes de bosque en Misiones (bosques primarios en buen estado de conservación, bosques altamente intervenidos y bosques secundarios). Para esto utilicé una escala relativa con valores de 0 (ausencia) a 3 (máxima abundancia posible para cada especie). Estimé la densidad de vegetación del sotobosque con el método de “intercepciones” o “toques” (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974), contando el número de veces que la vegetación contactaba cada uno de los cuatro segmentos de 1 m de una vara de 4 m de altura posicionada verticalmente en cada uno de los cuatro puntos ubicados a 10 m a lo largo de la transecta desde el punto de ubicación de la cámara. Además, estimé la densidad de árboles y el área basal media y por ha, utilizando el método de los cuartos (Krebs 1989). Para esto, en cada uno de los cuatro puntos dividí el terreno en cuatro cuadrantes y medí la distancia y el diámetro del árbol más cercano (con un DAP > 10 cm) de cada cuadrante. Finalmente, contabilicé los individuos adultos de las palmeras pindó (*Syagrus rommanzoffiana*) y palmito (*Euterpe edulis*) presentes en un área equivalente a $\frac{1}{4}$ ha centrada en el punto de muestreo. El palmito, es típico de bosques maduros en buen estado de conservación. El pindó tiene densidades muy variables dependiendo del tipo de bosque y ambiente y ambos son recursos claves para muchos mamíferos silvestres (Di Bitetti 2001).

Una vez cumplidos 40 días continuos de muestreo visité nuevamente cada sitio para retirar la cámara. Debido a que varias cámaras fallaron o se quedaron sin pilas antes de terminar el ciclo, establecí como criterio que si la cámara había funcionado menos de 20 días durante un ciclo, debía permanecer en el mismo sitio hasta cumplir por lo menos esa cantidad de días continuos durante el siguiente ciclo. Esto produjo un desfasaje de días en varias estaciones. Además, debido a complicaciones logísticas como repetidas roturas del vehículo 4x4, muchas de las estaciones permanecieron funcionando más días de lo estipulado.

Mediante una computadora portátil recuperé las fotografías almacenadas en la memoria de cada cámara. Los registros fotográficos permiten no sólo identificar las

especies de felinos presentes en cada estación de muestreo, sino también la fecha y hora de cada registro. Las cuatro especies de felinos son relativamente fáciles de distinguir por su morfología y sus patrones de coloración. Sin embargo, dependiendo de la calidad de las fotos, algunas veces los felinos manchados pueden ser difíciles de identificar a nivel de especie. Por esto, para los registros dudosos consulté con mis directores y colegas que trabajan con mamíferos en la región. Clasifiqué a nivel de especie solamente aquellos registros en los que hubo un consenso total entre estos distintos expertos.

Ingresé las fotografías obtenidas de los cuatro felinos en una base de datos fotográfica utilizando técnicas de etiquetado de metadatos (especie, sitio, fecha, hora, etc.) utilizando los programas Adobe Bridge y ExifPro 2.1. Luego exporté los datos a una planilla de Excel, generando así una base de datos alfanumérica. Del total de datos obtenidos de los cuatro felinos, seleccioné para los análisis solamente aquellos registros independientes. Consideré como registros independientes a sucesivas fotografías de la misma especie y la misma estación entre las que haya transcurrido más de 1 hora. Es decir que si existió más de un registro fotográfico de un mismo felino dentro del lapso de una hora, esos registros fueron descartados.

Finalicé el muestreo con un total de 196 estaciones, abarcando un área de 3800 km². Sin embargo, 7 estaciones fueron eliminadas debido a que las cámaras tuvieron desperfectos técnicos y no funcionaron correctamente y 5 cámaras trampa fueron robadas de los sitios de muestreo. Por lo tanto, para los análisis usé la información de 184 estaciones que estuvieron activas, en promedio, 50 (± 19) días continuos. El esfuerzo total de muestreo fue de 9078 días/cámaras. Estas estaciones estuvieron distribuidas de la siguiente forma en los tratamientos: 53 en Bosque nativo continuo (B), 69 en fragmentos y fajas de bosque nativo (F) y 62 en plantaciones de pino (P, Figura 3.3).

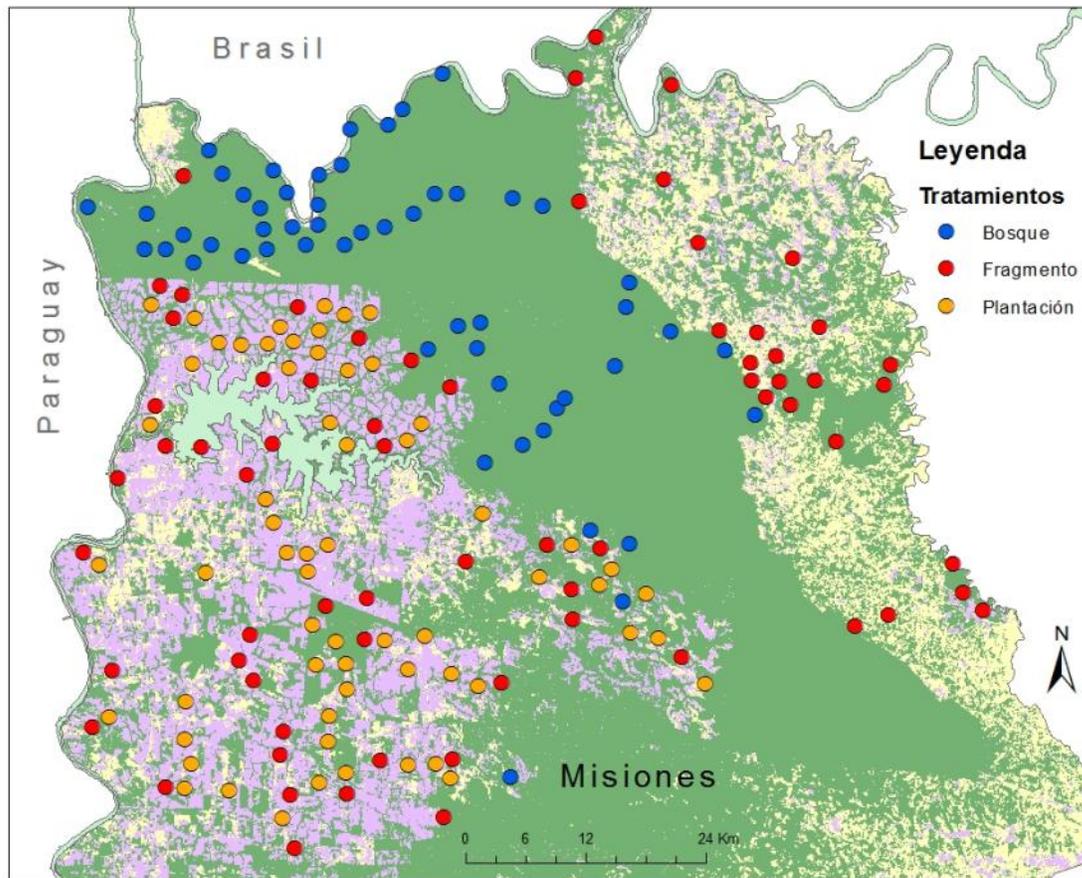


Figura 3. 3. Mapa de las estaciones de cámaras trampa colocadas en sitios de bosque nativo continuo (círculos azules, N=53), en sitios de fragmentos de bosque nativo (círculos rojos, N=69), y plantaciones de pino (círculos naranjas, N=62).

3.2.3 Análisis de datos

Para analizar el uso que hacen del hábitat las especies de felinos y las relaciones interespecíficas espaciales utilicé modelos de ocupación de una temporada para una sola especie (*single season - single species*) y para dos especies (*single season - two species*, MacKenzie et al. 2006). Los modelos de ocupación estiman la probabilidad de que un área (en mi caso el área donde está emplazada la cámara trampa) esté ocupada o sea utilizada por una especie (psi), y además la probabilidad de detectar (p) a esa especie en cada estación de muestreo. Este último parámetro es importante ya que, en general, la probabilidad de detectar a una especie cuando está presente en un área es menor a uno. Por este motivo, puede ocurrir que en un sitio donde una especie no fue registrada, la

especie realmente no esté presente o bien que sí lo esté, pero no haya sido detectada (MacKenzie et al. 2002, Royle y Nichols 2003, MacKenzie et al. 2006). La estimación de la ocupación sin tener en cuenta la detectabilidad se denomina “ocupación naïve”. A su vez, estos modelos permiten incorporar co-variables al análisis para estudiar cómo éstas afectan a los parámetros ψ y p (MacKenzie et al. 2002).

La estimación de p se realiza mediante un muestreo con visitas secuenciales repetidas a un área determinada, en donde en cada visita se registra o no la especie (MacKenzie et al. 2006). Por lo tanto, para poder utilizar estos modelos agrupé los días de muestreo en ocasiones de muestreo de 9 días continuos cada una. Así armé una matriz de registro (1) -no registro (0) por cada estación de muestreo, para cada una de las cuatro especies de felinos. La abundancia de una especie puede influenciar a la estimación de ψ , y también a la estimación de p (MacKenzie et al. 2004, 2006). Incluso algunos autores consideran que la ocupación puede ser considerada como un *proxi* de la abundancia (MacKenzie et al. 2006).

Las estaciones de muestreo pueden ser consideradas como independientes cuando la distancia a la estación más cercana es mayor al territorio de un individuo de la especie en estudio, por lo que ese individuo no podría ser registrado en dos estaciones de muestreo distintas. Si las estaciones no son independientes, la probabilidad de ocupación puede ser considerada como la probabilidad de que la especie utilice el área donde está dispuesta la estación de muestreo (MacKenzie et al. 2006). Debido a que para los felinos en estudio es posible que las estaciones de muestreo no sean independientes, consideramos a la ocupación (ψ) equivalente a la probabilidad de uso del ambiente muestreado.

Para cada estación de muestreo estimé el valor de distintas variables predictoras, teniendo en cuenta cuestiones ambientales y antrópicas. Una de ellas fue la variable categórica tipo de ambiente o “tratamiento”: Bosque nativo (B), Fragmento de bosque nativo (F) y Plantación de pino (P). Esta variable fue transformada a una variable dummy en donde el tratamiento “plantaciones” fue considerado el tratamiento de referencia (o “intercept”). Para determinar el tipo de vegetación presente en cada sitio, utilicé una única

variable continua, que representa la complejidad estructural de la vegetación obtenida mediante un Análisis de Componentes Principales desarrollado por la Lic. M. E. Iezzi con el programa Infostat (Di Rienzo et al. 2014). Para este análisis se utilizaron todas las mediciones de vegetación tomadas *in situ*. Estas fueron estandarizadas y analizadas mediante un PCA basado en las correlaciones de las variables. La variable resultante estuvo representada por los valores del eje 1 del PCA, indicando los valores positivos sitios con estructuras vegetales más complejas (sitios de bosque nativo con alta diversidad de estratos y de especies), y los valores negativos sitios con vegetación pobre (por lo general plantaciones casi sin vegetación o con dominancia de gramíneas).

Para representar la fragmentación del bosque nativo generé la variable continua “porcentaje de bosque nativo en un radio de 2km”. Mediante el ArcGis, usé la herramienta “Focal statistics” para generar un buffer con radio de 2km para cada estación de muestreo y estimar el porcentaje de bosque nativo presente en el buffer. Por último, como medida aproximada del nivel de impacto humano utilicé la variable continua “costo de acceso humano” desarrollada por De Angelo (2011a), y modificada por M. E. Iezzi. Esta es una variable compleja que está formada a partir de distintas variables. Mide el tiempo que le llevaría a una persona acceder a cada sitio de muestreo desde la localidad más cercana. Tiene en cuenta las rutas o caminos como vías de acceso rápido, y considera el nivel de protección de cada área y la pendiente del terreno como factores que dificultan el acceso. Es esperable que esta variable esté correlacionada con el impacto de distintas actividades tales como la caza furtiva, la cosecha de productos madereros del bosque, el tránsito de personas, la abundancia de perros y otros animales domésticos, entre otras cosas.

Mediante el programa Infostat (Di Rienzo et al. 2014) realicé correlaciones de Spearman entre las variables continuas. Todas variables tuvieron valores absolutos de rho <0,60. Para los modelos de ocupación la variable categórica fue tratada como una variable “dummy”. Las variables continuas fueron estandarizadas, restándole a cada medición el valor promedio de la variable y dividiéndolo por el desvío estándar.

Modelos de ocupación para una sola especie

Para desarrollar los Modelos de ocupación de una temporada para una especie utilicé el paquete *Unmarked* (Fiske y Chandler 2011) mediante el programa R 3.1.2 (Team, 2010). Como co-variables para evaluar cambios en la probabilidad de ocupación (psi) utilicé el tratamiento (B, F, P), el costo de acceso humano, la estructura de la vegetación (eje 1 del PCA) y el porcentaje de bosque nativo en un radio de 2 km. Estas variables fueron consideradas con potencial impacto sobre la probabilidad de ocupación de las cuatro especies de felinos según las hipótesis planteadas a priori. Para evaluar cambios en la probabilidad de detección (p) usé la variable “toques de la varilla” en el primer segmento de la varilla de medición (de 0 a 1 m). Esta variable fue seleccionada debido a que la densidad de la vegetación desde el suelo hasta el metro de altura podría influir en la habilidad de las cámaras trampa en detectar un animal y registrarlo.

La combinación de todas estas variables sumó un total de 32 modelos posibles. Estos fueron ordenados según su valor ascendente de AIC. Para seleccionar los modelos de importancia usé como criterio de selección la metodología sugerida por Arnold (2010). De todos los modelos corridos, seleccioné aquellos modelos con un $\Delta AIC \leq 2$ en referencia al modelo con el menor AIC. Con este set de mejores modelos, analicé la significancia estadística de las variables presentes en cada uno. Aquellos que contuvieron por lo menos una variable estadísticamente no significativa, es decir que el intervalo de confianza del 95% del valor del parámetro beta de cada variable incluía el cero, fueron descartados.

Debido a los pocos datos que obtuve de yaguarundí y de margay (ver “Resultados”), realicé un Test de Homogeneidad para estas especies mediante el programa R 3.1.2. Este test sirve para analizar independencia de dos variables en una tabla de contingencia. En este caso lo utilicé para analizar en tablas de contingencia de 2x3, si la cantidad de estaciones con presencia vs estaciones con ausencia de cada una de estas especies es independiente del tratamiento muestreado (bosque, fragmento y plantación).

Modelos de ocupación para dos especies

Los modelos de ocupación para dos especies son modelos que analizan la co-ocurrencia de esas dos especies, teniendo en cuenta la probabilidad de detección de las mismas (MacKenzie et al. 2004, 2006). Este parámetro permite controlar las “falsas ausencias”, generadas por la detección imperfecta. Además, estos modelos permiten incluir variables explicativas para modelar el uso del hábitat de cada especie. Estos dos factores son fundamentales para evitar inferir de manera incorrecta sobre los patrones de interacciones entre las dos especies (MacKenzie et al. 2004, 2006, Richmond et al. 2010).

Estos modelos permiten analizar interacciones ecológicas asimétricas (predador-presa, predadores de distinto tamaño corporal, competidores y especies nativas vs. exóticas) y/o respuestas comportamentales entre especies que co-ocurren. Para esto, se define una de las especies (A) como la especie dominante y la otra especie (B) como subordinada (MacKenzie et al. 2006, Richmond et al. 2010). El modelo estima la ocupación de la especie subordinada cuando la especie dominante está presente (*psiBA*), y cuando la especie dominante está ausente (*psiBa*) en cada sitio. Mediante estos parámetros se calcula un factor de interacción de especies (FIE), el cual indica cómo es la relación entre estas especies. Si el FIE es >1 , indica que las especies co-ocurren más de lo esperado por azar (la especie A facilita la presencia de la especie B). Si el FIE=1, indica que las especies no interactúan y la presencia de una no afecta la de la otra. Finalmente, si el FIE < 1 , indica que la especie subordinada evita a la especie dominante. Estos modelos también permiten analizar si la presencia o detectabilidad de la especie A puede influir en la detectabilidad de la especie B, y viceversa (Richmond et al. 2010).

Para correr estos modelos utilicé el programa PRESENCE 6.2, usando la opción “parametrización *psiBa/rBa*”. Debido a los pocos datos que obtuve de yaguarundí y de margay solamente fue posible correr estos modelos para la dupla ocelote-tirica. Como especie dominante usé al ocelote (A) y como especie subordinada al tirica (B). Como co-variables para modelar las relaciones de ocupación usé las variables que tuvieron un efecto estadísticamente significativo en los modelos de ocupación para una especie: el tratamiento y el costo de acceso humano (Richmond et al. 2010, Farris et al. 2014, 2015).

Para seleccionar las variables de importancia usé el mismo criterio que para los modelos para una sola especie, es decir que seleccioné aquellos modelos con un $\Delta AIC \leq 2$ y que tuvieron todas las variables significativas. Para calcular el Factor de Interacción de Especies (FIE) utilicé la función *deltamethod* del paquete *msm* mediante el programa R (Team, 2010, Richmond et al. 2010, Steen et al. 2014, Farris et al. 2014, 2015).

3.3 Resultados

Mediante el muestreo intensivo con cámaras trampa obtuve un total de 4923 registros independientes de mamíferos de los cuales 120 fueron de los felinos en estudio: 48 registros de ocelote, 14 de yaguarundí, 10 de margay, 41 de tirica y 7 registros de felinos manchados no identificados a nivel de especie (*Leopardus* sp., Tabla 3.1). Estos últimos fueron descartados de los análisis.

Tabla 3. 1. Cantidad de registros fotográficos obtenidos para cada una de las cuatro especies de felinos en estudio en los tratamientos de bosque continuo, fragmentos y fajas de bosque y plantaciones de pino.

Felinos	Bosque continuo	Fragmentos	Pinos
Ocelote	38	6	4
Yaguarundí	6	8	0
Margay	2	8	0
Tirica	6	24	11
Leopardus sp.	2	3	2
Total	54	49	17

Modelos de ocupación para una sola especie

Ocelote

De los 32 modelos de ocupación corridos para el ocelote, solamente seis presentaron un $\Delta AIC \leq 2$ (Tabla 3.2). El modelo nulo quedó como último modelo con un $\Delta AIC = 27,50$ (Tabla Apéndice 3.1). De los seis modelos seleccionados, solo dos presentaron todas las variables con significancia estadística: el modelo con las variables Tratamiento y Costo de acceso para psi, y el modelo con la variable Tratamiento para psi. Realicé un modelo promedio (model averaging) con estos dos modelos, y ambas variables tuvieron un efecto estadísticamente significativo (Tabla 3.3). El peso de importancia fue de 1.00 para el Tratamiento y 0.88 para el Costo de acceso. El c-hat fue menor a 1.

Tabla 3. 2. Los 6 modelos de ocupación corridos en R con un $\Delta AIC \leq 2$. Las variables presentes en estos modelos fueron el tratamiento (Trat), y el costo de acceso humano (Cost acces) para la probabilidad de ocupación (psi), y la cantidad de toques de vegetación del sotobosque en una varilla de 1 m de altura (Toques) para la probabilidad de detección (p).

Modelos	ΔAIC	AIC peso	#Parametros
psi(Trat,Cost acces), p(.)*	0	0,14	5
psi(Trat,Cost acces), p(Toques)	0,5	0,11	6
psi(Trat,Cost acces, Prop bosque), p(.)	0,69	0,09	6
psi(Trat,Cost acces, Prop bosque), p(Toques)	1,27	0,07	7
psi(Trat,Cost acces,Veget), p(.)	1,45	0,07	6
psi(Trat), p(.)*	1,57	0,06	4

* Modelos con todas las variables con significancia estadística

Tabla 3. 3. Estimadores y sus intervalos de confianza del 95% (estimados a una cola), obtenidos mediante el modelo promedio de los dos modelos seleccionados. El nivel "Plantación" de la variable "Tratamiento" fue utilizado como base, por lo que está incluido en el intercepto.

	Estimador (beta)	Error estándar	IC (95% a una cola)	
psi intercepto	-2,19	0,69	-3,33	-1,06
Bosque	2,76	0,97	1,16	4,35
Fragmento	0,46	0,97	-1,14	2,06
Costo de acceso	1,22	0,67	0,11	2,32
p intercepto	-1,88	0,25	-2,29	-1,47

La probabilidad de detección del ocelote (por ocasión de muestreo) fue de 0,13 ($\pm 0,03$). Mediante los valores de los parámetros estimados con el modelo promedio (model averaging) calculé la probabilidad de ocupación para cada estación de muestreo (Figura Apéndice 3.1). La probabilidad de ocupación o uso del hábitat fue mucho mayor en las estaciones de bosque que en las ubicadas en otros tratamientos (Bosque =0,91 ($\pm 0,07$), Fragmento =0,29 ($\pm 0,12$), Plantación =0,27 ($\pm 0,14$)). Además, la probabilidad de ocupación estuvo inversamente relacionada con la accesibilidad humana (Figura 3.4).

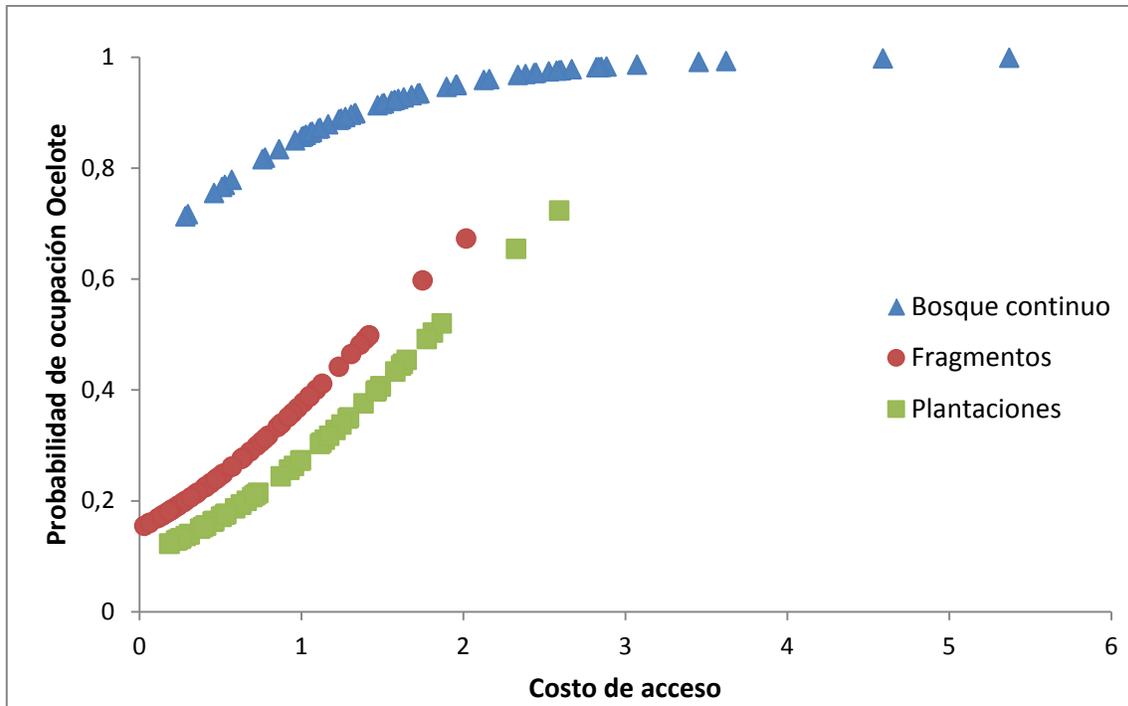


Figura 3. 4. Probabilidad de ocupación del ocelote para las estaciones de muestreo en función del costo de acceso humano y discriminadas según el tratamiento al que pertenecen.

Tirica

Para el tirica obtuve 6 modelos con un $\Delta AIC \leq 2$ (Tabla 3.4). De estos modelos, ninguno presentó variables que tuvieran un efecto estadísticamente significativo en la probabilidad de ocupación o en la detectabilidad de este felino. La variable con mayor peso de importancia fue el costo de acceso, con un peso de 0,67. Sin embargo, debido a que el modelo nulo estuvo incluido en el set de mejores modelos, y para ser conservadora, utilicé este modelo nulo para calcular los parámetros de interés. La probabilidad de detección fue de 0,10 ($\pm 0,05$) por ocasión de muestreo y la probabilidad de ocupación fue de 0,38 ($\pm 0,19$).

Tabla 3. 4. Set de los mejores modelos de ocupación simples para el tirica, ranqueados según AIC y con un $\Delta AIC \leq 2$ respecto al mejor modelo. Las variables presentes en estos modelos fueron el costo de acceso humano (Cost acces), la estructura de la vegetación (Veget), y la Proporción de bosque en un radio de 2 km (Prop. Bosque) para la probabilidad de ocupación (psi), y la cantidad de toques de vegetación del sotobosque en una varilla de 1 m de altura (Toques) para la probabilidad de detección (p).

Modelos	ΔAIC	AIC peso	#Parametros
psi(Cost acces), p(.)	0,00	0,12	3
psi(Cost acces), p(Toques)	0,18	0,11	4
psi(.), p(.)	0,51	0,10	2
psi(.), p(Toques)	1,16	0,07	3
psi(Cost Access, Prop Bosque), p(.)	1,71	0,05	4
psi(Cost Access, Veget), p(.)	1,99	0,05	4

Margay

A pesar de que los registros del margay fueron pocos (N=10), fue posible correr los modelos de ocupación de una sola especie. Debido a que el \hat{c} del modelo completo fue 4,59, ajusté los modelos mediante QAIC. Los modelos con un $\Delta QAIC \leq 2$ fueron cuatro (Tabla 3.5). El modelo nulo fue el modelo con el menor valor de QAIC. De los restantes tres modelos, ninguno tuvo variables estadísticamente significativas. Por tal motivo, estimé los parámetros de interés utilizando el modelo nulo. La probabilidad de detección fue de 0,03 ($\pm 0,05$) por ocasión de muestreo y la probabilidad de ocupación fue de 0,29 ($\pm 0,45$). La probabilidad de ocupación estimada es unas seis veces más alta que la probabilidad de ocupación naïve (0,049). A pesar de este resultado, es importante mencionar que no se obtuvieron registros de este felino en las plantaciones de pino (Tabla 3.1, Figura 3.5).

Además, el test de Homogeneidad indica que hay diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de registros en función del tipo de ambiente ($p=0,039$).

Tabla 3. 5. Set de los mejores modelos de ocupación simples (con un $\Delta QAIC \leq 2$) para el margay en un ranking creciente de QAIC. Las variables presentes en estos modelos fueron los Fragmentos de bosque (F), y el costo de acceso humano (Cost acces), la estructura de la vegetación (Veget), y la Proporción de bosque en un radio de 2 km (Prop. Bosque) para la probabilidad de ocupación (ψ).

Modelos	$\Delta QAIC$	AIC peso	#Parametros
$\psi(\cdot), p(\cdot)$	0	0,27	2
$\psi(F), p(\cdot)$	0,85	0,18	3
$\psi(\text{Veget}), p(\cdot)$	0,99	0,17	3
$\psi(\text{Prop. Bosque}), p(\cdot)$	1,99	0,10	3
$\psi(\text{Cost acces, Veget}), p(\cdot)$	2,33	0,08	4

Yaguarundí

A pesar de que hubo más registros de yaguarundí ($N=14$) que de margay, no fue posible correr los modelos de ocupación ya que no hubo recapturas de la especie en ninguna estación. Por tal motivo, solamente realicé un test de Homogeneidad. Este análisis indica que hay diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de registros en función de los tratamientos ($p=0,009$), lo cual se debe principalmente a que no hubo registros de esta especie en las plantaciones de pino (Tabla 3.1, Figura 3.5).

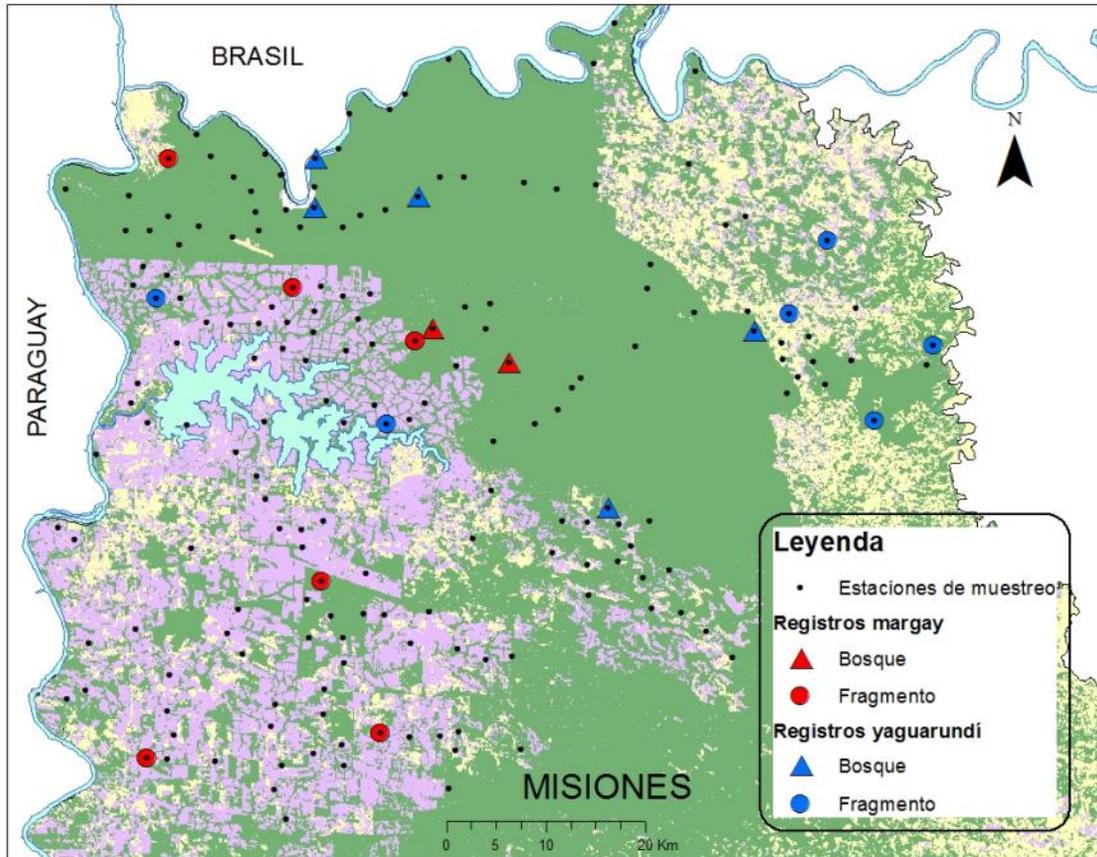


Figura 3. 5. Mapa de las 184 estaciones de muestreo y las estaciones con de registros de margay (rojo) y de yaguarundí (azul).

Modelos de ocupación para dos especies

Ocelote vs tirica

De los 32 modelos de co-ocurrencia corridos en el PRESENCE, dos fueron los modelos con un $\Delta AIC \leq 2$ (Tabla 3.6). El modelo con menor AIC fue el que incluyó todas las variables informativas. Estas variables fueron el costo de acceso para el ocelote y el tratamiento para ambas especies. Además, este modelo seleccionado indica que la ocupación de la especie subordinada (B, el tirica) disminuye con la ocupación de la especie dominante (A, el ocelote). El modelo con las mismas co-variables que propone que no

existen diferencias en la ocupación de la especie B debido a la ocupación de la especie A (modelo $\psi_{BA}=\psi_{Ba}$) tuvo un $\Delta AIC > 4$ (Tabla 3.6; Tabla Apéndice 3.2).

Tabla 3. 6. Set de mejores modelos de ocupación para el ocelote (especie A) y el tirica (especie B), ordenados según su valor de AIC. ψ_A : probabilidad de ocupación del ocelote, ψ_{BA} : probabilidad de ocupación del tirica dado que el ocelote está presente, ψ_{Ba} : probabilidad de ocupación del tirica dado que el ocelote está ausente, Cost AccesA: co-variable Costo de acceso para la ocupación del ocelote, Cost AccesA-B: co-variable Costo de acceso para la ocupación del ocelote y del tirica con efecto diferente para cada especie, TratAB: co-variable Tratamiento para la ocupación del ocelote y del tirica con el mismo efecto para ambas especies, TratA-B: co-variable tratamiento para la ocupación del ocelote y del tirica con efecto diferente para cada especie, p_A : probabilidad de ocupación del ocelote dado que el tirica está ausente, p_B : probabilidad de ocupación del tirica dado que el ocelote está ausente, r_A : probabilidad de ocupación del ocelote dado que el tirica está presente.

Modelos	ΔAIC	AIC peso	#Parametros.
$\psi_A, \psi_{BA}, \psi_{Ba}$, Cost AccesA, TratAB, p_A, p_B, r_A	0	0,43	9
$\psi_A, \psi_{BA}, \psi_{Ba}$, Cost AccesA-B, TratAB, p_A, p_B, r_A	2	0,16	10
$\psi_A, \psi_{BA}, \psi_{Ba}$, Cost AccesA, TratA-B, p_A, p_B, r_A	3,23	0,08	11
$\psi_A, \psi_{BA}, \psi_{Ba}$, Cost AccesA, TratA, p_A, p_B, r_A	3,42	0,08	9
$\psi_A, \psi_{BA}, \psi_{Ba}$, Cost AccesA, TratAB, $p_A, p_B, r_A, r_{BA}, r_{Ba}$	3,98	0,06	11
$\psi_A, \psi_{BA}=\psi_{Ba}$, Cost AccesA, TratAB, p_A, p_B, r_A, r_B	4,07	0,06	9

El modelo seleccionado estimó que la probabilidad de ocupación del tirica es mayor cuando el ocelote está ausente ($\psi_{Ba}=0,87\pm 0,08$) que en presencia del ocelote ($\psi_{BA}=0,21\pm 0,08$), sin que varíe esta probabilidad de ocupación entre tratamientos (Figura 3.6). Con estos valores de ocupación y la ocupación del ocelote (ψ_A), se calculó el

factor de interacción de especies (FIE). Este factor fue significativamente <1 , y fue diferente en cada tratamiento, siendo menor en las plantaciones, intermedio en los fragmentos y cercano a uno en el bosque (Tabla 3.7). Es decir que existe un efecto de interacción negativo del ocelote sobre el tirica. Este último evita al ocelote pero lo hace en menor medida en el bosque que en las plantaciones. El FIE también varió según el costo de acceso humano, siendo menor en sitios con menor costo de acceso (Figura 3.7).

La probabilidad de detección del tirica no varió ni con la presencia ni con la detectabilidad del ocelote, y fue de $0,07 (\pm 0,02)$. La probabilidad de detección del ocelote si varió con la presencia del tirica, fue de $0,03 (\pm 0,02)$ en ausencia del tirica y $0,19 (\pm 0,07)$ en presencia del tirica.

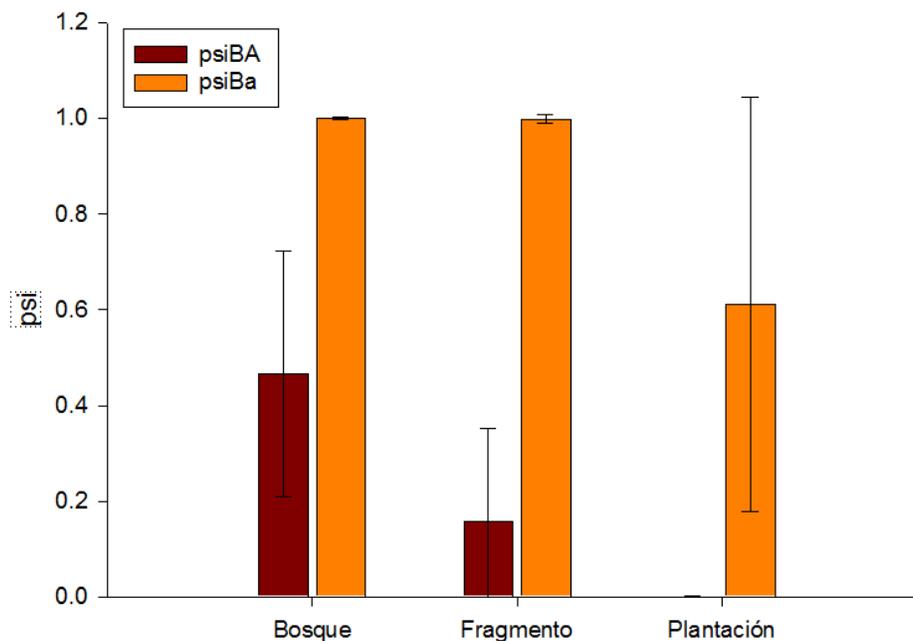


Figura 3. 6. Probabilidad de ocupación del tirica en presencia del ocelote (psiBA) y en ausencia del ocelote (psiBa), estimada a partir de los modelos de ocupación de co-ocurrencia.

Tabla 3. 7. Factor de Interacción de Especies (FIE), y su intervalo de confianza (IC) estimado para todos los sitios y por tratamiento, a partir de los modelos de ocupación de co-ocurrencia.

	FIE	IC Inferior (95%)	IC Superior (95%)
Total sitios	0,47	0,37	0,58
Bosque	0,95	0,92	0,99
Fragmento	0,42	0,20	0,63
Plantación	0,06	0,00	0,19

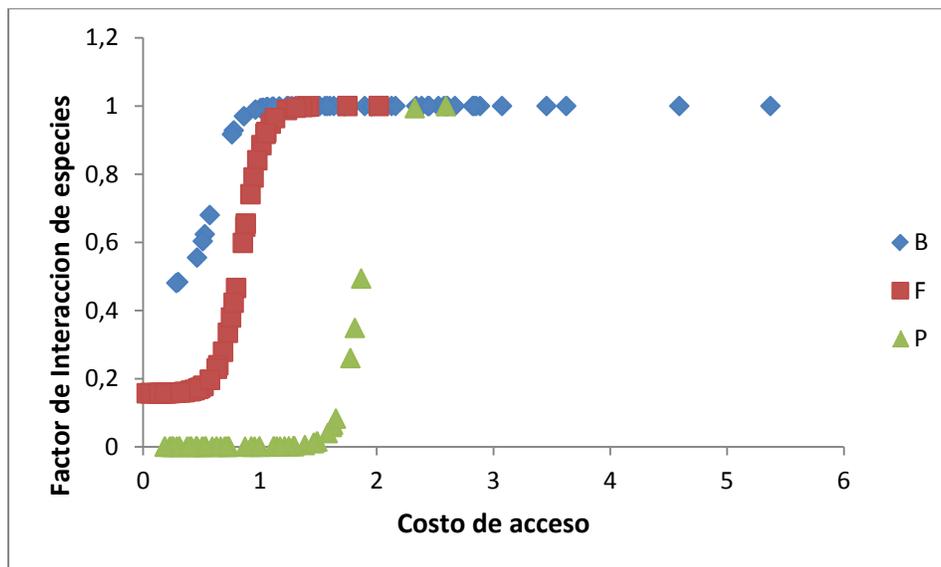


Figura 3. 7. Factor de Interacción de Especies (FIE) para el ocelote y el tirica, según el costo de acceso humano en los tratamientos relevados: bosque nativo continuo (B), fragmentos de bosque (F), y plantaciones de pino (P).

Por último, la probabilidad de ocupación del tirica (psiB) fue muy variable entre las estaciones. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 3.8). Sin embargo, las estaciones con probabilidad de ocupación baja (0 a 0,33) estuvieron ubicadas en fragmentos de bosque y plantaciones; las estaciones con probabilidad de ocupación intermedia (0,34 a 0,66) estuvieron, en su mayoría, en bosque nativo y en plantaciones forestales; y las estaciones con probabilidad de ocupación alta (de 0,67 a 1) estuvieron en su mayoría en fragmentos de bosque nativo (Tabla 3.9), especialmente en los fragmentos de bosque inmersos en la matriz de producción agrícola a pequeña escala (Figura 3.8). Al analizar por separado los fragmentos de bosque, se observó que los fragmentos con ocupación del tirica baja e intermedia (0-0,66) fueron sitios en donde la ocupación del ocelote fue intermedia y alta (0,40-1). En los fragmentos de bosque con ocupación alta del tirica (0,66-1) la ocupación del ocelote fue baja (0-0,37). La probabilidad de ocupación del tirica en los fragmentos de bosque con alta ocupación de ocelotes fue de 0,29 (IC=0,05-0,54) y la probabilidad de ocupación del tirica en los fragmentos con baja ocupación de ocelotes fue de 0,94 (IC=0,84-1).

Tabla 3. 8. Probabilidad de ocupación del tirica (psiB) y su intervalo de confianza (IC) estimado para todos los sitios y por tratamiento, a partir de los modelos de ocupación de co-ocurrencia.

	psiB	IC Inferior (95%)	IC Superior (95%)
Total sitios	0,53	0,28	0,78
Bosque	0,50	0,25	0,76
Fragmento	0,65	0,49	0,81
Plantación	0,43	0,10	0,76

Tabla 3. 9. Cantidad de estaciones con probabilidad de ocupación del tirica baja (0- 0,33), intermedia (0,34-0,66) o alta (0,66-1), discriminadas por tratamiento.

psiB	Bosque	Fragmentos	Plantaciones
0 - 0,33	0	21	19
0,34 - 0,66	49	10	43
0,66 - 1	4	38	0

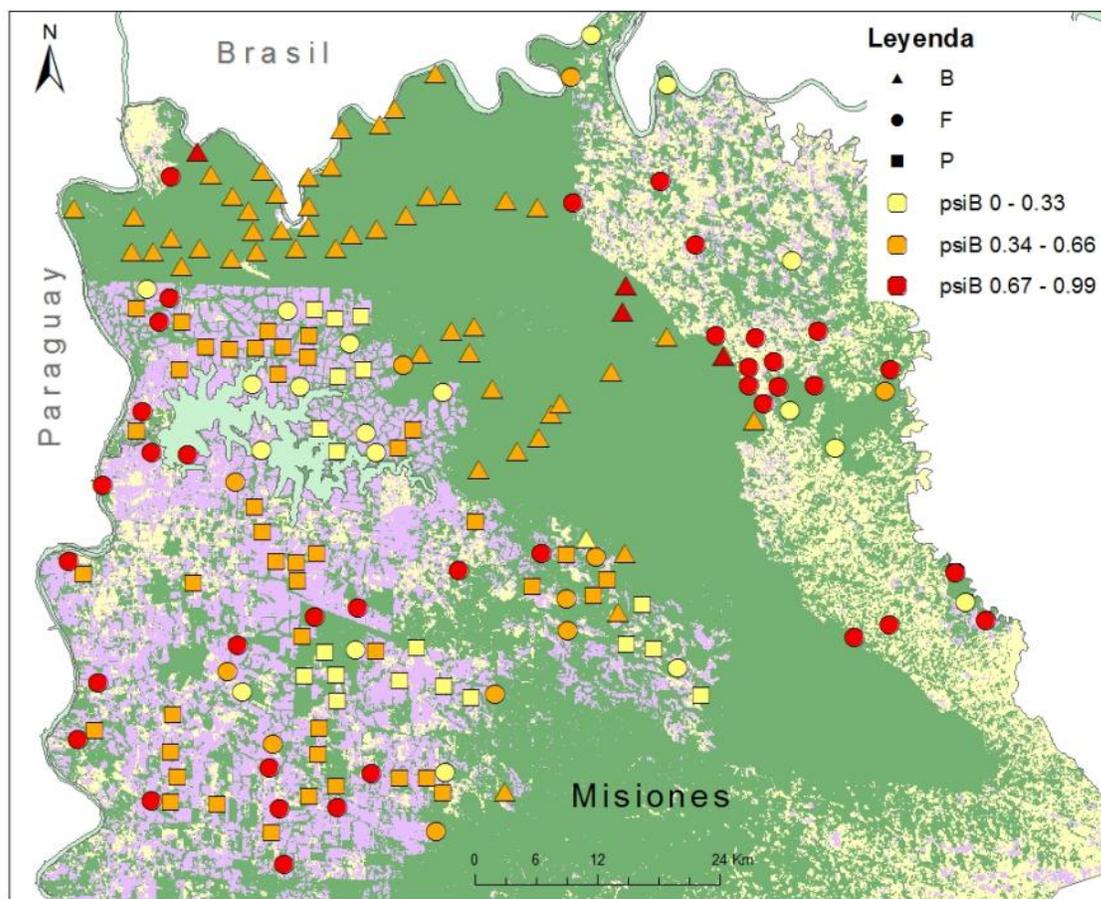


Figura 3. 8. Mapa de la probabilidad de ocupación del tirica estimada a partir de los modelos de co-ocurrencia para todas las estaciones de muestreo (N=184). Los triángulos pertenecen a estaciones de Bosque, los círculos a estaciones de Fragmento y los cuadrados a estaciones de Plantaciones. La probabilidad de ocupación fue categorizada en: baja (0 a 0,33; amarillo), intermedia (0,34 a 0,66; naranja), y alta (0,67 a 1; rojo).

3.4 Discusión

Modelos de ocupación para una sola especie

En los análisis de este capítulo, realizados a una escala local, también se observó que las modificaciones del paisaje afectaron negativamente el uso del espacio de los felinos. Las plantaciones forestales, sitios con el mayor impacto antrópico, fueron los ambientes menos utilizados por los cuatro felinos.

La probabilidad de ocupación del ocelote fue alta en sitios de bosque nativo continuo y con difícil acceso para el humano, y baja en sitios modificados como bosques fragmentados o plantaciones de pino y de fácil acceso. Estos resultados sugieren que el ocelote es sensible a la modificación del hábitat y al impacto de la presencia humana, coincidiendo con lo esperado según una de las hipótesis planteadas y lo observado por diversos autores en estudios previos (Emmons 1988, Haines et al. 2006, Di Bitetti et al. 2006, 2008a, Massara et al. 2015).

La disminución de la ocupación del ocelote en sitios con mayor accesibilidad humana podría deberse a distintos factores determinados por diversas actividades del hombre. Es posible que la mayor presencia de carnívoros domésticos (perros y gatos) en sitios más accesibles (cerca de asentamientos) pueda tener un efecto negativo en la presencia del ocelote, ya sea por causa de la evitación (perros) o la reducción de sus poblaciones a través de la transmisión de enfermedades (Whiteman et al. 2007, Curi et al. 2014). En este sentido Massara et al. (2015) encontraron en otras regiones del Bosque Atlántico que el aumento en la presencia de perros domésticos influye negativamente en la abundancia del ocelote, lo que podría estar apoyando la hipótesis planteada.

Otro posible factor que podría afectar a la especie y estar relacionado a áreas de mayor accesibilidad humana es la caza furtiva. Existen diferentes estudios que han mostrado cómo la presión de caza tiene mayor intensidad en sitios más accesibles (Hill et al. 1997, Caro 1999, Peres y Lake 2003, Laurance et al. 2006). Si bien el ocelote en la actualidad no es una especie muy frecuentemente cazada en Misiones (Giraud y Abramson 2000), la caza podría tener un efecto negativo en la especie, ya que los

cazadores frecuentemente cazan y diezman las poblaciones de algunas de sus presas (Di Bitetti et al. 2008b, Paviolo 2010), y generalmente van a cazar acompañados por sus perros (Giraud y Abramson 2000). El efecto negativo de la caza en la persistencia de la especie en fragmentos de selva ya ha sido observado en áreas de la Amazonia (Michalski y Peres 2005). Del mismo modo, Di Bitetti et al. (2006, 2008a) observaron que la abundancia del ocelote en el Bosque Atlántico de Misiones disminuye significativamente en áreas con menores niveles de protección contra la caza furtiva y la indican como uno de los factores que podrían afectar a la especie, por lo que el patrón de ocupación encontrado podría deberse en parte también a esta causa.

La menor ocupación del ocelote en fragmentos de bosque nativo en relación al bosque continuo es esperable y es un patrón que ha sido observado en otras áreas de la Amazonia (Michalski y Peres 2005) y el Bosque Atlántico (Massara et al. 2015). En el presente estudio, los fragmentos de bosque con mayor ocupación del ocelote fueron en su mayoría los más cercanos al bloque de bosque continuo (Figura Apéndice 3.1). Muchos de los fragmentos muestreados son demasiado pequeños para sostener por si mismos poblaciones o incluso individuos residentes de ocelote. De esta manera es probable que los individuos registrados en estos sitios deban usar varios fragmentos de bosque diferentes para satisfacer sus requerimientos, y la presencia en los mismos se encuentre condicionada a la conectividad o cercanía entre fragmentos o a la conectividad o cercanía con el bloque de bosque continuo. Asimismo, es probable que las áreas fragmentadas provean menor cantidad de alimento (M. E. Iezzi, datos no publicados) y refugio en relación al bosque continuo y por eso sean menos utilizadas.

La menor ocupación del ocelote en áreas con plantaciones de pinos es coincidente con resultados de estudios previos desarrollados en el Bosque Atlántico con la especie (Di Bitetti et al. 2006). Estos autores, encontraron una menor abundancia de la especie en áreas donde la selva había sido parcialmente reemplazada por forestaciones con pinos. La menor abundancia de la especie en este ambiente modificado y simplificado estructuralmente (con un sotobosque muy pobre) podría deberse a la existencia de una menor abundancia de presas, como por ejemplo, de *Akodon montensis* (M. G. García,

datos no publicados) o del agutí (*Dasyprocta azarae*; M. E. Iezzi, datos no publicados), y/o a la falta de posibles refugios para escapar de posibles depredadores (hombre, perros, felinos mayores).

A pesar de la relativamente baja cantidad de registros de ocelote obtenidos en este estudio (N=48), los resultados indican que la probabilidad de ocupación en el bosque nativo continuo es alta ($0,91 \pm 0,07$). Al comparar este resultado con la ocupación naïve del bosque continuo (0,36), se observa la importancia de utilizar los modelos de ocupación como metodología para analizar estos datos, ya que sin tener en cuenta la baja detectabilidad de la especie se podría llegar a conclusiones erróneas. Esta ocupación alta en los sitios de bosque continuo y con baja accesibilidad humana coincide con la ocupación estimada por Di Bitetti et al. (2010) para los sitios de bosque nativo con mayor protección contra la cacería. Sin embargo, en dicho estudio el diseño de muestreo fue distinto (las estaciones de muestreo fueron dispuestas sobre caminos o senderos y no al azar), y la cantidad de presencias obtenidas para el ocelote fue mucho mayor (N=938) que la obtenida en el presente estudio. Esto sugiere que los modelos de ocupación son robustos al diseño de muestreo y a la cantidad de datos de presencia. Además, estudios anteriores en la misma área mostraron una mayor densidad de ocelotes en el bosque nativo bien conservado y una menor densidad en sitios con actividades antrópicas (forestales y de cacería furtiva, Di Bitetti et al. 2006 y 2008a) lo que sugiere que la probabilidad de ocupación es un buen *proxi* de la densidad poblacional.

La baja detectabilidad estimada para el ocelote en mi estudio puede deberse a que las cámaras fueron colocadas al azar adentro del bosque y plantaciones y no sobre caminos. Diversos autores observaron que el ocelote utiliza con mayor frecuencia los caminos preexistentes, vehiculares o peatonales, que los senderos abiertos a machete (Trolle y Kery 2005, Di Bitetti et al. 2006, Goulart et al. 2009, Harmsen et al. 2010, Blake y Mosquera 2014, Di Bitetti et al. 2014). Di Bitetti et al. (2014) realizaron un muestreo en el Parque Nacional Iguazú colocando cámaras trampa pareadas, sobre un camino y a 50 m. adentro del bosque. Observaron que el ocelote muestra una marcada preferencia por

utilizar los caminos y senderos preexistentes, donde la probabilidad de registrarlo es mucho mayor que en cámaras ubicadas en el interior del bosque.

Para los modelos de ocupación de una especie corridos para el tirica no se observó efecto estadísticamente significativo de ninguna de las co-variables modeladas. Esto probablemente se deba a que las co-variables elegidas no fueron las adecuadas para explicar la variación en la ocupación (la presencia del ocelote no fue incluida como variable en este análisis), tal como posteriormente mostraron los resultados de los modelos de co-ocurrencia.

En el caso del margay los modelos de ocupación tampoco encontraron efecto de ninguna de las variables en la ocupación y detectabilidad de la especie. Sin embargo, el test de Homogeneidad indica que existieron diferencias estadísticamente significativas en la probabilidad de registros entre los tratamientos, no habiéndose detectado a la especie en los pinares, por lo que es muy probable que esta especie sea afectada negativamente por este tipo de plantaciones forestales. La ausencia de efecto indicada por los modelos de ocupación podría deberse a que se obtuvieron pocos registros lo que impidió lograr un buen ajuste de un modelo y disminuyó su capacidad de encontrar diferencias estadísticamente significativas.

La falta de recapturas del yaguarundí en una misma estación no permitió correr los modelos de ocupación. Sin embargo, al igual que el margay, el test de Homogeneidad indicó que la probabilidad de registrar a la especie fue distinta entre los tratamientos, no habiéndose registrado en las plantaciones de pinos. Si bien, la baja cantidad de registros no permite sacar conclusiones definitivas, es probable que las plantaciones forestales tengan también un efecto negativo en esta especie.

La probabilidad de detección para el tirica y el margay fue sumamente baja, mucho más que la detectabilidad estimada para el ocelote. Debido a que la detectabilidad de una especie puede estar relacionada a su abundancia (MacKenzie et al. 2004), estos resultados podrían estar indicando bajas abundancias para los felinos pequeños en el norte de

Misiones. Los hábitos arborícolas de margay también podrían aportar a la baja detectabilidad de esta especie.

Modelos de ocupación para dos especies

A partir de los modelos de ocupación para dos especies, se observa que la ocupación del tirica en ausencia del ocelote fue significativamente mayor que en presencia del ocelote, evidenciando un efecto negativo del ocelote. Además, el Factor de Interacción de Especies fue menor a uno, indicando una relación de evitación de parte del tirica hacia al ocelote. Si bien este estudio no fue experimental, por lo que no se puede establecer con certeza una relación causal, los resultados obtenidos concuerdan con lo esperado según las hipótesis planteadas. Los resultados sugirieron que el tirica es sensible a la presión competitiva del ocelote y por ello utiliza en mayor medida sitios con baja ocupación de esta última especie. Esto es evidencia de la existencia de liberación de mesodepredadores o de un “efecto pardalis”.

El FIE varió a lo largo del área de estudio, siendo más importante la evasión del tirica hacia el ocelote a medida que aumenta el grado de intervención antrópica del hábitat y el acceso humano. Según la teoría de la competencia y predación intragremio, las interacciones competitivas por interferencia aumentan a medida que los recursos se hacen limitantes (Polis et al. 1989). Por ejemplo, la escasez de presas puede inducir a los predadores dominantes a realizar desplazamientos más grandes para adquirir su alimento, incrementando las posibilidades de encuentro con las especies subordinadas (Polis et al. 1989). Los cambios en la estructura de la vegetación en plantaciones forestales podrían afectar la vulnerabilidad de una especie a los efectos competitivos o depredatorios de otra. Por ejemplo, la eliminación del sotobosque en este ambiente podría aumentar la visibilidad o detectabilidad entre los felinos y reducir la disponibilidad de refugio o la posibilidad de escape (Moreira-Arce et al. 2015). Por otro lado, las fajas y bosques protectores inmersos en la matriz de plantaciones son en su mayoría elementos estrechos, de no más de 5 o 10 metros de ancho. Esta forma lineal también podría

aumentar las chances de encuentros entre estos felinos y/o con sus marcas territoriales (James y Stuart-Smith 2000, Lewis et al. 2015).

Los cambios antrópicos producidos en el ambiente estarían afectando la probabilidad de ocupación del ocelote y del tirica, y sus mecanismos de coexistencia. Los sitios con mayor probabilidad de ocupación estimada para el tirica (de 0,67 a 1) fueron en su mayoría estaciones ubicadas en fragmentos de bosque con baja o nula ocupación del ocelote. Por lo tanto, estos sitios con un grado intermedio de disturbio estarían jugando un importante rol como hábitat o como refugio para este felino. Algo similar fue observado en distintas áreas del Bosque Atlántico en Brasil, donde el tirica habita en bosques nativos fragmentados, y en ausencia o baja abundancia del ocelote (Rinaldi et al. 2015, Seibert et al. 2015, Kasper et al. 2016), y en áreas con bosque nativo continuo, el ocelote se vuelve uno de los felinos más abundantes, y el tirica uno de los menos abundantes (Kasper 2007).

Consideraciones finales

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la heterogeneidad del paisaje genera hábitats de distinta calidad para los felinos medianos y pequeños de Misiones, afectando espacialmente el estado de sus poblaciones. Conservar grandes áreas de bosque nativo continuo y bien protegido es clave para la permanencia del ocelote y muchas otras especies sensibles a los impactos antrópicos en la región, como el yaguararé y el puma (Paviolo et al. 2008, De Angelo et al. 2011a). Esto se hace evidente en el norte de Misiones, en donde el bloque de áreas protegidas Parque Nacional Iguazú, Parque Provincial Puerto Península, Reserva Forestal San Jorge, Parque Provincial Urugua-í, y reservas privadas aledañas, presentan altos niveles de ocupación y de densidad de ocelote (Di Bitetti et al. 2008a, 2010). Para conservar a los felinos pequeños, además es necesario garantizar la permanencia de los fragmentos de bosque nativo en las distintas matrices productivas. Se evidencia la necesidad de estudiar con mayor profundidad el uso que realizan estos felinos de los fragmentos de bosque, y conocer las características que

deben poseer estos fragmentos para soportar poblaciones viables, como la superficie mínima y el grado de conectividad con áreas de bosque continuo. En cuanto a las plantaciones forestales, un cambio en las prácticas de manejo que permitan un mayor desarrollo del sotobosque, como la implementación del raleo y la poda, posiblemente puedan incrementar el uso de los rodales por distintas especies, incluyendo muchas de las presas de estos felinos. En Chile, un estudio en plantaciones forestales de pino (*Pinus radiata*) obtuvo mayores abundancias de mesocarnívoros, entre ellos el gato guiña (*Leopardis guigna*), en plantaciones con raleo y poda, y por ende con un sotobosque mejor desarrollado, y menores abundancias en plantaciones sin estas prácticas de manejo (Simonetti et al. 2013).

La competencia interespecífica es considerada una de las principales fuerzas que definen la estructura y composición de un gremio, al restringir la cantidad de especies con requerimientos similares que pueden coexistir (Begon et al. 1988). En el presente estudio, a pesar de la coexistencia de los cuatro felinos a escala de paisaje, a escala local, la presión de competencia ejercida por el ocelote sobre el tirica, parece estar limitando el uso del hábitat del felino pequeño, desplazándolo a áreas con niveles intermedios de disturbio antrópico. Sin embargo, para tener una mayor comprensión de cómo son las relaciones de competencia entre estos felinos, es necesario estudiar cómo utilizan otras dimensiones del nicho, como ser el eje temporal y el trófico, aspectos abordados en los capítulos siguientes.

CAPÍTULO IV. DIETA DE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES

4.1 Introducción

Los felinos (familia Felidae) se caracterizan por ser hipercarnívoros, lo que significa que son depredadores de vertebrados y su dieta está compuesta casi exclusivamente por este tipo de presas (Sunquist y Sunquist 2002). Los felinos poseen una morfología trófica muy conservada dentro de los carnívoros (Sunquist y Sunquist 2002), por lo que especies con un peso corporal similar generalmente utilizan presas parecidas. Esto sugiere que los felinos medianos y pequeños neotropicales podrían estar teniendo una potencial competencia interespecífica por el alimento (Kiltie 1984). Existen numerosos estudios sobre la dieta de estos felinos, siendo las principales presas los mamíferos, aves y reptiles pequeños y medianos (Crawshaw 1995, Facure y Giaretta 1996, de Villa Meza et al. 2002, Wang 2002, Moreno et al. 2006, Bianchi y Mendes 2007, Abreu et al. 2008, Rocha-Mendes et al. 2010, Bianchi et al. 2010, 2011, Silva-Pereira et al. 2011, Trigo et al. 2013b, Seibert et al. 2015, Rinaldi et al. 2015, Kasper et al. 2016). Sin embargo, estos estudios muestran una gran variabilidad en la cantidad de especies que consumen y en la proporción en que son consumidas esas presas, lo cual a su vez depende en buena medida de la disponibilidad de las mismas, dado que los felinos tienden a tener una dieta generalista (de Villa Meza et al. 2002, Silva-Pereira et al. 2011, Trigo et al. 2013b, Gómez-Ortiz et al. 2015).

Los felinos pequeños (tirica, margay y yaguarundí) consumen principalmente mamíferos pequeños, menores a 1 kg (Gardner 1971, Mondolfi 1986, Wang 2002, Silva-Pereira et al. 2011, Seibert et al. 2015, Rinaldi et al. 2015, Kasper et al. 2016). Sin embargo, también se han encontrado restos de coatí (*Nasua nasua*, 5,5 kg) y paca (*Cuniculus paca*, 10 kg) en heces de tirica (Rocha-Mendes et al. 2010), coatí y hurón menor (*Galictis cuja*, 1,75 kg) en heces de margay (Wang et al. 2002), y restos de paca y corzuela enana (*Mazama nana*, 15 kg) en heces de yaguarundí (Rocha-Mendes et al. 2010). Además, en algunos sitios de estudio se observó que más de la mitad de las heces

analizadas para los tres felinos contenían restos de aves (Wang et al. 2002, Bianchi et al. 2011), y en otros estudios sobre la dieta del tirica se encontraron reptiles en alta frecuencia (Olmos 1993). Por otro lado, se ha documentado que el margay consume una gran proporción de mamíferos arborícolas (Konecny 1989, Bianchi et al. 2011, Rinaldi et al. 2015).

El ocelote consume mayormente presas pequeñas y medianas de hasta 10 kg (Emmons 1987, Crawshaw 1995, de Villa Meza et al. 2002, Wang et al. 2002, Moreno et al. 2006, Bianchi y Mendes 2007, Abreu et al. 2008, Martins et al. 2008, Bianchi et al. 2010, Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Bianchi et al. 2014, Santos et al. 2014, Gómez-Ortiz et al. 2015). Sin embargo, algunos estudios reportan presencia de presas mayores, como cérvidos (Crawshaw 1995, de Villa Meza et al. 2002, Moreno et al. 2006, Abreu et al. 2008, Bianchi et al. 2014). Bianchi y Mendes (2007) mediante un estudio en el sureste de Brasil encuentran que el ocelote presenta un gran consumo de primates, principalmente de *Alouatta guariba*, un mono relativamente grande cuyos adultos pesan entre 4,1 y 7,2 kg (Wilson y Russell 2009). Por otra parte, la principal presa del ocelote en la costa pacífica del estado de Jalisco, México, es un reptil, la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*), de casi un kg de peso (de Villa Meza et al. 2002). En definitiva, si bien el ocelote consume un espectro mucho más amplio de presas que los tres felinos más pequeños, especialmente en cuanto al peso corporal de las mismas, su dieta se superpone ampliamente con la de los primeros.

Los felinos grandes (yaguareté y puma) tienen menor amplitud de nicho trófico que los medianos y pequeños (Gómez-Ortiz et al. 2015). Entre estos últimos, el margay presenta la mayor amplitud de nicho (Konecny 1989, Wang et al. 2002, Rocha-Mendes et al. 2010, Gómez-Ortiz et al. 2015). Para el ocelote, yaguarundí y el tirica los resultados muestran gran variabilidad, con valores de amplitud de nicho bajos (Rocha-Mendes et al. 2010, Bianchi et al. 2014, Kasper et al. 2016), o altas (Mondolfi 1986, Martins et al. 2008, Silva-Pereira et al. 2011). A pesar de estas diferencias, por lo general, los cuatro felinos presentan un gran solapamiento en su nicho trófico (Wang et al. 2002, Rocha-Mendes et

al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Gómez-Ortiz et al. 2015, Rinaldi et al. 2015, Kasper et al. 2016).

La competencia por la presas ha sido descrita como la principal fuerza que desencadena interacciones de muerte intragremio (Palomares y Caro 1999). Conocer los hábitos alimenticios de los felinos medianos y pequeños permite tener una mayor comprensión sobre los mecanismos de coexistencia que pueden estar utilizando estos felinos para evitar la competencia. El objetivo de este capítulo fue describir la dieta de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico de Misiones, y evaluar el grado de solapamiento de estas especies en esta dimensión del nicho ecológico para evaluar el potencial de competencia entre las mismas.

4.2 Metodología

Para analizar la dieta de los felinos medianos y pequeños de Misiones utilicé fecas colectadas entre el 2003 y el 2016 en el marco de este proyecto, o por colegas investigadores y guardaparques, y por el grupo de colaboradores voluntarios del Proyecto Yaguareté (para mayor información ver De Angelo et al. 2011b). Estas fecas fueron colectadas en bolsas de papel rotuladas con las coordenadas geográficas y los datos del tipo de ambiente. Luego fueron secadas en una estufa a 35°C y almacenadas en bolsas ziploc con silicagel para evitar que se humedezcan. Para la identificación específica se utilizó una técnica mediante la cual se recupera el ADN de las células del epitelio intestinal que quedan en la superficie de cada hez, y marcadores específicos de ADN mitocondrial (Haag et al. 2009). Este procedimiento fue realizado para la mayoría de las heces por el *Programa global de genética de felinos y el Centro de genética para la conservación del Museo Americano de Historia Natural* de Nueva York, Estados Unidos, y algunas heces fueron identificadas por la Dra. Patricia Mirol del *Grupo de Genética y Ecología en Conservación y Biodiversidad (GECOBI)*, del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. De esta manera obtuve un total de 228 fecas identificadas a nivel de especie por estas técnicas: 157 de ocelote, 67 de tirica, 3 de margay y 1 de yaguarundí.

La determinación de las presas consumidas por cada felino fue realizada mediante el análisis de los restos encontrados en cada hez: pelos, huesos, dientes, uñas, plumas y escamas. Para esto, en una bandeja blanca y con la ayuda de pinzas de disección desarmé cada hez, separando el material desechable del material útil para la identificación. Mediante un análisis macroscópico se identificaron aves y reptiles mediante la presencia de plumas y escamas. A partir del análisis de la estructura medular y el patrón de escamas de la cutícula de los pelos se realizó la identificación de los mamíferos medianos y grandes. Este trabajo fue desarrollado por la Lic. Lucía Palacio, como parte de su trabajo de tesis doctoral que está desarrollando en el mismo grupo de investigación al cual pertenezco. La identificación de los roedores presentes en las heces fue realizada por el Dr. Pablo Teta, Jefe de la División de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. El Dr. Teta identificó los roedores a partir de la morfología de los molares, y la cantidad de individuos de una misma especie en una misma hez a partir de la cantidad de molares y mandíbulas. El nivel de identificación máximo alcanzado fue el nivel de especie. Sin embargo, parte de los roedores solo pudieron ser identificados a nivel de subfamilia, todo ellos Sigmodontinae. Esta diferencia en el nivel de clasificación puede producir una subestimación de la importancia de los sigmodontinos en los resultados de la dieta si los roedores no identificados a nivel de especie son eliminados de los análisis y solo son considerados los roedores identificados a nivel de especie. Por otro lado, si todos los roedores sigmodontinos son agrupados en una sola categoría se pierde información valiosa de la variabilidad de estos roedores en la dieta de los felinos. Debido a que el Dr. Teta no detectó diferencias en la dificultad de identificar a las distintas especies de roedores de Misiones, decidí asignar a todos los sigmodontinos no identificados como alguna de las especies ya identificadas. Para esto, estimé el porcentaje de cada especie de sigmodontino identificado, y utilicé ese mismo porcentaje para asignarle, de manera aleatoria, a los roedores no identificados una determinada especie.

Además, el Dr. Teta identificó a partir de huesos algunas aves, anuros y reptiles del orden Squamata. Para esos tres órdenes no fue posible estimar la cantidad de individuos

por lo que consideramos, en forma conservadora, solo un individuo por hez. En algunas heces se encontraron restos vegetales y de insectos, sin embargo estos ítems no fueron considerados en los análisis debido a la imposibilidad de distinguir si fueron consumidos como alimento por el felino, si fueron colectados inadvertidamente al momento de recolectar la muestra, o si constituían parte del contenido estomacal de las presas ingeridas por los felinos.

Debido a la escasa cantidad de heces de margay y de yaguarundí obtenidas, los análisis de los datos fueron restringidos al ocelote y al tirica. Para analizar los datos de la dieta, estimé la frecuencia de ocurrencia (FO) de cada presa (o ítem), es decir la proporción de heces en la cual una presa en particular fue encontrada (cantidad de heces que contienen una presa/cantidad total de heces). Debido a la existencia de más de un individuo de la misma especie en algunas heces, estimé la frecuencia relativa (FR) de cada presa, es decir, la proporción de ocurrencia relativa al número total de presas identificadas (cantidad de individuos identificados de un ítem/ cantidad total de individuos identificados).

A pesar de que la estimación de la frecuencia de ocurrencia y la frecuencia relativa permiten comparar los resultados con los de otros estudios, contienen un sesgo en cuanto al aporte de los distintos ítems a la dieta en términos de biomasa ingerida, ya que se sobrestima el aporte de las presas pequeñas y se subestima el de las presas grandes (Ackerman et al. 1984). Para ello es necesario estimar la biomasa aportada por cada tipo de presa para cada especie de predador. Para realizar esta estimación utilicé el modelo propuesto por Chakrabarti et al. (2016). Estos autores realizaron experimentos con distintas especies de felinos en semi-cautiverio y obtuvieron una función asintótica con la cual desarrollaron un modelo generalizado para todos los carnívoros estrictos tropicales. Mediante este modelo y a partir de los pesos corporales y la frecuencia relativa, estimé la biomasa aportada por cada presa. Para los pesos de las presas utilicé valores de referencia presentados en Crespo (1982) y Crawshaw (1995), y específicamente para los roedores utilicé la Guía de Roedores de Brasil (Bonvicino et al. 2008). Para conocer qué tamaños de presas son las que mayor aportan a la biomasa consumida de cada felino, clasifiqué a las

presas en tres categorías de pesos, siguiendo el criterio aplicado por otros autores que estudiaron la dieta de estas especies: menores a 100g, de 100 a 1000 g y de más de 1000 g (Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015).

Para estimar la amplitud de nicho trófico del ocelote y el tirica utilicé el índice de Levins estandarizado (Levins 1968, Colwell y Futuyma 1971). Este índice utiliza la frecuencia relativa de las presas. Varía de 0 a 1, correspondiendo los valores cercanos a 0 a especies especialistas y los valores cercanos 1 a especies generalistas. Para estimar cuánto se superpone el nicho trófico de estas dos especies (sus dietas) utilicé el índice de Pianka (Pianka 1973). El índice de superposición de Pianka se estima mediante la frecuencia de ocurrencia de las presas. Este índice varía entre 0 y 1, donde 0 representa una nula superposición trófica y 1 representa la superposición máxima posible.

Debido al menor tamaño corporal del tirica, es de esperar que el rango de posibles presas para el tirica sea más acotado que para el ocelote, ya que para el tirica cazar presas mayores a 1000 g por ejemplo, probablemente implique un mayor riesgo o costo que para el ocelote (Silva-Pereira et al. 2011). Por lo tanto, existe la posibilidad de que la superposición de nicho sea asimétrica, es decir que las posibles presas del tirica sean también posibles presas para el ocelote, pero no todas las posibles presas del ocelote sean posibles presas para el tirica. Esto ocurrió con los roedores sigmodontinos (ver Resultados), que representaron la mayor parte de la dieta del tirica y también estuvieron presentes en la dieta del ocelote aunque en menor proporción. Por este motivo, también estimé la superposición de nicho entre estos felinos mediante el índice de Pianka, utilizando solamente los datos de los roedores sigmodontinos, que además de ser las principales presas del tirica, son un grupo relativamente homogéneo en términos taxonómicos y de tamaño corporal. Para analizar si existen diferencias estadísticas en el consumo de estos roedores por parte del ocelote y del tirica, realicé un Test de Homogeneidad mediante el programa R 3.1.2, en donde comparé el consumo de *Akodon montensis*, de *Oligoryzomys nigripes* y de los demás sigmodontinos agrupados en una categoría debido a la baja cantidad de registros. Para estos dos análisis utilicé solamente los roedores sigmodontinos que fueron identificados a nivel de especie.

4.3 Resultados

4.3.1 Dieta del tirica

De las 67 heces de tirica hubo dos que estaban muy degradadas y cuyos contenidos no pudieron ser identificados, por lo que fueron eliminadas de los análisis. De las restantes se identificaron un total de 111 ítems. La dieta del tirica estuvo compuesta por una frecuencia relativa (FR) del 85% de mamíferos, 9% de aves y 6% de reptiles. De los mamíferos, la mayoría pertenecieron al orden Rodentia, y un pequeño porcentaje al orden Didelphimorphia, con representantes de *Monodelphis* sp. únicamente. Entre los roedores se encontraron siete especies de sigmodontinos, y el agutí (*Dasyprocta azarae*, Tabla 4.1).

El promedio de ítems por hez fue de 1,79 (rango=1-4). En algunas heces se encontraron hasta cuatro especies distintas. Por la cantidad de molares se pudo corroborar la presencia de hasta tres individuos de la misma especie en una misma hez. También fueron encontrados restos de vegetación (hojas, ramas y semillas) e insectos (hormigas, garrapatas, abejas, huevos de coleópteros, etc.).

Los sigmodontinos presentaron una FR de 78% (Tabla 4.1). De estos, hubo 26 individuos que no pudieron ser identificados a nivel de especie. *Akodon montensis* fue la presa más frecuente (49%), seguida por *Oligoryzomys nigripes* (20%). Estas especies también fueron las que mayor aportaron a la biomasa consumida; *A. montensis* aportó un 41% y *O. nigripes* un 15 %, seguidas por las aves, con un 13% y los ofidios con un 9%. Considerando las presas según su tamaño, las presas con un peso menor a 100 g aportaron 64% de la biomasa consumida, las especies de 100 a 1000 g aportaron un 29% y las especies de más de 1000 g aportaron solo un 7% de la biomasa (Tabla 4.1). La amplitud de nicho estimada fue de 0,24.

Tabla 4. 1. Lista de ítems presas encontradas en las heces de tirica (N=65 heces). FO=Frecuencia de ocurrencia de cada ítem en las heces. N=Cantidad de individuos utilizados para los análisis. Para los roedores sigmodontinos figura entre paréntesis la cantidad de individuos identificados inequívocamente a nivel de especie. FR=Frecuencia relativa de los ítems presas. Peso (en gramos) de cada presa (considerando individuos adultos) y porcentaje de biomasa aportada por cada ítem estimada mediante el modelo sin restricciones de Chakrabarti et al. (2016) y la frecuencia relativa de cada especie.

Presas tirica	FO	N	FR	Peso (g)	% aporte biomasa
Mammalia					
Orden Rodentia					
Roedores sigmodontinos					
<i>Akodon montensis</i>	0,677	54 (37)	48,65	44,1	41,06
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	0,015	1	0,90	28	0,69
<i>Euryoryzomys russatus</i>	0,015	1	0,90	85	0,92
<i>Thaptomys nigrita</i>	0,046	3 (2)	2,70	21,3	1,99
<i>Nectomys squamipes</i>	0,062	4 (3)	3,60	229	5,69
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0,215	22 (15)	19,82	25,4	15,01
<i>Sooretamys angouya</i>	0,015	1	0,90	116	1,04
Roedores no sigmodontinos					
Agutí (<i>Dasyprocta azarae</i>)	0,031	2	1,80	3200	6,79
Orden Didelphimorphia					
<i>Monodelphis sp.</i>	0,077	6	5,41	29	4,19
Aves	0,154	10	9,01	200	13,30
Orden Squamata					
Ofidios	0,108	7	6,31	200	9,31

4.3.2 Dieta del ocelote

De las 157 heces identificadas para el ocelote, hubo seis heces cuyos contenidos no pudieron ser identificados, por lo que fueron eliminadas de los análisis. La dieta del ocelote estuvo compuesta por una FR del 70% de mamíferos, 20% de reptiles, 9% de aves y 1% de anuros. Se identificaron 7 órdenes de mamíferos y, de los reptiles, se diferenció entre ofidios y lagarto overo (*Tupinambis merinae*, Tabla 4.2). Entre las presas del ocelote hubo roedores pequeños de 21 g como el *Thaptomys nigrita* hasta mamíferos ungulados de 30 kg como el pecarí labiado (*Tayassu pecari*).

Se diferenciaron 222 ítems en total, con un promedio de 1,5 ítems presas (1–5) por hez. Por la cantidad de molares se pudo corroborar la presencia de hasta cuatro individuos de la misma especie en una misma hez. Además, en algunas heces se encontraron frutos de la palmera pindó (*Syagrus romanzoffiana*).

Los roedores presentaron una FR del 55%, y los sigmodontinos una FR del 38%. Hubo 47 sigmodontinos que no pudieron ser identificados a nivel de especie y que fueron adjudicados a distintas especies de acuerdo a los porcentajes de ocurrencia de los sigmodontinos identificados. *Akodon montensis* fue la especie más frecuente con un 18%, seguido por el agutí con un 9%, y *Oligoryzomys nigripes* con un 8%. Además, los ofidios (13%) y las aves (9%) también fueron presas frecuentes.

Las presas con un peso menor a 100 g aportaron el 18% de la biomasa consumida, las especies de 100 a 1000 g aportaron el 26% y las especies de más de 1000 g aportaron el 56%. El mayor aporte a nivel de especie estuvo dado por los agutíes con un 16% de la biomasa consumida, seguido por los lagartos overos (11%), *A. montensis* (10%), y los ofidios y las comadrejas (Didelphidae) con un 9%. La dieta del ocelote incluyó 12 especies de más de 1000 g, incluyendo tres ungulados, las dos especies de pecaríes y una especie de corzuela (*Mazama nana*), esta última con una representación de seis ejemplares y una biomasa consumida del 5%. También incluyó la presencia de otro carnívoro (el coatí), con un aporte a la biomasa del 4%. Además, aunque en muy baja frecuencia, también fue registrado un primate, el mono caí (*Sapajus nigritus*). La amplitud de nicho estimada fue de 0,41.

Tabla 4. 2. Lista de ítems presas encontradas en las heces de ocelote (N=151 heces).

FO=Frecuencia de ocurrencia de cada ítem en las heces. N=Cantidad de individuos utilizados para los análisis. Para los roedores sigmodontinos figura entre paréntesis la cantidad de individuos identificados inequívocamente a nivel de especie. FR=Frecuencia relativa de los ítems presas. Peso (en gramos) de cada presa (considerando individuos adultos) y porcentaje de biomasa aportada por cada ítem estimada mediante el modelo sin restricciones de Chakrabarti et al. (2016) y la frecuencia relativa de cada especie.

Presas ocelote	FO	N	FR	peso (g)	% aporte biomasa
Mammalia					
Orden Rodentia					
Subfamilia Sigmodontinae					
<i>Abrawayomys chebezi</i>	0,013	2 (1)	0,90	55	0,50
<i>Akodon montensis</i>	0,238	41 (18)	18,47	44,1	9,96
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	0,046	7 (3)	3,15	28	1,64
<i>Thaptomys nigrita</i>	0,033	5 (2)	2,25	21,3	1,15
<i>Euryoryzomys russatus</i>	0,013	2 (1)	0,90	85	0,53
<i>Nectomys squamipes</i>	0,046	7 (3)	3,15	229	2,35
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0,086	18 (8)	8,11	25,4	4,19
<i>Sooretamys angouya</i>	0,013	2 (1)	0,90	116	0,56
Roedores no Sigmodontinos					
<i>Rattus sp.</i>	0,007	1	0,45	167,5	0,31
Cuis (<i>Cavia aperea</i>)	0,046	7	3,15	400	2,87
Coipo (<i>Myocastor coipo</i>)	0,007	1	0,45	1040	0,60
Coendú (<i>Coendou spinosus</i>)	0,013	2	0,90	1200	1,28
Agutí (<i>Dasyprocta azarae</i>)	0,132	20	9,01	3200	16,48
Paca (<i>Cuniculus paca</i>)	0,040	6	2,70	10000	5,17
Orden Didelphiomorpha					
Didelphidae	0,086	13	5,86	1500	8,98
Orden primates					
Mono caí (<i>Sapajus nigritus</i>)	0,007	1	0,45	3000	0,82
Orden Lagomorpha					
Tapetí (<i>Silvilagus brasiliensis</i>)	0,046	7	3,15	780	3,77
Orden Carnívora					
Coatí (<i>Nasua nasua</i>)	0,033	5	2,25	5500	4,29
Orden Cingulata					
Mulita (<i>Dasyopus sp.</i>)	0,007	1	0,45	3300	0,83
Orden Artiodactyla					
Pecarí de collar (<i>Pecari tajacu</i>)	0,007	1	0,45	22000	0,86
Pecarí labiado (<i>Tayassu pecarí</i>)	0,007	1	0,45	30000	0,86
Corzuela enana (<i>Mazama nana</i>)	0,040	6	2,70	15000	5,17
Orden Squamata					
Lagarto overo (<i>Tupinambis merinae</i>)	0,099	15	6,76	1600	10,57
Ofidios	0,192	29	13,06	200	9,35
Anuros	0,013	2	0,90	50	0,49
Aves	0,132	20	9,01	200	6,45

4.3.3 Solapamiento de dieta

Todas las especies o grupos de especies consumidos por el tirica fueron también consumidos por el ocelote (Figura 4.1). La superposición de nicho trófico entre el tirica y el ocelote estimada fue de 0,77. La superposición considerando solo los roedores sigmodontinos fue de 0,97, y el Test de Homogeneidad mostró un consumo similar de estas presas por parte de los dos felinos ($p=0,23$, Figura 4.1).

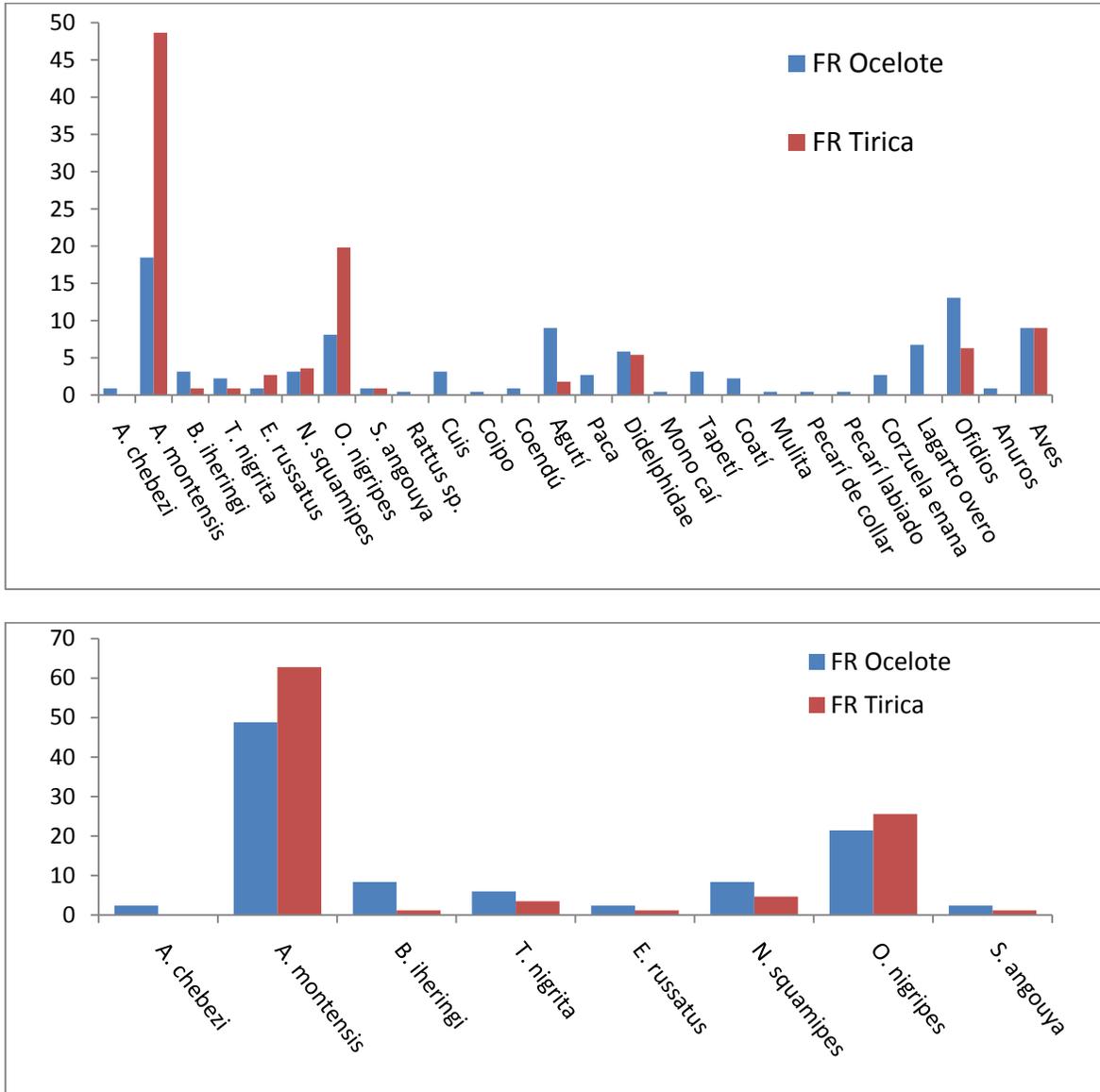


Figura 4. 1. *Arriba*: Frecuencia relativa de las presas consumidas por el tirica (rojo), y por el ocelote (azul). *Abajo*: Frecuencia relativa de los roedores sigmodontinos consumidos por el tirica (rojo), y por el ocelote (azul).

4.4 Discusión

La dieta del tirica estuvo compuesta principalmente por mamíferos, con una frecuencia relativa (FR) del 85%, mientras que para las aves la FR fue del 9%, y para los reptiles la FR fue del 6%, coincidiendo con lo obtenido en otros estudios (Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015). Existen trabajos que obtuvieron frecuencias de mamíferos más bajas a las aquí obtenidas (FR=66%, Wang et al. 2002; FR=48% Rocha-Mendes et al. 2010; FR=52%, Seibert et al. 2015; FR=43%, Kasper et al. 2016). Sin embargo, en la mayoría de los trabajos de dieta publicados para este felino la frecuencia de mamíferos fue siempre mayor que la de aves y reptiles, evidenciando una gran dependencia de este felino por los mamíferos (Facure y Giaretta 1996, Wang et al. 2002, Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Trigo et al. 2013b, Rinaldi et al. 2015, Seibert et al. 2015, Kasper et al. 2016). Además, estos estudios también coinciden en que los reptiles fueron las presas menos frecuentes. La excepción a esto fue encontrada por Olmos (1993) en la Caatinga, Brasil, en donde los tiricas consumieron principalmente lagartos de la familia Teiidae, *Ameiva ameiva*, y de la familia Iguanidae, *Tropidurus hispidus*. El autor sugiere que ese comportamiento poco común se podría deber a la baja abundancia de roedores y la gran disponibilidad de lagartos en la región. En cuanto a las aves, si bien la mayoría de los estudios obtuvieron frecuencias similares a las obtenidas en este trabajo (Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015, Seibert et al. 2015, Kasper et al. 2016), existen sitios en donde 1/3 de la dieta del tirica estuvo compuesta por aves (Wang et al. 2002, Rocha-Mendes et al. 2010). Estos resultados evidencian una gran variabilidad en el consumo de aves y reptiles por parte de este felino pequeño (Wang et al. 2002).

La mayor biomasa consumida por el tirica fue aportada por presas menores a los 100 g, sumando un 64% de la biomasa total. Las presas con peso entre 100 a 1000 g sumaron un 29% y las de más de 1000 g un 7%. A diferencia de esto, otros estudios obtuvieron porcentajes similares para las presas de <100 g y de 100 a 1000g (Trigo et al. 2013b, Rinaldi et al. 2015). Sin embargo, es importante mencionar que los resultados de la biomasa consumida no son del todo comparables entre estos estudios, ya que la estimación fue realizada mediante diferentes métodos (Trigo et al. 2013b, Rinaldi et al.

2015). Con respecto a las presas más grandes, distintos estudios obtienen que el tirica no consume presas mayores a los 1000 g (Silva-Pereira et al. 2011, Trigo et al. 2013b, Rinaldi et al. 2015). En este trabajo se encontraron restos de agutí (3,2 kg) en dos heces, que podrían deberse a individuos juveniles. Sin embargo, Rocha-Mendes et al. (2010) en su trabajo en Brasil encontraron restos de coatí (5,5 kg) y de paca (10 kg) en la dieta del tirica, y sugieren que podrían ser producto de un comportamiento carroñero. No obstante, sin estudios detallados del comportamiento de este felino no es posible diferenciar si los ítems de gran tamaño corresponden a carroña o a individuos juveniles o adultos activamente cazados.

Los roedores sigmodontinos fueron el tipo de presa más importante para el tirica en este estudio, tanto en términos de frecuencia relativa (FR=77%) como de biomasa aportada (66%). Esto coincide con lo observado por la mayoría de los estudios de dieta del tirica (Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Trigo et al. 2013b, Seibert et al. 2015, Kasper et al. 2016). En este trabajo, *Akodon montensis* fue el ítem con mayor FR (49%) y mayor aporte a la biomasa consumida (41%). Algo similar fue observado en otros estudios, aunque con distintas especies del género *Akodon*, y con frecuencias menores (Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Trigo et al. 2013b). Sin embargo, los pequeños didélfidos también han sido reportados como las presas más importantes en la dieta del tirica por otros estudios (Wang et al. 2002, Rinaldi et al. 2015, Seibert et al. 2015).

La amplitud de nicho estimada para el tirica en este estudio (0,24) fue baja comparada con la amplitud estimada por otros autores (Wang et al. 2002, 0,44; Silva-Pereira et al. 2011, 0,59; Rinaldi et al. 2015, 0,51). Esto se debe a que en el presente estudio hubo solo una especie dominante, el *Akodon montensis*, mientras que en los demás estudios las especies dominantes fueron varias (distintas especies de sigmodontinos y didélfidos). Debido a que no realicé muestreos de abundancia de presas en paralelo a la recolección de heces, no es posible saber si el tirica tuvo preferencias sobre *A. montensis* o consumió estos roedores según su disponibilidad. Sin embargo, un estudio de las abundancias de los roedores sigmodontinos y pequeños didélfidos en el

bosque nativo del norte de Misiones (García, datos no publicados), obtuvo abundancias relativas que se correlacionan con las frecuencias relativas de presas consumidas obtenidas por el presente estudio, siendo el *A. montensis* el sigmodontino más abundante del bosque nativo. Por lo tanto, es probable que el tirica este teniendo una respuesta de alimentación oportunista consumiendo en mayor proporción a las presas más abundantes (Wang et al. 2002, Trigo et al. 2013b).

Con respecto a la dieta del ocelote, la mayor frecuencia relativa estuvo dada por los mamíferos, con una FR=73%. Esto coincide con lo obtenido por todos los estudios sobre dieta del ocelote (Emmons 1987, Crawshaw 1995, de Villa Meza et al. 2002, Wang et al. 2002, Moreno et al. 2006, Bianchi y Mendes et al. 2007, Abreu et al. 2008, Martins et al. 2008, Bianchi et al. 2010, Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Bianchi et al. 2014, Gómez-Ortiz et al. 2015), en donde las FRs reportadas varían desde 45% (de Villa-Meza et al. 2002) hasta 94% (Silva-Pereira et al. 2011), pero siempre siendo mayores a las de las aves, y reptiles. En cuanto a los reptiles, en este estudio se obtuvo una FR=20%, similar a la de varios de los estudios mencionados (Emmons 1987, Wang et al. 2002, Moreno et al. 2006, Martins 2008, Bianchi et al. 2014), aunque algunos trabajos obtuvieron frecuencias bajas o nulas (Abreu et al. 2008, Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Gómez-Ortiz et al. 2015). Solo de Villa-Meza et al. (2002) en su estudio en la costa pacífica de México reportan una mayor frecuencia de reptiles (de 0,32), siendo la iguana rayada (*Ctenosaura pectinata*) la presa con mayor frecuencia y mayor biomasa. A pesar de no contar con datos de abundancia, los autores sugieren que este resultado se puede deber a altas abundancias de la iguana en la región. Con respecto a las aves, en este trabajo la FR fue del 6%, siendo similar a la reportada en la mayoría de los estudios (Emmons 1987, Crawshaw 1995, de Villa-Meza et al. 2002, Martins 2008, Silva-Pereira et al. 2011, Bianchi et al. 2014, Gómez-Ortiz et al. 2015). El presente trabajo fue el único que registró presencia de anuros en la dieta del ocelote, aunque con una frecuencia muy baja (menos del 1%).

La mayor biomasa consumida por el ocelote fue aportada por presas mayores a 1000 g, con un 56% de la biomasa total. Las presas de 100 a 1000g sumaron un 26% y las

presas menores a los 100g un 18%. Este mayor consumo de presas grandes coincide con lo observado por algunos estudios (Moreno et al. 2006, Abreu et al. 2008). Sin embargo, otros obtuvieron que la mayor biomasa para el ocelote está dada por presas menores a 1000g (Crawshaw 1995, Martins et al. 2008) o incluso menores a los 100 g (de Villa-Meza et al. 2002). Al igual que con el tirica, estos trabajos no son totalmente comparables entre ellos ni con el presente estudio, ya la estimación de biomasa fue realizada con métodos distintos del aquí utilizado, como el modelo lineal de Ackerman desarrollado para el puma (Moreno et al. 2006), un ajuste del mismo diseñado para el lince americano (*Lynx rufus*, de Villa-Meza et al. 2002, Martins et al. 2008), o sin ningún factor de corrección (Crawshaw 1995, Abreu et al. 2008). Moreno et al. (2006) en su estudio en Panamá sugieren que el mayor consumo de presas de más de 1 kg por parte del ocelote se debe a la ausencia de jaguar en esa región, y a que, debido a esa ausencia, los pumas predan principalmente sobre presas grandes (de más de 10 kg). Sin embargo, en el área de estudio de mi trabajo hay presencia de jaguares y de pumas, y para este último felino tanto el coatí como el agutí son presas importantes en dieta (Paviolo 2010). Por lo tanto, en Misiones la dieta del ocelote no parece estar regulada por la presión competitiva de los felinos más grandes.

Tanto en términos de biomasa consumida como de frecuencia relativa, el agutí (biomasa=16%, FR=9%), *Akodon montensis* (biomasa=10%, FR=18%) y el lagarto overo (biomasa=11%, FR=7%), fueron las especies más importantes en la dieta del ocelote, seguidas por los ofidios (biomasa=9%, FR=13%) y los didélfidos (biomasa=9%, FR=6%). El *Oligoryzomys nigripes* también fue una especie relativamente frecuente (FR=8%), pero el aporte a la biomasa consumida fue bajo (4%). En los trabajos publicados existe gran variabilidad sobre las presas más frecuentes del ocelote. Algunos autores obtienen como especies más importantes a los roedores pequeños, como las especies de *Akodon* sp. en Brasil (Wang et al. 2002, Silva-Pereira et al. 2011), o las de *Liomys* sp. en México (de Villa-Meza et al. 2002, Gómez-Ortiz et al. 2015). Otros estudios obtienen como presa importante la paca (Bianchi et al. 2010), armadillos *Dasypus* sp. (Crawshaw 1995, Bianchi et al. 2010), monos carayá (*Alouatta guariba*, Bianchi y Mendes et al. 2007, Abreu et al. 2008, Bianchi et al. 2010), o al agutí (Crawshaw 1995, Moreno et al. 2006). La mayoría de

los autores sugieren que el ocelote preda sobre las presas más abundantes (de Villa-Meza et al. 2002, Wang et al. 2002, Martins et al. 2008, Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Bianchi et al. 2014). A pesar de que en este estudio no contamos con un muestreo de abundancia de presas, existen distintos monitoreos de diversidad de mamíferos realizados por investigadores de mi grupo de trabajo en las mismas áreas de recolección de las heces. En un estudio de diversidad de pequeños roedores y marsupiales en el norte de Misiones se encontró que *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes* son los micromamíferos más abundantes en el bosque nativo (G. V. García, datos no publicados). Además, el agutí y la comadreja de orejas negras fueron las especies más frecuentemente registradas en áreas de bosque continuo por muestreos realizados con cámaras trampa en el norte de Misiones (Paviolo 2009, M. E. Iezzi datos no publicados). Por lo tanto, estos datos apoyan la idea de que el ocelote posee un comportamiento de alimentación oportunista, consumiendo las presas que están más disponibles.

El ocelote también incluyó en su dieta mamíferos con un mayor tamaño corporal que él, como la corzuela enana (15 kg), el pecarí de collar (22 kg) y el pecarí labiado (30 kg). El consumo de cérvidos por parte del ocelote ha sido ampliamente registrado en estudios en Brasil y en México (Crawshaw 1995, de Villa Meza et al. 2002, Abreu et al. 2008, Bianchi et al. 2010), y el consumo de pecaríes, aunque en menor medida, también ha sido registrado en Panamá y Brasil (Moreno et al. 2006, Bianchi et al. 2010). Estos registros son notorios ya que contradicen lo publicado por Carbone et al. (1999), quienes estiman que los carnívoros con un peso menor a 21,5 kg generalmente atacarían y consumirían presas con un peso menor al 45% de su propio peso. Si bien estas presas consumidas podrían pertenecer a individuos juveniles, el comportamiento de carroñeo en ocelotes ha sido reportado por Crawshaw (1995), mediante una observación directa en el Parque Nacional do Iguaçu en Brasil, y en Misiones, mediante el monitoreo con cámaras trampa de tres tapires predados por jaguares (A. Paviolo, datos no publicados, Figura Apéndice 4.2). Sin embargo, la relativamente alta frecuencia de *Mazama nana* en la dieta, con 6 registros independientes, sugieren que los mismos representan eventos de depredación y no de carroñeo.

La amplitud estimada para el nicho trófico del ocelote fue de 0,41. Las estimaciones de amplitud de nicho del ocelote publicadas por otros estudios son muy diversas, abarcando desde una amplitud de 0,14 (Bianchi et al. 2014), hasta una amplitud de 0,84 (Martins et al. 2008). Estos últimos autores sugieren que la gran amplitud de nicho trófico del ocelote se debe a la alta diversidad de presas presentes en la región. Sin embargo, gran parte de la variación entre los distintos estudios se debe a la capacidad para identificar especies. Por ejemplo, en este estudio, además de los roedores sigmodontinos tuve dificultad para identificar a las aves y los ofidios y por ello el número de especies (o ítems) identificados fue mucho menor del máximo posible. Sin importar el valor de amplitud de nicho obtenido, los distintos estudios sugieren que el ocelote posee un comportamiento oportunista, predando sobre las especies más abundantes del lugar (Martins et al. 2008, Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011, Bianchi et al. 2014). Por lo tanto, el valor de la amplitud de nicho podría ser un indicador de la disponibilidad de presas o de la habilidad de los investigadores para identificar las distintas especies, más que del comportamiento selectivo del ocelote.

Al comparar la dieta de ambos felinos en estudio, se observó que el ocelote tuvo mayor amplitud de nicho trófico que el tirica. Esto se debe a que el tirica se alimentó casi exclusivamente de roedores sigmodontinos, mientras que el ocelote se alimentó tanto de sigmodontinos, como de presas más grandes (agutíes y reptiles principalmente). Esta diferencia en la amplitud de nicho coincide con lo obtenido por otros estudios en distintos sectores del Bosque Atlántico de Brasil (Wang et al. 2002, Rocha-Mendes et al. 2010). Debido al menor tamaño corporal del tirica, el rango de posibles presas para el tirica es más acotado que para el ocelote, ya que para el tirica cazar presas de tamaño intermedio, probablemente le implique un mayor riesgo que para el ocelote (Silva-Pereira et al. 2011). El mayor aporte a la biomasa consumida por el tirica fue dado por presas menores a los 100 g, mientras que el mayor aporte a la biomasa consumida por el ocelote fue dado por presas de más de 1000 g. Esta relación positiva entre el peso medio de las presas y del predador coincide con lo sugerido por la teoría de la estructura de la comunidad de carnívoros, la cual establece que la coexistencia entre dos predadores es el resultado de la

diferencia en el tamaño de estos, lo que conlleva a una diferencia en el tamaño medio de las presas que consumen (Rosenzweig 1966).

A pesar de las diferencias encontradas en la dieta de ambos felinos, el solapamiento de nicho fue alto (0,77), coincidiendo con lo obtenido por los otros trabajos que estudiaron el solapamiento trófico entre estas especies (Wang et al. 2002, Rocha-Mendes et al. 2010, Silva-Pereira et al. 2011). Este resultado se debe a que la mayoría de las presas del tirica fueron también presas del ocelote. Sin embargo, no todas las presas del ocelote fueron presas del tirica, por lo que el solapamiento es asimétrico. El mayor solapamiento obtenido en el análisis de nicho restringido a las principales presas pequeñas del tirica (0,97), y el hecho de que consuman esas presas en similares cantidades, sugiere que el tirica estaría pudiendo sufrir una importante presión de competencia por explotación por parte del ocelote. Además, debido a que el tirica posee un tamaño corporal cuatro veces menor al del ocelote, esta competencia por el alimento puede aumentar el riesgo de muerte del tirica por parte del ocelote (muerte intragremio, (Palomares y Caro 1999, Donadio y Burskirk 2006, Oliveira y Pereira 2013).

A pesar de no contar con datos sobre la dieta del margay y del yaguarundí en este estudio, los resultados obtenidos en otros sitios de estudio son similares entre sí, y muestran que las presas más frecuentes de estos felinos son mamíferos con pesos menores a los 100 g: roedores sigmodontinos, (principalmente de la tribu Akodontini), y pequeños didélfidos (Bianchi et al. 2011, Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015). Sin embargo, la presencia de presas mayores a los 100 g, incluso a los 1000 g, es más frecuente en la dieta de estos dos felinos que en la dieta del tirica (Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015). Los estudios que estiman índices de amplitud de nicho para estos felinos obtienen valores similares tanto para estos dos felinos como para el tirica y el ocelote, con valores que van desde 0,4 a 0,6 (Wang et al. 2002, Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015). Los índices de solapamiento de nicho en todos los estudios son índices altos, entre 0,70 y 0,95 (Wang et al. 2002, Silva-Pereira et al. 2011, Rinaldi et al. 2015). Por lo tanto, probablemente el margay y el yaguarundí en Misiones sufran una presión competitiva (por explotación y muerte intragremio) por parte del ocelote similar a la que

sufre el tirica. Además, probablemente el margay, el yaguarundí y el tirica en Misiones presenten altos niveles de competencia por explotación de los mismos recursos alimenticios.

CAPÍTULO V. PATRONES DE ACTIVIDAD DIARIOS DE LOS FELINOS MEDIANOS Y PEQUEÑOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO DE MISIONES

5.1 Introducción

En un ensamble de especies una de las formas de evitar la competencia puede ser mediante la segregación de los horarios de actividad. Esta diferenciación en el uso del tiempo ha sido descrita como una respuesta a la competencia por interferencia (Carothers y Jaksic 1984). Históricamente la segregación temporal no era considerada como un mecanismo de coexistencia importante, y los estudios se enfocaban en la segregación del espacio o de la dieta (Schoener 1974, Kronfeld-Schor y Dayan 2003). En la actualidad, distintos estudios han encontrado evidencias de desplazamiento de nicho en la escala temporal en especies simpátricas, en donde la especie menos competitiva o subordinada permanece activa en horarios subóptimos, de manera de reducir la competencia con la especie dominante (Gutman y Dayan 2005, Valeix et al. 2007, Di Bitetti et al. 2009, Paviolo 2010, Gerber et al. 2012). Sin embargo, especies emparentadas pueden verse limitadas en su capacidad de segregar el eje del nicho temporal debido a restricciones filogenéticas en los patrones de actividad (Roll et al. 2006, Agostini et al. 2012).

Los felinos (familia Felidae) muestran gran variación en sus patrones de actividad diario. La mayoría de las especies tienden a ser nocturnas (ej. el leopardo, *Panthera pardus*), aunque hay varias especies que son crepusculares o catemerales (ej. el lince euroasiático, *Lynx Lynx*; la pantera nublada *Neofelis nebulosa*) es decir, que pueden tener actividad tanto de día como de noche y unas pocas que son mayormente o estrictamente diurnas (ej. el guepardo, *Acinonyx jubatus*, Sunquist y Sunquist 2002). Las especies crepusculares o catemerales tiene la ventaja de que pueden acomodar sus patrones de actividad a las condiciones locales (ej. presencia de competidores). Los trabajos publicados sobre los patrones de actividad de los felinos neotropicales medianos y pequeños por lo general coinciden en que el yaguarundí es una especie estrictamente diurna (Oliveira

1998a, Kasper et al. 2007, Maffei et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010, Briones-Salas et al. 2016), el margay es una especie estrictamente nocturna (Oliveira 1998b, Vanderhoff et al. 2011, Di Bitetti et al. 2010, Briones-Salas et al. 2016, Perez-Irineo y Santos-Moreno 2016), y el ocelote es principalmente nocturno pero con cierta actividad diurna (Emmons 1988, Maffei et al. 2005, Di Bitetti et al. 2006, Dillon y Kelly 2007, Kasper et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010, Kolowski y Alonso 2010, Oliveira et al. 2010, Blake et al. 2015, Salvador y Espinosa 2015, Porfirio et al. 2016, Pratas-Santiago et al. 2016). Sin embargo, en México Briones-Salas et al. (2016) y Perez-Irineo y Santos-Moreno (2016), y en Brasil Crawshaw (1995), reportan que el ocelote muestra un patrón de actividad catemeral (con actividad durante el día y la noche).

Para el tirica existen pocos estudios de patrones de actividad y con resultados diferentes. En Misiones, el tirica presenta un patrón de actividad catemeral (Di Bitetti et al. 2010). En el estado de Santa Catarina, Brasil, el tirica presenta una actividad catemeral en sitios donde están presentes otros felinos como el ocelote, el margay y el puma, pero presenta una actividad mayormente nocturna en sitios donde no hay registros de presencia de los demás felinos (Oliveira-Santos et al. 2012). Por otro lado, en el Bosque Atlántico en el estado de Minas Gerais, Brasil, el tirica presenta una actividad mayormente diurna, lo que podría deberse a que estaría evitando temporalmente al ocelote (Massara et al. 2016).

Las actividades humanas podrían afectar los patrones de actividad de una especie. Sin embargo, en el Amazonas peruano el ocelote no modificó sus patrones de actividad antes y durante actividades exploratorias de presencia de petróleo y gas mediante tecnología de reflexión sísmica, que consiste en hacer detonar explosivos (Kolowski y Alonso 2010). Tampoco lo hizo en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador, al comparar un sitio con plataformas de extracción de petróleo y otro sin impacto antrópico (Salvador y Espinosa 2015).

Considerando que estos felinos poseen una gran similitud morfológica y una dieta similar, una de las posibles maneras de evitar la competencia es la segregación de sus patrones de actividad. Debido a que el ocelote posee un peso corporal entre dos a cuatro

veces mayor que el de los felinos pequeños, es esperable que estos felinos pequeños acomoden sus patrones de actividad para disminuir el solapamiento con el ocelote, y evitar así la probabilidad de muerte intragemio. El objetivo de este capítulo fue describir los patrones de actividad diaria de los cuatro felinos en Misiones, y estimar el solapamiento de su actividad. Por otro lado, analizar si los felinos pequeños modifican su actividad en función de la presencia del ocelote, y si alguno de los cuatro felinos modifica su patrón de actividad de acuerdo al impacto antrópico en el paisaje. Debido a que las actividades humanas se desarrollan principalmente durante el día, es de esperar que en sitios con mayor impacto antrópico los felinos presenten una mayor actividad nocturna que en los sitios con menor impacto.

5.2 Metodología

Para estudiar los horarios de actividad de los felinos utilicé la información de la hora impresa en las fotografías obtenidas por cámaras trampa de los muestreos propios y de mi equipo de trabajo realizados en la provincia de Misiones. Los datos provienen de muestreos sistemáticos y no sistemáticos desarrollados entre el 2003 y el 2015 (Di Bitetti et 2010, Paviolo 2010 y A. Paviolo et al. datos no publicados). En total obtuve 2221 registros independientes: 1784 registros de ocelote, 155 de yaguarundí, 69 de margay y 213 de tirica. Para independizar los datos, para cada estación de muestreo seleccioné solamente un registro por hora por especie (Di Bitetti et al. 2006).

Para analizar los patrones de actividad de estos felinos usé un modelo circular no paramétrico que utiliza funciones de densidad de kernel para estimar el rango horario de cada felino y el solapamiento de actividad entre estas especies (Oliveira-Santos et al. 2013). Este método estima la densidad de un set de datos temporales y provee una medida continua de la densidad de esos datos en una escala temporal. La base matemática que utiliza este método es la misma que utilizan los métodos de análisis espaciales para estimar las áreas de acción (Worton 1989). Además, posee las mismas características de “suavizado” (k) y la “isopleta de densidad condicional”. El suavizado

define cuán marcados serán los picos y valles de una función de actividad alrededor de una escala temporal. La isopleta de densidad condicional es el umbral de probabilidad que especifica la sección de la función que contiene una proporción dada de la función de probabilidad completa. Por ejemplo, una isopleta del 95% es el menor intervalo de tiempo del día en el cual ocurre el 95% de la actividad de una especie. La isopleta permite estimar el rango de horas de mayor actividad diaria de una especie (Oliveira-Santos et al. 2013). En este estudio utilicé la isopleta del 50% para estimar el rango horario que coincide con el mayor pico de actividad horaria o “núcleo de actividad” y la isopleta del 95% para estimar el rango de mayor probabilidad de actividad o “rango horario de actividad”; el 5% restante indica el rango horario en que la especie está normalmente inactiva y donde es muy improbable obtener registros de la misma (Oliveira-Santos et al. 2013).

Para desarrollar las funciones de densidad de kernel utilicé el paquete “circular” y la función “modal.region.circular” (Agostinelli y Lund 2013) mediante el software libre R 3.1.2 (R Core Team 2014) utilizando un factor de suavizado $k=5$, y las isopletas del 95 y el 50. Para estos valores estimé los intervalos de confianza (ICs) del 95% como intervalos percentiles basados en 1.000 muestras utilizando el método de “bootstrapign” (Ridout y Linkie 2009).

Debido a la variación del fotoperíodo según la estación del año, estimé el porcentaje de registros diurnos y nocturnos para cada especie, clasificando cada registro como “diurno” o “nocturno” según el horario en que amaneció o atardeció el día en que fue efectuado el registro. Para esto utilicé el paquete “twilight” mediante R 3.1.2.

Para comparar los horarios de actividad de los felinos en estudio y cuantificar su similitud, realicé un análisis de solapamiento utilizando el paquete overlap (Meredith y Ridout 2013). Al igual que para la estimación del rango de actividad, aquí también se utiliza la hora del día como una variable circular aleatoria en estimaciones de densidad de kernel (Ridout y Linkie 2009). Este análisis estima un coeficiente de solapamiento (Δ), que varía desde 0 (sin solapamiento) hasta 1 (solapamiento total). Para evaluar estadísticamente si los patrones de cada felino fueron diferentes entre sí (para asignarle

un valor de probabilidad a una inferencia estadística) utilicé el test de Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet 1981).

Para evaluar si cada uno de los felinos pequeños modifica su patrón de actividad en función de la presencia del ocelote, estimé por un lado, el solapamiento entre el patrón de actividad cada uno de los felinos pequeños en sitios con presencia de ocelotes y el patrón de actividad del ocelote, y por otro lado el solapamiento entre el patrón de actividad de cada uno de los felinos pequeños en sitios con ausencia de ocelotes y el patrón de actividad del ocelote. Luego comparé esos valores de solapamiento y sus respectivos intervalos de confianza para analizar si existieron diferencias estadísticamente significativas en la actividad de cada felino en sitios con presencia y ausencia de ocelotes.

Por último, evalué si los felinos medianos y pequeños modifican sus patrones de actividad según el impacto antrópico en el paisaje. Para esto, georreferencé todos los registros de los felinos mediante el ArcGis 10.1. Utilicé la variable “costo de acceso humano”, diseñada por De Angelo et al. (2011a), y modificada por M. E. Iezzi (datos no publicados) para caracterizar cada registro según perteneció a un sitio con bajo costo de acceso humano (entre 0 a 1,5) o a un sitio con alto costo de acceso humano (2,5 a 6). Esta categorización se realizó según criterio experto. Los registros que estuvieron ubicados a sitios con valores intermedios de costo de acceso fueron eliminados del análisis. Con estos datos, realicé un test de Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet 1981), para evaluar estadísticamente si los patrones de cada felino fueron diferentes entre sitios con alto costo de acceso humano y sitios con bajo costo de acceso humano.

5.3 Resultados

5.3.1. Patrones de actividad

Ocelote

La actividad del ocelote fue principalmente nocturna, presentando un rango horario de actividad (isopleta del 95%) de 19 horas (IC del 95% =18,30-19,53), estando

muy reducida la actividad entre las 11:00 hs y las 16:00 hs, y un núcleo de actividad (isopleta del 50%) con una duración de siete horas (IC del 95% =6,52-6,98) y ubicado entre las 21:00 hs y las 04:00 hs (Figura 5.1). El porcentaje de actividad diurna fue del 13%.

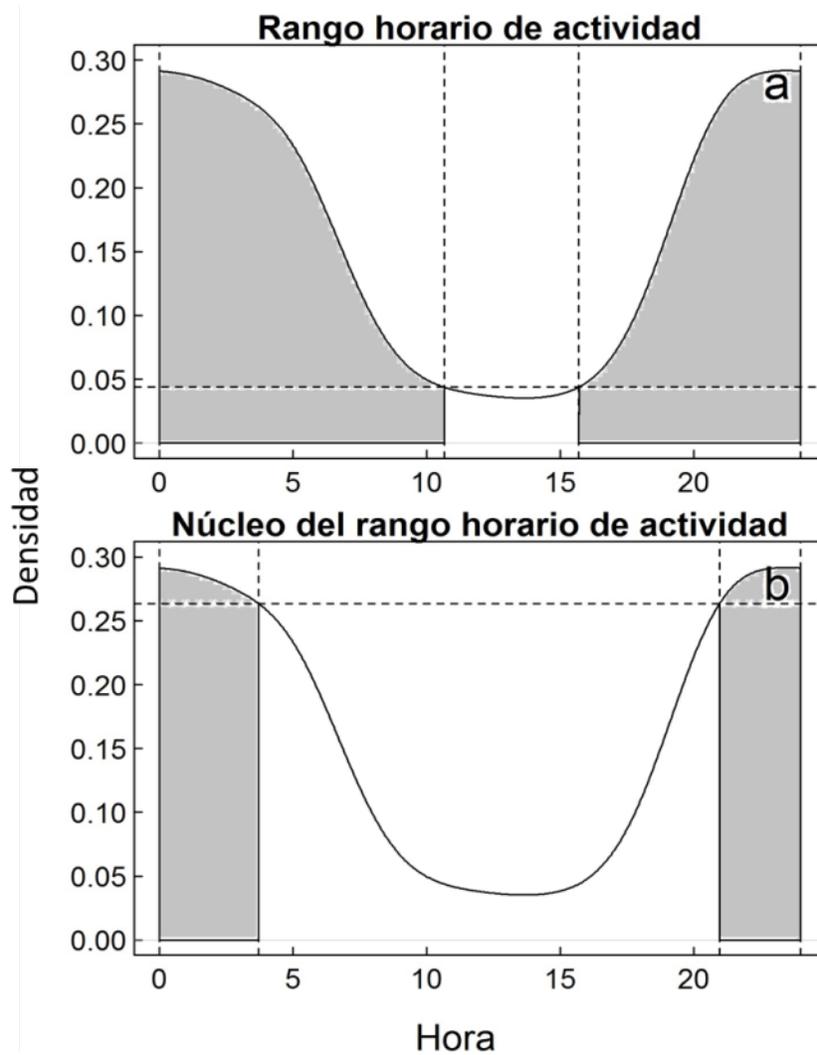


Figura 5. 1. Patrón de actividad del ocelote (N=1784). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).

Yaguarundí

La actividad del yaguarundí fue principalmente diurna, presentando un rango horario de actividad (isopleta del 95%) con una duración de 15 horas (IC del 95% =14,26-16,32), que se extiende entre las 5:00 hs y las 20:00 hs, y un núcleo de actividad (isopleta

del 50%) de seis horas (IC del 95% =5,23-6,65) que ocurre entre las 07:00 hs y las 13:00 hs. El rango de actividad tiende a ser bimodal y el núcleo de actividad está concentrado en la mañana (Figura 5.2). El porcentaje de actividad nocturna fue del 5%.

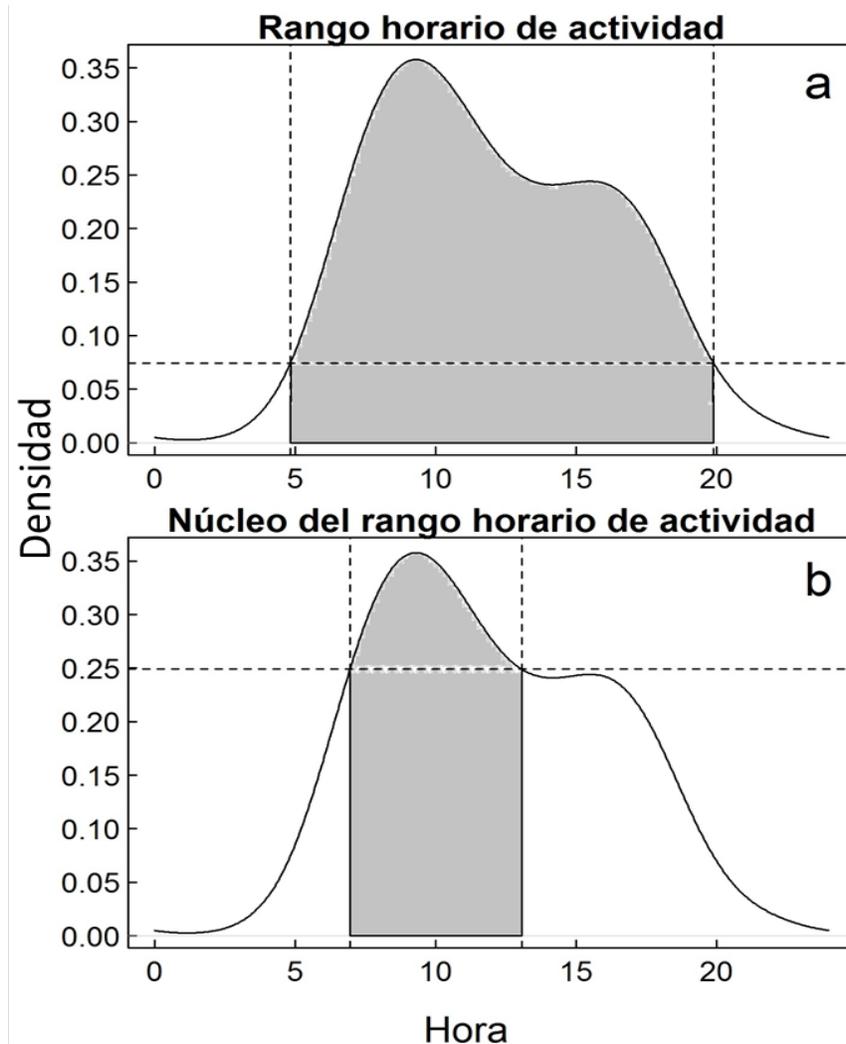


Figura 5. 2. Patrón de actividad del yaguarundí (N=155). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).

Margay

La actividad del margay fue exclusivamente nocturna, presentando un rango horario de actividad (isopleta del 95%) con una duración de 15 horas (IC del 95% =13,81-15,97), que se extiende en forma unimodal entre las 17:00 hs y las 8:00 hs

aproximadamente, y que tiene su núcleo de actividad (isopleta del 50%) de seis horas (IC del 95% =4,87-6,34), que ocurre entre las 21:00 hs y las 03:00 hs (Figura 5.3). El porcentaje de actividad diurna fue del 6%.

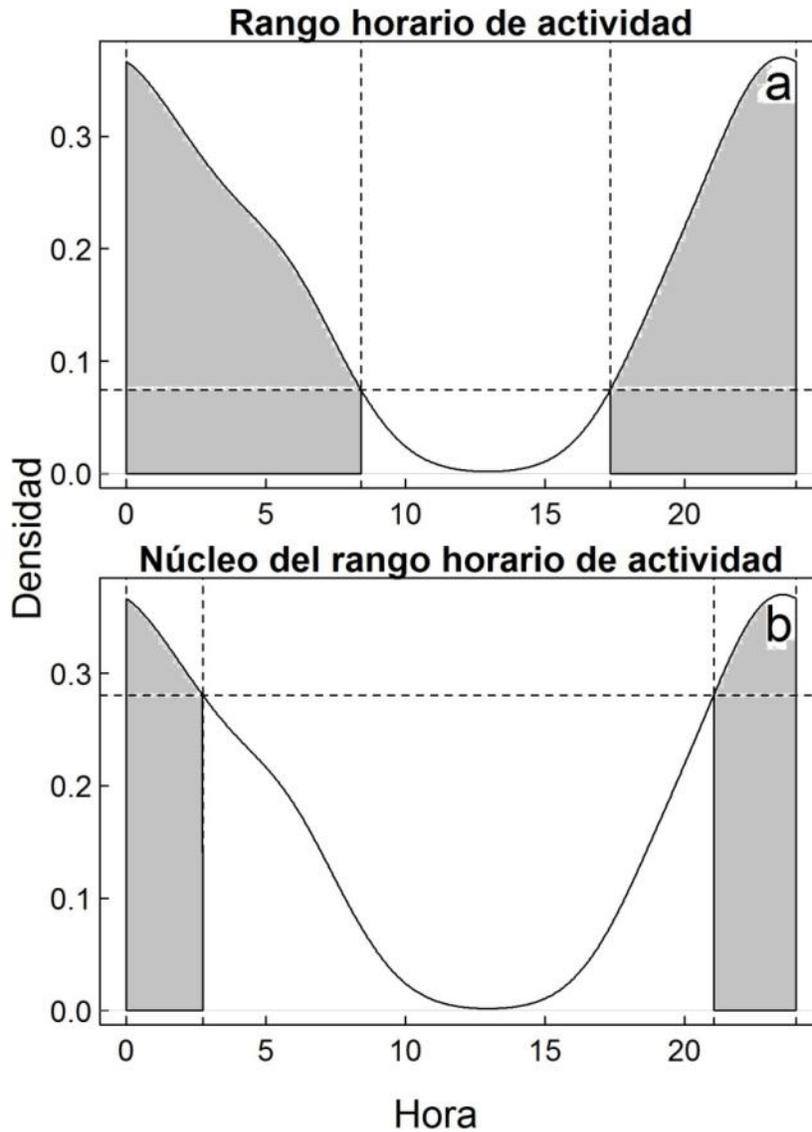


Figura 5. 3. Patrón de actividad del margay (N=69). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).

Tirica

El tirica fue catemeral, presentando un rango horario de actividad (isopleta del 95%) con una duración de 22 horas (IC del 95% =21,74-22,50), que muestra un patrón

bimodal que sugiere mayor actividad crepuscular y con menor actividad (aunque muy lejos de ser nula) entre las 00:00 hs y las 02:00 hs. El núcleo de actividad (isopleta del 50%) es muy amplio (de diez horas, IC del 95% =8,89-10,79). Este núcleo estuvo dividido en dos segmentos, uno de ocho horas, entre las 04:00 hs y las 12:00 hs, que contiene el pico de actividad del amanecer y otro núcleo de dos horas entre las 18:00 hs y 19:00 hs que contiene el segundo pico de actividad del atardecer (Figura 5.4). El porcentaje de actividad diurna fue del 54%.

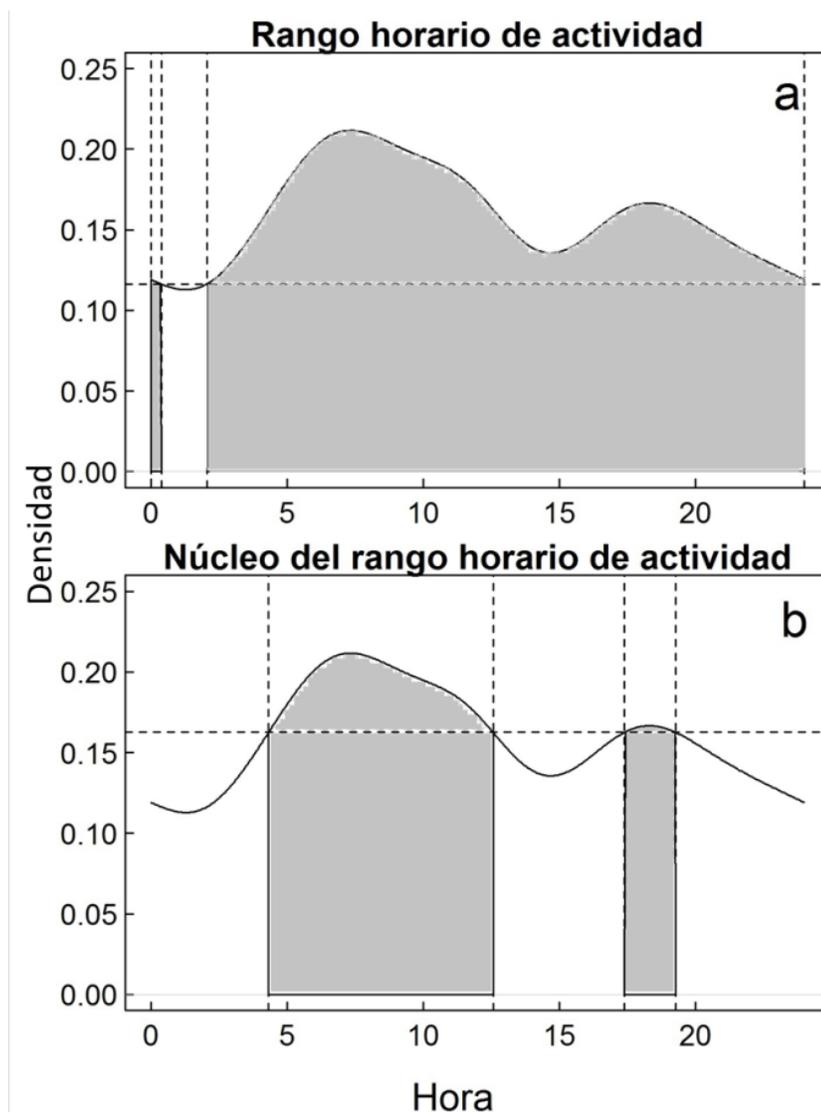


Figura 5. 4. Patrón de actividad del tirica (N=213). El área gris y las líneas verticales representan en: a) el rango horario de actividad (isopleta del 95%), y en b) el núcleo del rango de actividad (isopleta del 50%).

5.3.2 Solapamiento de horarios de actividad

El mayor solapamiento de horarios de actividad se dio entre el ocelote y el margay (Figura 5.5), con un coeficiente de solapamiento (Δ) de 0,89 (0,82-0,95). Sus patrones no fueron estadísticamente diferentes según el test de Mardia-Watson-Wheeler ($\chi^2=0,13$ gl=2, p=0,94). Los solapamientos más bajos se dieron entre el yaguarundí y el margay, con un $\Delta=0,17$ (0,09-0,25), y entre el yaguarundí y el ocelote con un $\Delta=0,21$ (0,17-0,25; Figura 5.5). En ambos casos los patrones de actividad fueron estadísticamente diferentes (margay-yaguarundí: $\chi^2=40,81$ gl=2, p<0,00001; yaguarundí-ocelote: $\chi^2=22,21$ gl=2, p=0,000015). El tirica mantuvo un solapamiento similar con los tres felinos más grandes, siendo de 0,60 (0,53-0,66) con el ocelote, 0,63 (0,56-0,69) con el yaguarundí y 0,57 (0,47-0,66) con el margay (Figura 5.5). Los patrones fueron estadísticamente diferentes en las tres comparaciones (tirica-margay: $\chi^2=43,77$ gl=2, p<0,00001; tirica-yaguarundí: $\chi^2=27,76$ gl=2, p<0,00001; tirica-ocelote: $\chi^2=13,43$ gl=2, p=0,001).

Tabla 5. 1. Coeficientes de solapamiento (Δ) de horarios de actividad entre los cuatro felinos.

	Ocelote	Yaguarundí	Margay
Yaguarundí	0,21 (0,17-0,25)	-	-
Margay	0,89 (0,82-0,95)	0,17 (0,09-0,25)	-
Tirica	0,60 (0,53-0,66)	0,63 (0,56-0,69)	0,57 (0,47-0,66)

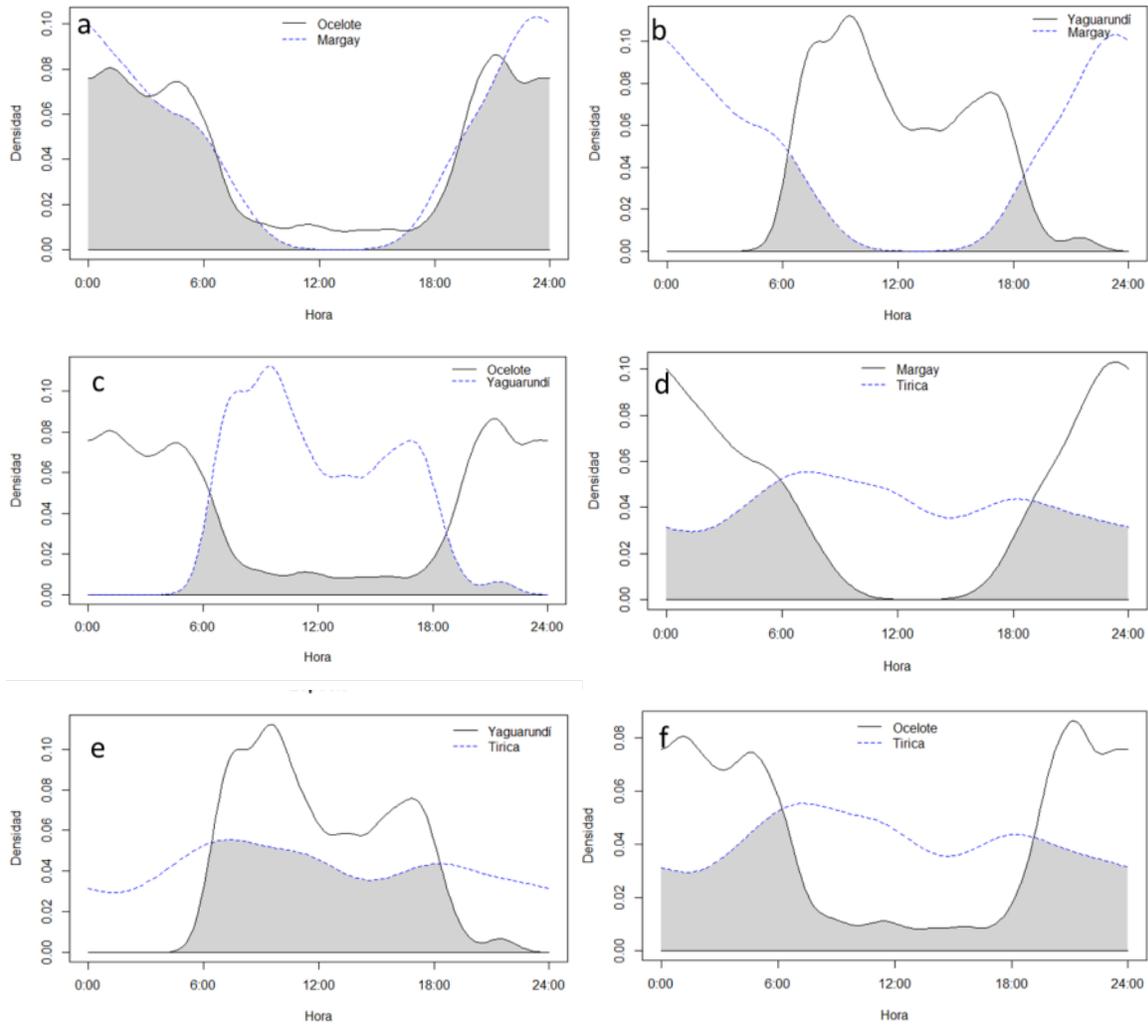


Figura 5. 5. Patrones de actividad diario y solapamiento de los mismos entre: a) ocelote y margay, b) yaguarundi y margay, c) ocelote y yaguarundi, d) margay y tirica, e) yaguarundi y tirica, f) ocelote y tirica. La porción gris representa el área de solapamiento de los patrones de actividad.

Los felinos pequeños no modificaron sus horarios de actividad en función de la presencia o ausencia del ocelote (Tabla 5.2). Ninguno de los cuatro felinos modificó su actividad diaria en función del costo de acceso humano (Test de Mardia-Watson-Wheeler; ocelote: $\chi^2=0,32$ gl=2, $p=0,85$; yaguarundi: $\chi^2=4,75$ gl=2, $p=0,09$; margay: $\chi^2=0,55$ gl=2, $p=0,76$; tirica: $\chi^2=4,97$ gl=2, $p=0,08$).

Tabla 5. 2. Valores de solapamiento (y sus intervalos de confianza) entre los patrones de actividad de cada felino pequeño en sitios con presencia o ausencia del ocelote, y la actividad del ocelote.

Solapamientos de actividad	Ocelote
Tirica en sitios con ocelote	0,59 (0,51-0,66)
Tirica en sitios sin ocelote	0,61 (0,52-0,71)
Margay en sitios con ocelote	0,90 (0,81-0,97)
Margay en sitios sin ocelote	0,85 (0,72-0,95)
Yaguarundí en sitios con ocelote	0,23 (0,18-0,27)
Yaguarundí en sitios sin ocelote	0,19 (0,12-0,26)

5.4 Discusión

Los felinos medianos y pequeños de Misiones presentaron patrones de actividad contrastantes entre sí, a excepción del par ocelote-margay, que posee el solapamiento más alto de entre todos los pares comparados y que son las especies con la mayor actividad nocturna. Sin embargo, el margay presentó un menor rango horario de actividad que el ocelote y fue el felino con menor actividad diurna (6%). Los hábitos estrictamente nocturnos de este pequeño felino fueron destacados anteriormente (Oliveira 1998b, Di Bitetti et al. 2010, Vanderhoff et al. 2011, Briones-Salas et al. 2016, Perez-Irineo y Santos-Moreno 2016). A diferencia del margay, el ocelote extendió su actividad durante las horas de la mañana, y presentó un 13% de actividad diurna, coincidiendo con los resultados de la mayoría de los estudios realizados en distintas regiones de Sudamérica (Emmons 1988, Maffei et al. 2005, Di Bitetti et al. 2006, Dillon y Kelly 2007, Kasper et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010, Kolowski y Alonso 2010, Oliveira et al. 2010, Blake et al. 2015, Salvador y Espinosa 2015, Porfirio et al. 2016, Pratas-Santiago et al. 2016). Sin embargo, Crawshaw (1995), Briones-Salas et al. (2016) y Perez-Irineo y Santos-Moreno (2016), describen un patrón de actividad catemeral para el ocelote, donde la probabilidad de registros diurnos es similar a la de registros nocturnos. El trabajo de Crawshaw (1995) fue realizado en el Parque Nacional do Iguazu, Brasil, el cual limita con el área de estudio del presente

trabajo, formando un gran bloque de Bosque Atlántico continuo, por lo que corresponde a la misma población. La diferencia entre estos resultados puede deberse a que Crawshaw estudio la actividad de los ocelotes mediante radio-collares de VHF. Con esta metodología se considera al animal activo cuando aumenta la frecuencia de pulsos que produce el collar. Sin embargo, mediante la frecuencia de pulsos no es posible diferenciar si el animal se encuentra desplazándose (que es la actividad que registran las cámaras trampa) o se encuentra estacionario pero moviendo la cabeza, como por ejemplo, para acicalarse (Schaller y Crawshaw 1980). Por otro lado, el gran porcentaje de actividad diurna obtenido por Briones-Salas et al. (2016) y Perez-Irineo y Santos-Moreno (2016) en sus estudios con cámaras trampa del ocelote en el bosque tropical de México, podría deberse a los hábitos alimenticios de este felino en la región. Villa-Meza et al. (2002), observaron un gran porcentaje de consumo de reptiles para esa región, siendo el mayor porcentaje reportado de entre todos los estudios publicados sobre la dieta del ocelote. En ese sitio el ocelote tuvo un alto consumo de la iguana rayada (*Ctenosaura pectinata*), especie de hábitos diurnos y terrestres (ver Capítulo IV). De igual manera, algunos autores que obtuvieron porcentajes de actividad diurna para el ocelote similares a los obtenidos en el presente estudio sugieren que la actividad crepuscular y diurna de este felino también estaría destinada a la predación de especies diurnas como los agutíes (Porfirio et al. 2016), o aves (Pratas-Santiago et al. 2016). En Misiones, los agutíes fueron presas importantes para los ocelotes (ver Capítulo IV). Un monitoreo sobre el comportamiento de predación de los ocelotes sobre los agutíes (*Dasyprocta punctata*) en la Isla Barro Colorado reveló que los ataques de este felino ocurren durante el crepúsculo y cerca de las madrigueras donde duermen los agutíes (Alliaga-Rossel et al. 2006).

El yaguarundí presentó una actividad estrictamente diurna, coincidiendo con lo reportado previamente (Oliveira 1998a, Kasper et al. 2007, Maffei et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010, Briones-Salas et al. 2016). Además, presentó un coeficiente de solapamiento bajo con respecto a la actividad del ocelote y del margay, y un patrón completamente opuesto al del margay. Debido a que el yaguarundí y el margay poseen la mayor similitud morfológica de entre todos los felinos neotropicales (Kiltie 1984), esta diferencia en los

patrones de actividad probablemente sea el resultado de adaptaciones para reducir la competencia interespecífica (Di Bitetti et al. 2010). Por otro lado, estos dos felinos no modificaron sus patrones de actividad en función de la presencia del ocelote, ni en función del impacto antrópico. Estos resultados, y la similitud de sus patrones de actividad a lo largo de todo el rango de distribución sugieren una falta de flexibilidad y restricciones filogenéticas para modificar sus patrones de actividad.

El tirica fue el felino con el mayor rango horario de actividad, estando activo tanto de día como de noche, y presentando un coeficiente de solapamiento similar con los otros tres felinos, de alrededor de 0,60. Existen poco trabajos que estudien los patrones de actividad del tirica, y los resultados publicados no muestran un consenso sobre el patrón de actividad de esta especie. Por un lado, un estudio realizado en el Bosque Atlántico, en el estado de Minas Gerais, Brasil, muestra un patrón de actividad diurno y un solapamiento de 0,44 con el ocelote (Massara et al. 2016). Otro estudio realizado en el Bosque Atlántico, pero en el estado de Santa Catarina, Brasil, muestra una actividad catemeral en sitios donde están presentes el ocelote, el margay y el puma, y un patrón mayormente nocturno en sitios donde no están presentes los demás felinos (Oliveira-Santos et al. 2012). A pesar de estas diferencias, en ambos casos los autores sugieren que el tirica puede modificar sus hábitos, evitando estar activo en las horas de mayor actividad del ocelote. Sin embargo, en el presente estudio no hubo diferencias en el patrón de actividad de este pequeño felino, por lo que en Misiones el tirica no estaría evitando estar activo en las horas de mayor actividad del ocelote.

Además, ninguno de los felinos modificó sus patrones de actividad en función del costo de acceso humano, coincidiendo con lo observado previamente para el ocelote en sitios con distinto nivel de impacto antrópico (Kolowski y Alonso 2010, Salvador y Espinosa 2015). Los resultados obtenidos en el presente estudio estarían indicando que los felinos medianos y pequeños de Misiones poseen patrones de actividad bien conservados. Además, estos patrones muestran un patrón de alternancia (nocturno-diurno-nocturno-catemeral) en función del tamaño corporal que probablemente sea consecuencia de estrategias de las especies para disminuir la competencia interespecífica.

CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

6.1 Los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico de Misiones y sus relaciones interespecíficas

El objetivo de esta tesis fue conocer las condiciones del ambiente necesarias para satisfacer los requerimientos de vida del ocelote, el yaguarundí, el margay y el tirica, en el Bosque Atlántico de Misiones, comprender las interacciones interespecíficas que regulan su coexistencia, y cómo éstas son afectadas por los cambios producidos por el hombre sobre el ambiente. Evalué la distribución y la aptitud del hábitat a partir de una recopilación de datos de presencia de los cuatro felinos y mediante Modelos de Distribución de Especies. En una escala más detallada evalué el uso del hábitat y potenciales evitaciones espaciales entre estos felinos en ambientes con distintos niveles de impacto antrópico, utilizando cámaras trampa en combinación con Modelos de Ocupación y de Co-ocurrencia. A partir de heces identificadas mediante ADN analicé la dieta, y la amplitud y el solapamiento de nicho trófico de los felinos. Y mediante la recopilación de datos de cámaras trampa, evalué los patrones de actividad diaria, el solapamiento de actividad entre los felinos y si éstos modifican sus patrones para disminuir la competencia con el ocelote o debido al impacto antrópico.

En el Bosque Atlántico de Misiones, los felinos medianos y pequeños se encontraron asociados principalmente a las áreas de bosque nativo remanentes en la provincia. Mediante los modelos de aptitud de hábitat desarrollados se observó que el ocelote fue el felino más sensible a la transformación del paisaje, disminuyendo rápidamente su probabilidad de presencia al aumentar los usos del suelo con baja cobertura arbórea, es decir, las áreas de producción intensiva o altamente antropizadas. El yaguarundí, el margay y el tirica fueron más tolerantes a los cambios en el paisaje, presentando una mayor distribución de sus hábitats óptimos y marginales en Misiones. Sin embargo, a pesar de las variaciones en sus respuestas, los sitios con aptitud alta para el ocelote correspondieron a sitios con aptitud alta para los demás felinos también, por lo

que el solapamiento de nicho entre las cuatro especies fue alto. A escala de toda la provincia de Misiones, en dónde la variedad de ambientes es muy alta, incluyendo desde sitios de bosque nativo continuo a sitios con usos de la tierra sin cobertura arbórea, se observó que el factor que más limitó la distribución del hábitat de estos felinos fue la existencia de ambientes con baja cobertura arbórea. Es probable que el impacto de esta variable en la calidad del hábitat no solo se deba a la alteración de la cobertura arbórea, sino también a una serie de factores asociados a esas áreas, como la disminución de las presas, o las mayores amenazas a la supervivencia de los felinos (por presencia de perros, mayor densidad de rutas con posibilidad de atropellamientos, etc.).

A una escala espacial con mayor detalle de los usos con alta cobertura arbórea, en donde el impacto antrópico varió desde un nivel bajo, en áreas protegidas con bosque nativo continuo, a un nivel intermedio, en áreas de bosque nativo fragmentado, y un mayor impacto en áreas de plantaciones forestales, también se observó que las modificaciones del paisaje afectaron el uso del espacio de los felinos. Las plantaciones forestales fueron los ambientes menos utilizados por los cuatro felinos. Los modelos de ocupación mostraron que el uso del hábitat del ocelote fue afectado negativamente por la fragmentación y pérdida del bosque nativo y por la accesibilidad humana, coincidiendo con lo observado en la escala de análisis de toda la provincia de Misiones y con lo observado por estudios previos (Di Bitetti et al. 2006, 2008a, 2010). Para el tirica, en cambio, la probabilidad de ocupación varió según la probabilidad de ocupación del ocelote, siendo mayor en sitios con ausencia de ocelotes. Además, el factor de interacción de especie (FIE) sugiere que el tirica estaría evitando al ocelote, siendo mayor la evitación a medida que aumenta el impacto antrópico. Estos resultados apoyan la hipótesis de que el tirica es sensible a la presión competitiva del ocelote, lo que ha sido denominado como “efecto pardalis” (Oliveira et al. 2010).

Los felinos predaron principalmente sobre mamíferos, y en menor medida sobre aves y reptiles. La dieta del tirica estuvo basada mayormente, tanto en términos de frecuencia relativa como de biomasa, en roedores sigmodontinos, y entre estos, *Akodon montensis* fue la presa más consumida. Las presas con un peso menor a los 100 g fueron

las que más aportaron a la biomasa consumida. La dieta del ocelote presentó una mayor diversidad de presas, desde roedores pequeños, de 21 g, como *Thaptomys nigrita*, hasta mamíferos ungulados de 30 kg como el pecarí labiado (aunque probablemente se trató de individuos juveniles y no se puede descartar que no haya sido incluido como carroña). Las especies más importantes en la dieta del ocelote, en términos de frecuencia relativa y de biomasa consumida, fueron el agutí, el ratón *Akodon montensis* y el lagarto overo. Las presas que más aportaron a la biomasa consumida tuvieron un peso mayor a los 1000 g. La mayoría de las presas del tirica fueron también presas del ocelote. En cambio, menos de la mitad de las presas del ocelote fueron también presas del tirica. Estos felinos presentaron un solapamiento de nicho trófico alto y asimétrico. Los resultados sugieren que el tirica podría sufrir una importante presión de competencia por explotación por parte del ocelote. Además, debido a las diferencias en los pesos corporales de ambos felinos (peso ocelote/peso tirica=4,02), esta competencia por el alimento podría aumentar el riesgo de muerte del tirica por parte del ocelote (muerte intragremio, Palomares y Caro 1999, Donadio y Burskirk 2006, Oliveira y Pereira 2013). A pesar de no contar con datos de la dieta del margay y del yaguarundí para Misiones, es probable que estos felinos sufran una presión competitiva (por explotación y muerte intragremio) por parte del ocelote similar a la que potencialmente sufre el tirica. Además, probablemente el margay, el yaguarundí y el tirica en Misiones presenten altos niveles de competencia indirecta por explotar los mismos recursos alimenticios.

Los cuatro felinos presentaron patrones de actividad diaria diferentes entre sí. El ocelote y el margay presentaron el mayor solapamiento, siendo las especies con la mayor actividad nocturna. Sin embargo, el margay presentó una actividad estrictamente nocturna, mientras que el ocelote presentó algo de actividad durante el día. De manera contraria, el yaguarundí presentó una actividad estrictamente diurna. Por último, el tirica presentó una actividad catemeral, estando activo casi todo el día. Contrariamente a lo esperado, los felinos pequeños no alteraron sus patrones de actividad en función de la presencia del ocelote ni del impacto antrópico. Estos patrones mostraron un esquema de alternancia (nocturno-diurno-nocturno-catemeral) en función del tamaño corporal que

probablemente sea consecuencia de estrategias de las especies para disminuir la competencia interespecífica.

Por lo tanto, a partir del alto solapamiento espacial a nivel de distribución en la provincia de Misiones, y el alto solapamiento trófico obtenido para el ocelote y el tirica, es probable que el ocelote ejerza una presión de competencia tanto indirecta como directa sobre el tirica, lo que estaría explicando el resultado de que, a una escala local, el tirica presente un menor uso de las áreas de bosque donde el ocelote está presente.

Algo similar fue observado en un estudio en Australia, en donde coexisten el zorro rojo (*Vulpes vulpes*, 5-8 kg) y perros salvajes, incluyendo perros domésticos asilvestrados (*Canis lupus familiaris*), el dingo (*Canis lupus dingo*, considerado una especie nativa) y sus híbridos (10-25 kg). Al estudiar distintos ejes de solapamiento de nicho, han observado que los zorros y perros salvajes poseen un gran solapamiento de nicho trófico, y a pesar de que a escala de paisaje pueden coexistir, presentando un alto solapamiento en sus distribuciones, a escala local observan que el zorro evita usar los mismos sitios que los perros salvajes (Mitchel y Banks 2005).

A pesar de no contar con datos suficientes para analizar las interacciones del ocelote con el margay y con el yaguarundí, probablemente los mecanismos para evadir la competencia con el ocelote sean similares a los del tirica. El yaguarundí presentó una actividad diaria bastante diferente a la del ocelote, por lo que podría tolerar un mayor solapamiento en uso del espacio que el tirica. Sin embargo, un estudio de telemetría en México observó que el yaguarundí evita localmente al ocelote, manteniendo una distancia mínima de a 2 km de las localizaciones del ocelote (Caso 2013).

Por otro lado, el margay presentó un alto solapamiento de sus patrones de actividad diaria con los del ocelote, por lo que probablemente segregue el uso del espacio, a través del uso del estrato arbóreo en sitios con presencia del ocelote, o realizando un mayor uso de sitios con baja presencia del ocelote, como sugieren Di Bitetti et al. (2010). Esto se condice con los resultados de los modelos de hábitat, en donde el margay

presentó una alta probabilidad de presencia en sitios con bosque muy fragmentado, en donde el ocelote presentó una baja o nula probabilidad de presencia.

Debido a la gran similitud craneomandibular obtenida para el margay y yaguarundí, se ha propuesto que son especies funcionalmente idénticas (Kiltie 1984). Esto refuerza la idea de una posible superposición trófica alta. Los patrones de actividad diaria totalmente opuestos probablemente relajan la presión de competencia directa entre estos felinos. También podrían disminuir la competencia indirecta, si el margay predara mayormente sobre presas de hábitos nocturnos y el yaguarundí sobre especies de hábitos diurnos. Por otro lado, un estudio en Misiones previo a este trabajo reporta una asociación negativa entre la presencia del margay y la del yaguarundí en sitios de muestreo (Di Bitetti et al. 2010). Si bien el análisis realizado en ese estudio fue un análisis sencillo (un test de independencia) y no tuvo en cuenta la detectabilidad de estas especies, la segregación espacial también podría ser un mecanismo que adopten estas especies morfológicamente tan similares para evitar la competencia.

La escases de registros de margay y de yaguarundí, a pesar del enorme esfuerzo de muestreo realizado con dos técnicas distintas, con cámaras trampa (565 estaciones de muestreo repartidas en 8 muestreos a gran escala espacial y temporal, y 188 cámaras trampa sueltas o muestreos pequeños) y mediante recolección de heces de felinos (418 heces recolectadas a lo largo de toda la provincia e identificadas exitosamente a nivel de especie mediante análisis de ADN), sugiere que estas especies no serían abundantes en Misiones, principalmente en las zonas de bosque nativo y de plantaciones forestales del centro-norte de la provincia. Por lo general, ambas especies tienen pocos registros en los diversos sitios donde han sido estudiadas a lo largo de su distribución (Kasper et al. 2007, Aprile et al. 2012, Oliveira et al. 2015). Además, es probable que la escasez de estudios sobre estas especies se deba a que las bajas abundancias generan gran dificultad para estudiarlas. Si esta suposición de bajas abundancias fuera correcta, probablemente la presión de competencia entre ellas y hacia el tirica sería baja o nula (en relación a la más fuerte presión ejercida por el ocelote dada su mayor abundancia relativa).

Lo cierto es que existen muy pocos estudios que tengan presencia de los cuatro felinos (Facure y Giaretta 1996, Kasper et al. 2007, Di Bitetti et al. 2010, Rocha-Mendes et al. 2010, Dotta y Verdade 2011), y en esos pocos sitios el ocelote o alguno de los tres felinos pequeños están presentes en bajas abundancias o presentan escasos registros. Esto también podría ser un indicio de la importancia de la competencia interespecífica como modeladora del gremio de estos felinos, o de la posible existencia del “efecto pardalis”. Sin embargo, las relaciones ecológicas y los mecanismos de coexistencia entre estas especies pueden ser muy dinámicos y complejos, y por ende algo difíciles de comprender. Es posible que la importancia de la competencia por explotación y la competencia por interferencia varíe según distintos escenarios de disponibilidad de presas, y que existan otros componentes que influyeran la abundancia de los competidores, como la presencia de parásitos u otras enfermedades (Whiteman et al. 2007). Además, otros miembros del gremio de los carnívoros (ej. zorro de monte, rapaces) podrían estar compitiendo, aunque quizá en forma difusa, por los mismos recursos, aunque los estudios existentes hasta el momento no han encontrado evidencias de competencia (Oliveira y Pereira 2013, Bianchi et al. 2014, Massara et al. 2016).

6.2 Estado poblacional y conservación y de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico de Misiones.

La destrucción o fragmentación del hábitat puede producir una disminución en la disponibilidad de los recursos (Sunquist y Sunquist 2001). Esta disminución, por ejemplo, en la disponibilidad de presas, además de aumentar la competencia por explotación, también puede aumentar la competencia directa, ya que los predadores necesitan realizar mayores desplazamientos para satisfacer sus requerimientos, incrementando la posibilidad de encuentro entre especies competidoras (Polis et al. 1989). Por lo tanto, los cambios en el paisaje pueden modificar las relaciones competitivas entre especies.

Los modelos de ocupación sugieren que el ocelote sería sensible al impacto humano, utilizando mayormente bosques bien protegidos. El tirica no sería tan sensible a ese impacto humano, pero si lo es a la presión competitiva del ocelote, utilizando en mayor medida sitios con baja ocupación de ese felino. Además, el factor de interacción de especies sugiere que el tirica estaría evitando al ocelote, y esa evitación se hace mayor a medida que aumenta el impacto antrópico. Esta respuesta sugiere que los cambios antrópicos no sólo estarían afectando en forma directa la probabilidad de ocupación de estas especies, sino también sus relaciones competitivas y mecanismos de coexistencia.

La teoría de la competencia predice que las especies dominantes se distribuyen de acuerdo a la disponibilidad del alimento, y los predadores subordinados deben seleccionar hábitats en base al compromiso entre la disponibilidad del alimento y la evitación de las especies dominantes (Jiménez et al. 1996, Heithaus 2001, St-Pierre et al. 2006). En este estudio, el ocelote se distribuyó principalmente en las áreas de bosque nativo continuo, en donde el agutí, una de las principales presas del ocelote, también tuvo mayor abundancia (M. E. Iezzi, resultados no publicados). El tirica presentó una mayor probabilidad de ocupación en bosques fragmentados sin presencia de ocelotes. Estos fragmentos de bosque en su mayoría están inmersos en una matriz de agricultura a pequeña escala. En estos ambientes el tirica estaría encontrando “refugio”, y probablemente disponibilidad de alimento, ya que se ha observado que los roedores pequeños, principalmente *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes* son especies con hábitos oportunistas y pueden habitar en ambientes degradados del Bosque Atlántico (Bonvicino et al. 2002, Umetsu y Pardini 2007). Por lo tanto, algunos paisajes fragmentados (especialmente aquellos que retienen una proporción relativamente alta de bosque nativo, mantienen conectividad entre fragmentos y donde el ocelote es raro), tanto en Misiones como en el resto del Bosque Atlántico, podrían estar cumpliendo un importante rol en la conservación del tirica (Oliveira et al. 2013, Kasper et al. 2016). Probablemente algo similar ocurra con el margay y con el yaguarundí (Michalski y Peres et al. 2005, Tortato et al. 2013, Kasper et al. 2016).

Según los modelos de hábitat desarrollados para los cuatro felinos, la superficie de hábitat con aptitud óptima para cada especie abarcó alrededor de un tercio de la superficie total de Misiones, lo que indica una gran reducción del territorio apto si consideramos que originalmente el hábitat de estas especies habría estado representado por la casi totalidad de la superficie del Bosque Atlántico de Misiones. El bosque nativo en Misiones abarca actualmente un 55% de la superficie de la provincia (Varela et al. 2014). Esto significa que entre un 20-25 % de la superficie de bosque nativo remanente fue considerado como no hábitat para estos felinos, probablemente por encontrarse muy fragmentado y muy distante a los fragmentos grandes de bosque nativo. Para la persistencia del ocelote en Misiones es claro que se necesita conservar y proteger grandes áreas de bosque nativo continuo y en buen estado de conservación (Di Bitetti et al. 2006, 2008a, 2010), como ocurre en el norte de la provincia con el bloque de áreas protegidas, Parque Nacional Iguazú, Reserva Forestal San Jorge, Parque Provincial Urugua-í y las reservas privadas que se encuentran en los alrededores (Reserva de Vida Silvestre Urugua-í, Reserva Privada Rubichana, etc.). Para conservar a los felinos pequeños, además es necesario garantizar la permanencia de los fragmentos de bosque nativo, que en su mayoría pertenecen a propietarios privados. A partir de los resultados obtenidos en este estudio, se evidencia la necesidad de estudiar con mayor profundidad los sitios de bosque nativo fragmentado, especialmente en el centro y sur de la provincia de Misiones y también en ambientes similares de Paraguay y Brasil. Es importante conocer su biodiversidad, y las características que deben tener para poder soportar poblaciones de estos felinos a largo plazo, como la superficie mínima y el grado de conectividad con áreas de bosque nativo continuo. Los modelos de hábitat desarrollados en este trabajo pueden ser utilizados para identificar áreas importantes para futuras evaluaciones poblaciones de estas especies.

Bibliografía

- Abreu, K. C., Moro-Rios, R. F., Silva-Pereira, J. E., Miranda, J. M., Jablonski, E. F., Passos, F. C. 2008. Feeding habits of ocelot (*Leopardus pardalis*) in Southern Brazil. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 73(5), 407-411.
- Ackerman, B. B., F. G. Lindsey y T. P. Hemker. 1984. Cougar food habits in southern Utah. *Journal of Wildlife Management* 48:147–155.
- Agnarsson, I., Kuntner, M., May-Collado, L.J. 2010. Dogs, cats, and kin: A molecular species-level phylogeny of Carnivora. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 726-745
- Agostinelli, C. y Lund, U. 2013. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-7).
- Agostini, I., Holzmann, I. & Di Bitetti, M. S. 2012. Influence of group size, seasonality, and presence of a congener on activity patterns of howler monkeys. *Journal of Mammalogy* 93(3): 645-657.
- Aliaga-Rossel, E., Moreno, R. S., Kays, R. W., Giacalone, J. 2006. Ocelot (*Leopardus pardalis*) Predation on Agouti (*Dasyprocta punctata*). *Biotropica*, 38(5), 691-694.
- Anderson, R.P. 2003. Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *J. Biogeogr.* 30, 591–605.
- Andrade-Núñez, M. J., Aide, T. M. 2010. Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. *Zoologia (Curitiba)*, 27(6), 909-917.
- Aprile, G., Cuyckens, E., De Angelo, C., et al. 2012. Familia Felidae. En: Ojeda, R.A., Chillo, V. Díaz, G.B. (Eds.) Libro rojo de los mamíferos amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos. Buenos Aires, Argentina. Pp. 92–101.
- Arnold, T. W. 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *The Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1175-1178.
- Batschelet, E. 1981. *Circular statistics in biology*: Academic Press. New York.

- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. 1988. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Barcelona: Ediciones Omega SA.
- Begon, M., Harper, J., Townsend, C. 1988. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ed. Omega, Barcelona, España.
- Begon, M., Townsend, C. R. H., John, L., Colin, R. T., John, L. H. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Ed: Blackwell Publishing Ltd. Fourth edition.
- Bianchi, R. D. C., Campos, R. C., Xavier-Filho, N. L., Olifiers, N., Gompper, M. E., Mourão, G. 2014. Intraspecific, interspecific, and seasonal differences in the diet of three mid-sized carnivores in a large neotropical wetland. *Acta theriologica*, 59(1), 13-23.
- Bianchi, R. D. C., Mendes, S. L., 2007. Ocelot (*Leopardus pardalis*) predation on primates in Caratinga Biological Station, southeast Brazil. *Am. J. Primatol.* 69, 1–6.
- Bianchi, R. D. C., Mendes, S. L., Junior, P. D. M. 2010. Food habits of the ocelot, *Leopardus pardalis*, in two areas in southeast Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 45(3), 111-119.
- Bianchi, R. D. C., Rosa, A. F., Gatti, A., Mendes, S. L. 2011. Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouaroundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic rainforest, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 28(1), 127-132.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L., Purvis A., 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* 74, 143-175.
- Blake, J. G., Mosquera, D. 2014. Camera trapping on and off trails in lowland forest of Eastern Ecuador: Does location matter. *Mastozoología neotropical*, 21(1), 17-26.
- Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K., Guerra, J., Romo, D. 2015. Spatial and temporal activity patterns of ocelots *Leopardus pardalis* in lowland forest of eastern Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 97:455–463.

- Bonvicino, C. R., Oliveira, J. A., D'Andrea, P. S. 2008. Guía dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS.
- Bonvicino, C. R., Lindbergh, S. M., Maroja, L. S. 2002. Small non-flying mammals from conserved and altered areas of atlantic forest and cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Braz. J. Biol.*, 62(4B): 765-774.
- Briones-Salas, M., Lira-Torres, I., Carrera-Treviño, R., Sánchez-Rojas, G. 2015. Relative abundance and activity patterns of wild felids in Chimalapas rainforest, Oaxaca, Mexico. *Therya*, 7(1), 123-134.
- Brown, W. L., Wilson, E. O. 1956. Character displacement. *Systematic zoology*, 5(2), 49-64.
- Burkart, R., N. O. Bárbaro, R. O. Sánchez y D. A. Gómez. 1999. Ecorregiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R. 2002. Information and likelihood theory: a basis for model selection and inference. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 49-97.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, DC. USA.
- Carbone, C., Mace, G. M., Roberts, S. C., Macdonald, D. W. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature*, 402(6759), 286-288.
- Caro, T. M. 1999. Densities of mammals in partially protected areas: The Katavi ecosystem of western Tanzania. *Journal of Applied Ecology* 36: 205–217.
- Carothers, J. H., Jaksić, F. M. 1984. Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos*, 403-406.
- Case, T. J., Gilpin, M. E. 1974. Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(8), 3073-3077.

- Caso, A. 2013. Spatial differences and local avoidance of ocelot (*Leopardus pardalis*) and jaguarundi (*Puma yagouarundi*) in northeast Mexico. Tesis doctoral, Texas A&M University-Kingsville.
- Caso, A., de Oliveira, T., Carvajal, S.V. 2015. *Herpailurus yagouarundi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015. Downloaded on 1 November 2016.
- Chakrabarti, S., Jhala, Y. V., Dutta, S., Qureshi, Q., Kadivar, R. F., Rana, V. J. 2016. Adding constraints to predation through allometric relation of scats to consumption. *Journal of Animal Ecology*.
- Chalukian, S. C. 1999. Cuadro de situación de las Unidades de Conservación de la Selva Paranaense. Informe presentado a la Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Chebez, J.C., Hilgert, N. 2003. Brief history of conservation in the Parana Forest. In *The Atlantic Forest of South America: 141–159*. Galindo Leal, C. & de Gusmao Camara, I. (Eds). Washington, DC: Center for Applied Biodiversity Science, Island Press.
- Chefaoui, R., Hortal, J., Lobo, J.M., 2005. Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian Copris species. *Biological Conservation* 122:327-338.
- Colwell, R. K. y D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- Crawshaw, P. G. Jr. 1995. Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. Ph.D. Thesis, University of Florida. USA.
- Crespo, J. A. 1982. Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e Instituto de Investigaciones de las Ciencias Naturales* 3: 45-162.
- Crooks, K. R., Soulé, M. E. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 400(6744), 563-566.
- Cullen, L. Jr., Abreu, K. C., Sana, D., Nava, A. F. D. 2005. Jaguars as landscape detectives for the upper Paraná River corridor, Brazil. *Natureza & Conservação* 3: 43-58.

- Curi N.H., Paschoal A.M., Massara R.L., Marcelino A.P., Ribeiro A.A., Passamani M., et al. 2014. Factors associated with the seroprevalence of leishmaniasis in dogs living around atlantic forest fragments. PloS one, 9: e104003
- Cuyckens, E. 2012. Distribución y conservación de félidos en Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Salta.
- Dayan, T., Simberloff, D. 1998. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. Mammal Review, 28(3), 99-124.
- Dayan, T., Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. Ecol. Lett. 8, 875-894.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E., Yom-Tov, Y. 1990. Feline canines: community-wide character displacement among the small cats of Israel, American Naturalist 136, 39-60.
- De Angelo C. 2009. El paisaje del bosque Atlántico del Alto Paraná y sus efectos sobre la distribución y estructura poblacional del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*). Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Di Bitetti M., 2011a. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. Diversity and Distributions 17: 422-436.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Rode, D., Cullen, L., Sana, D., Abreu, K. C., et al. 2011b. Participatory networks for large-scale monitoring of large carnivores: pumas and jaguars of the Upper Parana Atlantic Forest. Oryx, 45(04), 534-545.
- de Villa Meza, A., Martinez Meyer, E., López González, C. A. 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) food habits in a tropical deciduous forest of Jalisco, Mexico. The American midland naturalist, 148(1), 146-154.
- Di Bitetti M. S., Di Blanco, Y. E., Pereira, J. A., Paviolo, A., Jiménez Pérez, I. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon*

thous) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90: 479–490.

Di Bitetti, M. S, De Angelo C., Di Blanco, Y., et al., 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 34: 403-412.

Di Bitetti, M. S, Paviolo, A., De Angelo, C., 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology, London*. 270: 153-163.

Di Bitetti, M. S., 2001. Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigritus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *J. Zool., Lond.* 253: 33-45.

Di Bitetti, M. S., Paviolo, A., De Angelo, C. 2014. Camera trap photographic rates on roads vs. off roads: location does matter. *Mastozoología neotropical*, 21(1), 37-46.

Di Bitetti, M. S., Paviolo, A., De Angelo, C., Di Blanco, Y.E. 2008a. Local and continental correlates of the abundance of a neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). *Journal of Tropical Ecology* 24:189–200.

Di Bitetti, M. S., Paviolo, A., Ferrari, C., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y.E. 2008b. Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana* and *Mazama nana*). *Biotropica* 40: 636-645.

Di Bitetti, M. S., Placci, G., Dietz, L. A. 2003. A biodiversity vision for the Upper Paraná Atlantic Forest Ecoregion: designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action. World Wildlife Fund. Washington, D.C. USA.

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2014. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Dillon, A., Kelly, M. J. 2007. Ocelot *Leopardus pardalis* in Belize: the impact of trap spacing and distance moved on density estimates. *Oryx*, 41(04), 469-477.

- Dimitri, M. J., Volkart de Hualde, I. R., Ambrosius de Brizuela, C., FA, T. F. 1974. La Flora Arbórea del Parque Nacional Iguazú. In Anales de Parques Nacionales.
- Donadio, E., Buskirk, S. W. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *American Naturalist* 167: 524–536.
- Dotta, G., Verdade, L.M. 2011. Medium to large-sized mammals in agricultural landscapes of south-eastern Brazil *Mammalia* 75: 345–352.
- Durant, S. M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology* 87: 370-386.
- Eizirik, E., Haag, T., Santos, A.S., Salzano, F.M., Silveira, L., Azevedo, F.C.C., Furtado, M.M. 2008. Jaguar conservation genetics. *Cat News Special Issue* 4(31-34).
- Elith, J., Burgman M. 2002. Predictions and their validation: Rare plants in the Central Highlands, Victoria, Australia. *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Washington, USA: Island Press. pp. 303–313.
- Elith, J., Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151
- Elith, J., Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677.
- Elith, J., Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, et al. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers Distrib* 17: 43–47.
- Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:271–283
- Emmons, L. H. 1988. A field study of ocelots (*Felis pardalis*) in Peru. *Revue D Ecologie – La Terre Et La Vie* 43, 133–157.
- Emmons, L. H., Feer, F. 1997. Neotropical rainforest mammals. A field guide, 2.

- Facure, K. G., Giaretta, A. A. 1996. Food habits of carnivores in a coastal Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Mammalia*, 60(3), 499-502.
- Farris, Z. J., Golden, C. D., Karpanty, S., Murphy, A., Stauffer, D., Ratelolahy, F., Kelly, M. J. 2015. Hunting, exotic carnivores, and habitat loss: anthropogenic effects on a native carnivore community, Madagascar. *PloS one*, 10(9), e0136456.
- Farris, Z. J., Karpanty, S. M., Ratelolahy, F., Kelly, M. J. 2014. Predator–primate distribution, activity, and co-occurrence in relation to habitat and human activity across fragmented and contiguous forests in northeastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 35(5), 859-880.
- Ferraz, K.M.P.M.D.B., Ferraz, S.F.D.B., Paula, R.C.D., Beisiegel, B., Breitenmoser, C. 2012. Species distribution modeling for conservation purposes. *Natureza & Conservação*, 10(2), 214-220.
- Fiske, I., Chandler, R. 2011. unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43(10), 1-23
- Fourcade, Y., Engler, J. O., Rödder, D., Secondi, J. 2014. Mapping species distributions with MAXENT using a geographically biased sample of presence data: a performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PloS one*, 9(5), e97122.
- Galindo-Leal, C., de Gusmão Câmara, I. 2003. Atlantic Forest hotspot status: an overview. Pp 3-11 en *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*, (C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara eds.). Island Press. Washington, D.C, USA.
- Gardner, A. L. 1971. Notes on the little spotted cat, *Felis tigrina oncilla* Thomas, in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 52(2), 464-465.
- Gehrt, S. D., Prange, S. 2007. Interference competition between coyotes and raccoons: a test of the mesopredator release hypothesis. *Behavioral Ecology*, 18(1), 204-214.

- Gerber, B. D., Karpanty, S. M., Randrianantenaina, J. 2012. Activity patterns of carnivores in the rain forests of Madagascar: implications for species coexistence. *Journal of Mammalogy*, 93(3), 667-676.
- Giraudó, A. R., Abramson, R. R. 2000. Diversidad cultural y usos de la fauna silvestre por los pobladores de la selva misionera: ¿Una alternativa de conservación?. Pp: 233-243 en *La situación ambiental Argentina 2000* (C. Bertonatti y J. Corcuera eds.). Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Gómez-Ortiz, Y., Monroy-Vilchis, O., Mendoza-Martínez, G. D. 2015. Feeding interactions in an assemblage of terrestrial carnivores in central Mexico. *Zoological Studies*, 54(1), 1.
- Goulart, F. V. B., Cáceres, N. C., Graipel, M. E., Tortato, M. A., Ghizoni, I. R., Oliveira-Santos, L. G. R. 2009. Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian Biology*, 74(3), 182-190.
- Guisan, A., Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, 135(2), 147-186.
- Gutman, R., Dayan, T. 2005. Temporal partitioning: an experiment with two species of spiny mice. *Ecology*, 86(1), 164-173.
- Haag, T., Santos, A. S., Valdez, F., Sana, D., Silveira, L., Cullen Jr, L., De Angelo, C. D., Morato, R. G., Crawshaw Jr., P. G., Salzano F. M., y Eizirik, E. 2009. Molecular tracking of jaguar melanism using faecal DNA. *Conservation Genetics* DOI 10.1007/s10592-009-9933-x.
- Haines, A. M., Tewes, M. E., Laack, L. L., et al. 2006. A habitat-based population viability analysis for ocelots (*Leopardus pardalis*) in the United States. *Biological Conservation*, 132(4), 424-436.
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S., Ostro, L., Doncaster, C. P. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. *Biotropica*, 42(1), 126-133.

- Hart, J. A., Katembo, M. y Punga, K. 1996. Diet, prey selection and ecological relationships of leopard and golden cat in the Ituri Forest, Zaire. *African Journal of Ecology*. 34: 364-379.
- Heithaus, M. R. 2001. Habitat selection by predators and prey in communities with asymmetrical intraguild predation. *Oikos*, 92(3), 542-554.
- Hill, K., J. Padwe, C. Bejyvagi, A. Bepurangi, F. Jakugi, R. Tykuarangi, T. Tykuarangi. 1997. Impact of hunting on large vertebrates in the Mbaracayu Reserve, Paraguay. *Conservation Biology* 11: 1339–1353.
- Holz, S., Placci, G. 2003. Socioeconomic roots of biodiversity loss in Misiones. En: *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook (States of the Hotspots 1)*, editado por I. Guzman Camara y C. Galindo-Leal. Center for applied biodiversity science. Conservation International. Island Press. Washington D.C. pp 207-226.
- Huang, C., S. Kim, A. Altstadt, J. R. G., Townshend, P. Davis, K. S., Tucker, C. J., Rodas, O., Yanosky, A., Clay, R., y Musinsky, J. 2007. Rapid loss of Paraguay's Atlantic forest between 1970s and 2000 and the status of protected areas. *Remote Sensing of Environment* 106: 460-466.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. (2016) Available at www.iucnredlist.org. Downloaded on 1 November 2016
- James, A.R.C., Stuart-Smith, A.K. 2000. Distribution of Caribou and Wolves in Relation to Linear Corridors. *The Journal of Wildlife Management*, 64(1): 154-159.
- Jetz, W., Wilcove, D. S., Dobson, A. P., 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS biology*, 5(6):1211-1219.
- Jiménez, J. E., Yáñez, J. L., Tabilo, E. L., Jaksic, F. M. 1996. Niche-complementarity of South American foxes: reanalysis and test of a hypothesis. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69, 113-123.

- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta oecologica*, 31(3), 361-369.
- Johnson, W.E., Eizirik, E., Pecon-Slattery, J., Murphy, W.J., Antunes, A., Teeling, E., O'Brien, S.J. 2006. The late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. *Science* 311: 73-77.
- Kanagaraj, R., Wiegand, T., Mohamed, A., Kramer-Schadt, S. 2013. Modelling species distributions to map the road towards carnivore conservation in the tropics. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 28, 85-107.
- Karanth, K. U., Chundawat, R. S., Nichols, J. D., Kumar, N. 2004. Estimation of tiger densities in the tropical dry forests of Panna, Central India, using photographic capture–recapture sampling. *Animal Conservation*, 7(3), 285-290.
- Karanth, K. U., Nichols, J.D., 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79: 2852–2862.
- Karanth, K. U., Sunquist, M. E. 1995. Prey selection by tiger, leopard, and dhole in tropical forests. *Journal of Animal Ecology*. 64: 439–450.
- Karanth, K. U., Sunquist, M. E. 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology* 250: 255–265.
- Kasper, C. B., Mazim, F. D., Soares, J. B. G., Oliveira, T. G. D., Fabian, M. E. 2007. Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio e grande porte no Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. São Paulo, SP. Vol. 24, n. 4 (dez. 2007), p. 1087-1100.
- Kasper, C. B., Schneider, A., Oliveira, T. G. 2016. Home range and density of three sympatric felids in the Southern Atlantic Forest, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 76(1), 228-232.

- Kasper, C.B. 2007. Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio e grande porte no Parque Estadual do Turvo, com ênfase em felinos. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 109 p. Dissertação em Biologia Animal.
- Kelly, M. J., Noss, A. J., Di Bitetti, M. S., Maffei, L., Arispe, R. L., Paviolo, A., et al. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy*, 89(2), 408-418.
- Kiltie, R. A. 1984. Size ratios among sympatric neotropical cats. *Oecologia*, 61(3), 411-416.
- Kolowski, J. M., Alonso, A. 2010. Density and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in northern Peru and the impact of oil exploration activities. *Biological Conservation*, 143(4), 917-925.
- Konecny, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. *Advances in Neotropical mammalogy*, 1989, 243-264.
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., et al. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19(11), 1366-1379.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row, New York.
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 153-181.
- Laurance, W. F., B. M. Croes, L. Tchignoumba, S. A. Laham, A. Alonso, M. E. Lee, P. Campbell, C. Ondzeano. 2006. Impacts of roads and hunting on Central African Rainforest mammals. *Conservation Biology* 20: 1251–1261.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments: Some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Lewis, J. S., Bailey, L. L., VandeWoude, S., Crooks, K. R. 2015. Interspecific interactions between wild felids vary across scales and levels of urbanization. *Ecology and evolution*, 5(24), 5946-5961.

- Linnell, J. C. D., Strand O. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions* 6: 169–176.
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385 – 393.
- Liu, C., Newell, G., White, M. 2016. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and evolution*, 6(1), 337-348.
- Liu, C., White, M., Newell, G. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, 40(4), 778-789.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., Real, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global ecology and Biogeography*, 17(2), 145-151.
- MacKenzie, D. I., Bailey, L. L., Nichols, J. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 546-555.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle J. A., y Langtimm C. A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83:2248–2255.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., et al. 2006. *Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier, San Diego, USA.
- Maffei, L., Noss, A., Cuellar E., y Rumiz, D. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behavior in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology* 21:349-353.
- Maffei, L., Noss, A., Fiorello, C., 2007. The jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) in the Kaa-Iya del Gran Chaco National Park, Santa Cruz, Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 14(2):263-266.

- Mandle, L., Warren, D. L., Hoffmann, M. H., Peterson, A. T., Schmitt, J., von Wettberg, E. J. 2010. Conclusions about niche expansion in introduced *Impatiens walleriana* populations depend on method of analysis. *PLoS One*, 5(12), e15297.
- Martínez-Calderas, J. M., Hernández-Saintmartín, A. D., Rosas-Rosas, O. C., Palacio-Núñez, J., Villordo-Galván, J. A., Olivera-Méndez, A. 2016. Potential distribution of margay (*Leopardus wiedii*, Schinz, 1821) in Northeastern Mexico. *THERYA*, 7(2), 241-255.
- Martínez-Calderas, J. M., Rosas-Rosas, O. C., Palacio-Núñez, J., Martínez-Montoya, J. F., Olmos-Oropeza, G., Tarango-Arámbula, L. A. 2015. Potential distribution of the ocelot (*Leopardus pardalis*) in Northeastern Mexico. *Therya*, 6(3), 545-558.
- Martins, R., Quadros, J., Mazzolli, M. 2008. Food habits and anthropic interference on the territorial marking activity of *Puma concolor* and *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) and other carnivores in the Jureia-Itatins Ecological Station, Sao Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(3), 427-435.
- Massara, R. L., de Oliveira Paschoal, A. M., Doherty Jr, P. F., Hirsch, A., Chiarello, A. G. 2015. Ocelot Population Status in Protected Brazilian Atlantic Forest. *PloS one*, 10(11), e0141333.
- Massara, R. L., Paschoal, A. M. O., Bailey, L. L., Doherty, P. F., Chiarello, A. G. 2016. Ecological interactions between ocelots and sympatric mesocarnivores in protected areas of the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, gyw129.
- Mattern, M. Y., McLennan, D. A. 2000. Phylogeny and speciation of felids. *Cladistics*, 16(2), 232-253.
- Meredith, M., Ridout, M. 2013. Overlap: Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. R package version 0.2.0.
- Merow, C., Smith, M. J., Silander, J. A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.

- Michalski, F., Peres, C. A. 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological conservation*, 124(3), 383-396.
- Mitchell, B.D., Banks, P.B., 2005. Do wild dogs exclude foxes? Evidence for competition from dietary and spatial overlaps. *Austral. Ecol.* 30, 581-591.
- Mondolfi, E., Hoogesteijn, R. 1986. Notes on the biology and status of the small wild cats in Venezuela. *Cats of the world: biology, conservation, and management* (SD Miller & DD Everett, ed.). National Federation, Washington, 125-146.
- Moreira-Arce, D., Vergara, P. M., Boutin, S., Simonetti, J. A., Briceño, C., Acosta-Jamett, G. 2015. Native forest replacement by exotic plantations triggers changes in prey selection of mesocarnivores. *Biological Conservation*, 192, 258-267.
- Moreno, R. S., Kays, R. W., Samudio, R. 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy*, 87(4), 808-816.
- Mueller Dombois, D., Ellenberg, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology* (No. 581.5 M8).
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Nakazato, T., Warren, D.L., Moyle, L.C. 2010. Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany* 97:680-693.
- Oliveira, T. G. 1998b. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species Archive*, 579, 1-6.
- Oliveira, T. G., 1998a. *Herpailurus yagouaroundi*. *Mammalian Species* 578:1-6.
- Oliveira, T. G., Paviolo, A., Schipper, J., Bianchi, R., Payan, E., Carvajal, S.V. 2015. *Leopardus wiedii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015. Downloaded on 1 November 2016.

- Oliveira, T. G., Pereira, J. A. 2014. Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivoran communities in South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 21(4), 427-436.
- Oliveira, T. G., Tortato, M. A., de Almeida, L. B., de Campos, C. B., de Mello Beisiegel, B. 2013. Avaliação do risco de extinção do gato-do-mato *Leopardus tigrinus* no Brasil. *Biodiversidade Brasileira*, (1), 56-65.
- Oliveira, T. G., Tortato, M.A., Silveira, L., et al., 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland Neotropics En: Macdonald, D., Loveridge, A. (Eds.), *Biology and Conservation of Wild Felids*. Universidad de Oxford, Oxford, R.U. 563-574
- Oliveira, T. G., Trigo, T., Tortato, M., Paviolo, A., Bianchi, R., Leite-Pitman, M.R.P. 2016. *Leopardus guttulus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. Downloaded on 1 November 2016.
- Oliveira-Santos, L. G. R., Graipel, M. E., Tortato, M. A., Zucco, C. A., Cáceres, N. C., Goulart, F. V. 2012. Abundance changes and activity flexibility of the oncilla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora: Felidae), appear to reflect avoidance of conflict. *Zoologia (Curitiba)*, 29(2), 115-120.
- Oliveira-Santos, L. G. R., Zucco, C.A. y Agostinelli, C. 2013. Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity. *Animal Behaviour* 85: 269–280.
- Olmos, F. 1993. Notes on the food habits of Brazilian Caatinga' carnivores. *Mammalia*, 57(1), 126-130.
- Palomares, F., Caro, T. M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist* 153: 492–508.
- Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J., Delibes, M. 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., Gaona, P., Ferreras, P., Delibes, M. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology* 9: 295-305.
- Paviolo, A., De Angelo, C., Di Blanco Y., et al., 2008. Jaguar population decline in the Upper Paraná Atlantic Forest of Argentina and Brazil. *Oryx* 42: 554-561.
- Paviolo, A., Crawshaw, P., Caso, A., de Oliveira, T., Lopez-Gonzalez, C.A., Kelly, M., De Angelo, C. & Payan, E. 2016. *Leopardus pardalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T11509A97212355. Downloaded on 1 November 2016.
- Paviolo, A., De Angelo, C.D., Di Blanco, Y.E., Agostini, I., Picio, E., Melzew, R., Ferrari C., Palacio, L. y Di Bitetti, M., 2009. Efecto de la caza furtiva y el nivel de protección en la abundancia de los grandes mamíferos del Bosque Atlántico de Misiones. En: (B. Carpinetti et al. eds.) Parque Nacional Iguazú, conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina: 237-254.
- Paviolo, A., 2010. Densidad de yaguararé (*Panthera onca*) en la Selva Paranaense: su relación con la disponibilidad de presas, presión de caza y presencia del puma (*Puma concolor*). Tesis doctoral, Universidad de Córdoba, Argentina.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. Townsend Peterson, A. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*, 34(1), 102-117.
- Peers, M. J., Thornton, D. H., Murray, D. L. 2013. Evidence for large-scale effects of competition: niche displacement in Canada lynx and bobcat. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1773), 20132495.
- Peres, C. A., Lake, I.R. 2003. Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon basin. *Conservation Biology* 17: 521–535.

- Pérez-Irineo, G., Santos-Moreno, A. 2016. Abundance and activity patterns of medium-sized felids (Felidae, Carnivora) In Southeastern Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 61(1), 33-39.
- Perovic, P. G., Pereira J. 2006. Familia Felidae. Pp. 93-100, en: *Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución* (RM BÁRQUEZ, MM DÍAZ y RA OJEDA, eds.). Sociedad para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán.
- Peterson, A.T. 2011. *Ecological niches and geographic distributions* (MPB-49) (No. 49). Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3), 231-259.
- Phillips, S. J., Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175.
- Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., Ferrier, S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19(1), 181-197.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53–74.
- Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary ecology*. Harper y Row, New York, USA.
- Pianka, E. R. 1981. *Competition and niche theory. Theoretical ecology principles and applications*, 167-196.
- Placci, G. 2000. El desmonte en Misiones: impactos y medidas de mitigación. Pp. 349-354 en *La situación ambiental Argentina 2000* (C. Bertonatti y J. Corcuera eds.). Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Polis, G. A., Myers, C. A., Holt, R. D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, 297-330.

- Porfirio, G., Foster, V. C., Fonseca, C., Sarmiento, P. 2016. Activity patterns of ocelots and their potential prey in the Brazilian Pantanal. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 81(5), 511-517.
- Pratas-Santiago, L. P., Gonçalves, A. L. S., da Maia Soares, A. M. V., Spironello, W. R. 2016. The moon cycle effect on the activity patterns of ocelots and their prey. *Journal of Zoology*.
- R Core Team 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141–1153.
- Richmond, O. M., Hines, J. E., Beissinger, S. R. 2010. Two-species occupancy models: a new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications*, 20(7), 2036-2046.
- Ridout, M.S. y Linkie, M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 14: 322–337.
- Rinaldi, A. R., Rodriguez, F. H., Carvalho, A. L., Passos, F. C. 2015. Alimentação de pequenos felídeos neotropicais (Felidae: Carnivora) e sobreposição de nicho trófico na paisagem mosaico antropizada no sul do Brasil. *Biotemas*, 28(4), 155-168.
- Ritchie, E. G., Johnson, C. N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology letters*, 12(9), 982-998.
- Rocha-Mendes, F., Mikich, S. B., Quadros, J., Pedro, W. A. 2010. Feeding ecology of carnivores (Mammalia, Carnivora) in Atlantic forest remnants, southern Brazil. *Biota Neotropica*, 10(4), 21-30.

- Rodgers, T. W., Giacalone, J., Heske, E. J., Janečka, J. E., Phillips, C. A., Schooley, R. L. 2014. Comparison of noninvasive genetics and camera trapping for estimating population density of ocelots (*Leopardus pardalis*) on Barro Colorado Island, Panama. *Tropical Conservation Science* Vol.7 (4): 690-705.
- Roll, U., Dayan, T., Kronfeld-Schor, N. 2006. On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents. *Evolutionary Ecology*, 20(5), 479-490.
- Rosenzweig, M. L. 1966. Community structure in sympatric Carnivora. *Journal of Mammalogy*, 47(4), 602-612.
- Royle J. A., y Nichols J. D., 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, 84(3): 777-790.
- Rushton, S.P., Ormerod, S.J., Kerby, G. 2004. New paradigms for modelling species distributions?. *Journal of Applied Ecology*, 41: 193–200.
- Salvador, J., Espinosa, S. 2015. Density and activity patterns of ocelot populations in Yasuní National Park, Ecuador. *Mammalia*.
- Sanchez-Cordero, V., Stockwell, D., Sarkar, S., Liu, H., Stephens, C. R., Gimenez, J. 2008. Competitive interactions between felid species may limit the southern distribution of bobcats *Lynx rufus*. *Ecography*, 31(6), 757–764.
- Santos, J. L., Paschoal, A. M. O., Massara, R. L., Chiarello, A. G. 2014. High consumption of primates by pumas and ocelots in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology*, 74(3), 632-641.
- Sattler, T., Bontadina, F., Hirzel, A. H., Arlettaz, R. 2007. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology*, 44(6), 1188-1199.
- Schaller, G. B., Crawshaw, P. G., Jr. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12 (3): 161-168.
- Scheldeman, X., van Zonneveld, M. 2011. Manual de capacitación en análisis espacial de diversidad y distribución de plantas. Bioersivity International, Roma.

- Schoener T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185, 27-39.
- Scognamillo, D., Maxit, I. E., Sunquist, M., Polistar, J. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology* 259: 269-279.
- Segura, V., Prevosti, F., Cassini, G. 2013. Cranial ontogeny in the Puma lineage, *Puma concolor*, *Herpailurus yagouaroundi*, and *Acinonyx jubatus* (Carnivora: Felidae): a three-dimensional geometric morphometric approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* 169(1): 235-250.
- Seibert, J. B., de Oliveira Moreira, D., Mendes, S. L., Gatti, A. 2015. Diet of two sympatric felids (*Leopardus tigrinus* and *Leopardus wiedii*) in a remnant of Atlantic forest, in the montane region of Espírito Santo, southeastern Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 37(2).
- Silva-Pereira, J. E., Moro-Rios, R. F., Bilski, D. R., Passos, F. C. 2011. Diets of three sympatric Neotropical small cats: Food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 76(3), 308-312.
- Silver, S. C., Ostro, L. E., Marsh, L. K., Maffei, L., Noss, A. J., Kelly, M. J., et al. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*, 38(02), 148-154.
- Simonetti, J. A., Grez, A. A., Estades, C. F. 2013. Providing habitat for native mammals through understory enhancement in forestry plantations. *Conservation Biology*, 27(5), 1117-1121.
- Soule, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Wright, J., Sorice, M., Hill, S. 1988. Reconstructed Dynamics of Rapid Extinctions of Chaparral-Requiring Birds in Urban Habitat Islands. *Conservation Biology* 2: 75-92.
- Srur, M, Gatti, F., Benesovsky, V., Herrera, J., Melzew, R., Camposano, M. 2009. Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el

- paisaje. Pp 99-118 en Parque Nacional Iguazú, conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina (B. Carpinetti et al. eds.). Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.
- Steen, D. A., McClure, C. J., Brock, J. C., Craig Rudolph, D., Pierce, J. B., Lee, J. R., Baxley, D. L. 2014. Snake co-occurrence patterns are best explained by habitat and hypothesized effects of interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 286-295.
- Steinmetz, R., Seuaturien, N., Chutipong, W. 2013. Tigers, leopards, and dholes in a half-empty forest: assessing species interactions in a guild of threatened carnivores. *Biological conservation*, 163, 68-78.
- St-Pierre, C., Ouellet, J. P., Crête, M. 2006. Do competitive intraguild interactions affect space and habitat use by small carnivores in a forested landscape?. *Ecography*, 29(4), 487-496.
- Sunquist, M. E., Sunquist, F. 2001. Changing landscapes: consequences for carnivores. *CONSERVATION BIOLOGY SERIES-CAMBRIDGE-*, 399-418.
- Sunquist, M.E., Sunquist, F.C. 2002. *Wild Cats of the World*. Chicago: The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Taber, A. B., Novaro, A. J., Neris, N., Colman, F. H. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan chaco. *Biotropica* 29: 204–213.
- Tannerfeldt, M., Elmhagen, B., Angerbjörn, A. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecología* 132: 213-220.
- Thorn, J. S., Nijman, V., Smith, D., Nekaris, K. A. I. 2009. Ecological niche modelling as a technique for assessing threats and setting conservation priorities for Asian slow lorises (Primates: *Nycticebus*). *Diversity and Distributions*, 15(2), 289-298.

- Tortato, M. A., de Oliveira, T. G., de Almeida, L. B., de Mello Beisiegel, B. 2013. Avaliação do risco de extinção do gato-maracajá *Leopardus wiedii* (Schinz, 1821) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira*, (1), 76-83.
- Trentini, C.P., Campanello P.I., Villagra M., Ritter L., Ares A., Goldstein, G. 2017. Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina: Impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management* 384, 236–247.
- Trigo, T. C., Tirelli, F. P., Machado, L. F., Peters, F. B., Indrusiak, C. B., Mazim, F. D., et al. 2013b. Geographic distribution and food habits of *Leopardus tigrinus* and *L. geoffroyi* (Carnivora, Felidae) at their geographic contact zone in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 48(1), 56-67.
- Trigo, T.C., Schneider, A., de Oliveira, T.G., Lehugeur, L.M., Silveira, L., Freitas, T.R.O., Eizirik, E. 2013a. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of Neotropical wild cat. *Current Biology* 23(24): 2528–2533.
- Trolle, M., Kéry, M. 2005. Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia mamm*, 69(3-4), 409-416.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., Kadmon, R. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and distributions*, 13(4), 397-405.
- Umetsu, F., Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats. Evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecol*, 22:517–530.
- Valeix, M., Chamaillé-Jammes, S., Fritz, H. 2007. Interference and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia*, 153, 739-748.
- Vanak, A. T., Gompper, M. E. 2009. Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. *Mammal Review*, 39(4), 265-283.
- Vanderhoff, E. N., Hodge, A. M., Arbogast, B. S., Nilsson, J., Knowles, T. W. 2011. Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-

- elevation site in the eastern Andes of Ecuador. *Mastozoología Neotropical*, 18(2), 271-279.
- Varela, D., Zuleta, G.A., Guida Johnson, B., Cirignoli, S., De Angelo, C., Aguilar, A., Olmedo, M. 2014. Evaluaciones Ambientales Estratégicas y Programa de Monitoreo de la Biodiversidad en las Regiones de Mesopotamia y Delta del Paraná. Informe de Avance Nº 3. Consorcio Universidad Maimónides - Univ. Nacional de Misiones - CONICET. Buenos Aires, Argentina. pp 116.
- Veloz, S. D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*, 36(12), 2290-2299.
- Waddle, J. H., Dorazio, R. M., Walls, S. C., Rice, K. G., Beauchamp, J., Schuman, M. J., Mazzotti, F. J. 2010. A new parameterization for estimating co-occurrence of interacting species. *Ecological Applications*, 20(5), 1467-1475.
- Wang, E., 2002. Diets of ocelots (*Leopardus pardalis*), margays (*L. wiedii*), and oncillas (*L. tigrinus*) in the Atlantic Rainforest in Southeast Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 37, 207–212.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868-2883.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607-611.
- Warren, D.L., Seifert, S. N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21(2), 335-342.
- Warren, D.L., Wright, A. N., Seifert, S. N., Shaffer, H. B. 2013. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and distributions*, 20(3), 334-343.

- Whiteman, C. W., Matushima, E. R., Confalonieri, U. E. C., Palha, M. D. D. C., da Silva, A. D. S. L., Monteiro, V. C. 2007. Human and domestic animal populations as a potential threat to wild carnivore conservation in a fragmented landscape from the Eastern Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, 138(1), 290-296.
- Wiens, J. A. 1993. Fat times, lean times and competition among predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(10), 348-349.
- Wilson, D. E. M., Russell, A. 2009. *Handbook of the Mammals of the World*(No. C/599.012 H3).
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, et al. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Divers Distrib* 14: 763–773.
- Worton, B. 1989. Kernel methods for estimating utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164–168.
- Zuleta, GA, Gauto O, Varela D, De Angelo C, Guida Johnson B, Lorán D, Escartín C, Villalba N, Cirignoli S., Olmedo M, Martínez J., Aguilar Zurita A. 2015. *Evaluaciones Ambientales Estratégicas y Programa de Monitoreo de la Biodiversidad en las Regiones de Mesopotamia y Delta del Paraná. Informe Final. Consorcio Univ. Maimónides - Univ. Nac. de Misiones- CONICET. Argentina. 406 págs.*

Apéndices

Figura Apéndice 2. 1. Fotografías tomadas por las cámaras trampa de: a) ocelote (Fuente: Emilio White), b) yaguarundí (Fuente: Diego Varela/Proyecto Ecología de Rutas (DPC-CA)), c) margay (Fuente: Proyecto Biodiversidad en Plantaciones Forestales), y d) tirica (Fuente: Emilio White).



Figura Apéndice 2. 2. Mapa de los grandes fragmentos de bosque nativo, desarrollado mediante ArcGis 10.1, considerando las celdas de bosque que en un círculo de radio de 2km poseen el 95% de esas celdas de bosque nativo.

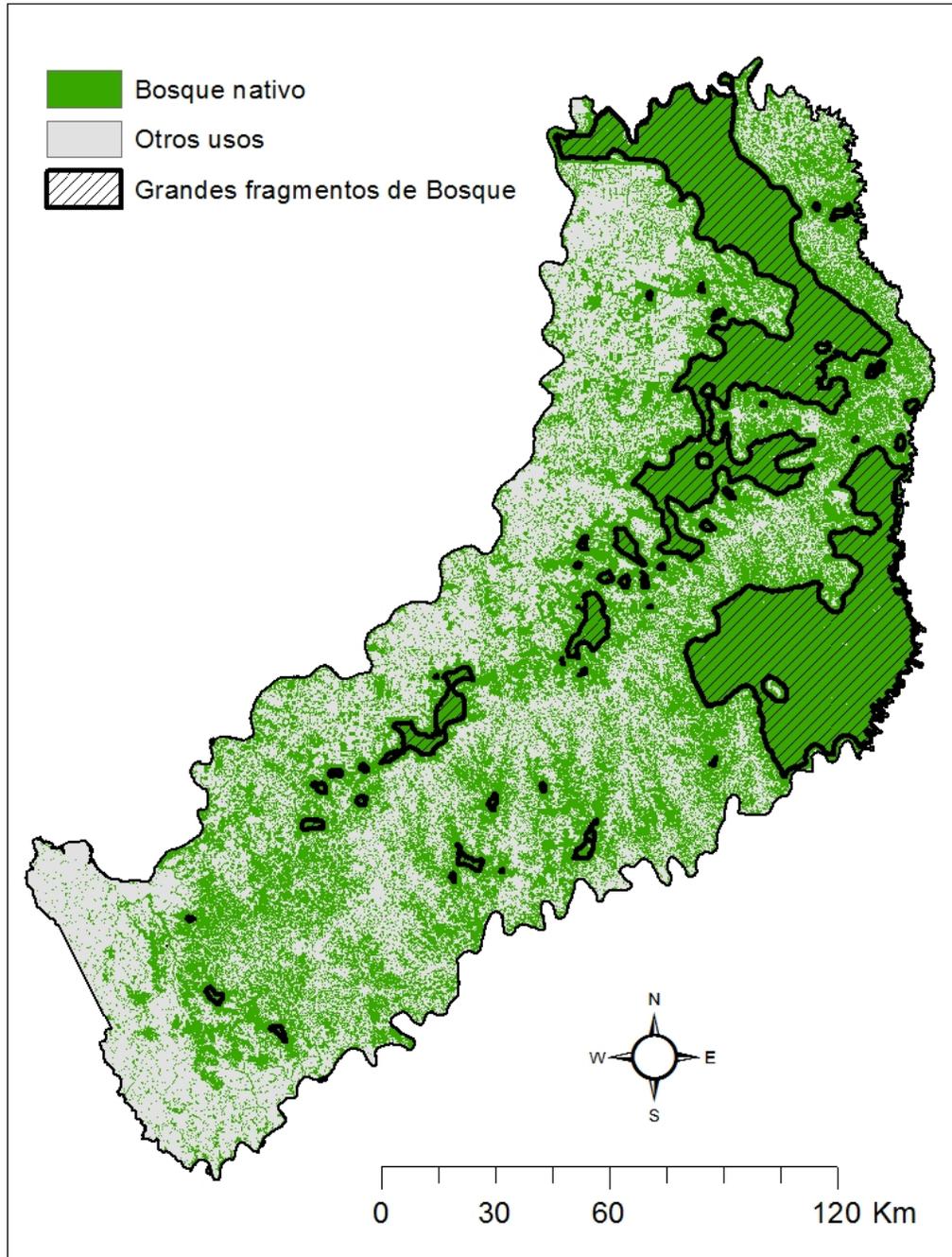


Figura Apéndice 2. 3. Mapa del esfuerzo de muestreo estimado para evitar sesgos en los modelos desarrollados por Maxent. Los sitios de muestreo pertenecen a todos los sitios donde hubo cámaras trampa funcionando correctamente y a todas las fecas recolectadas por mí y por colaboradores sin importar de la especie de felino que fuera.

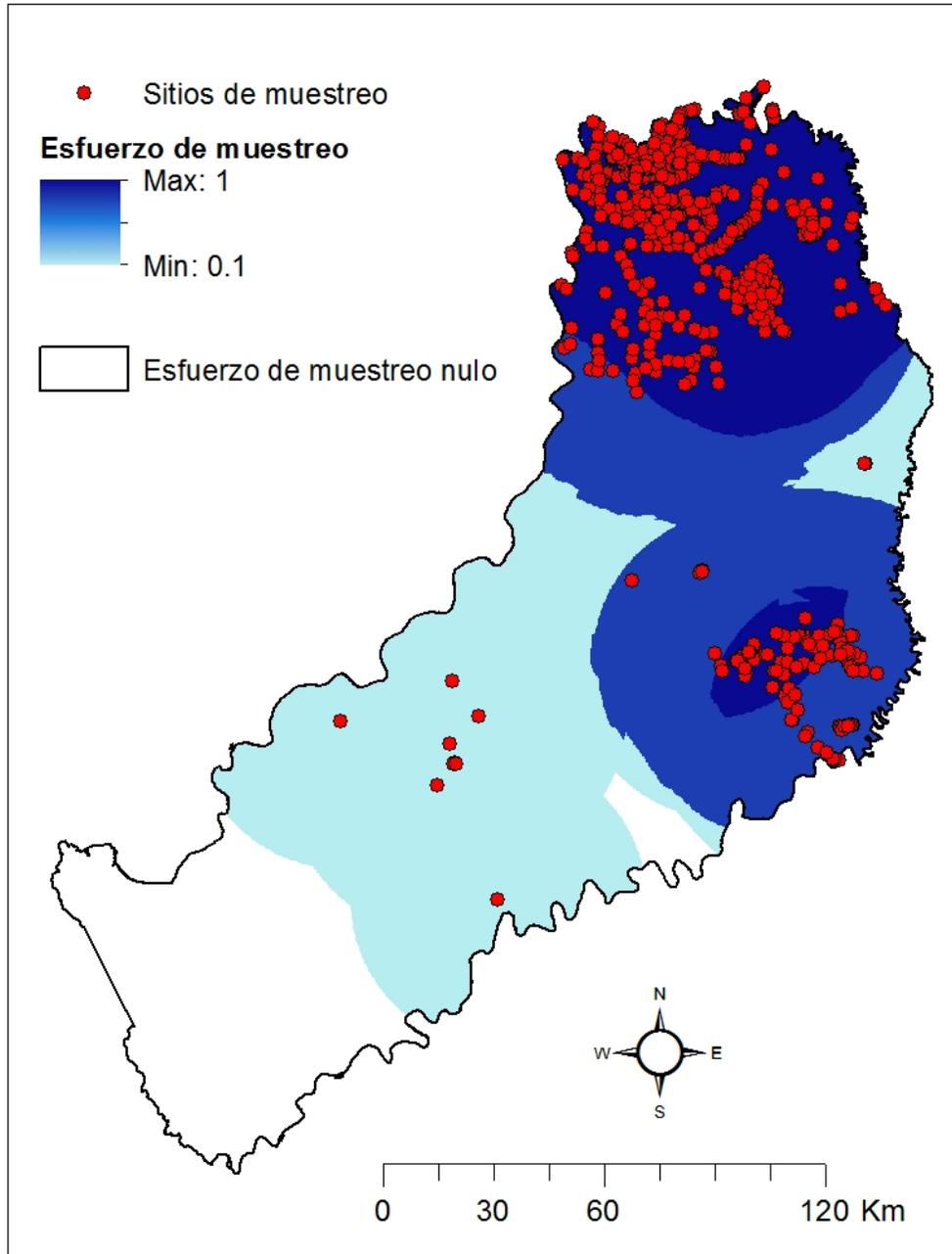


Tabla Apéndice 2. 1. Coeficientes de Spearman para las cinco variables diseñadas para estudiar la distribución potencial de los felinos medianos y pequeños en el Bosque Atlántico de Misiones.

	Costo de acceso	Distancia al bosque	% de bosque	% de plantaciones forestales	% de usos con baja cobertura arbórea
Costo de acceso	1				
Distancia al bosque	-0,75	1			
% de bosque	0,76	-0,89	1		
% de plantaciones forestales	-0,71	0,86	-0,86	1	
% de usos con baja cobertura arbórea	-0,75	0,55	-0,62	0,31	1

Figura Apéndice 2. 4. Mapas con puntos de presencia y modelos de hábitat categóricos para el ocelote (a), el yaguarundí (b), el margay (c) y el tirica (d), con áreas de aptitud de hábitat alta, marginal, y áreas sin hábitat.

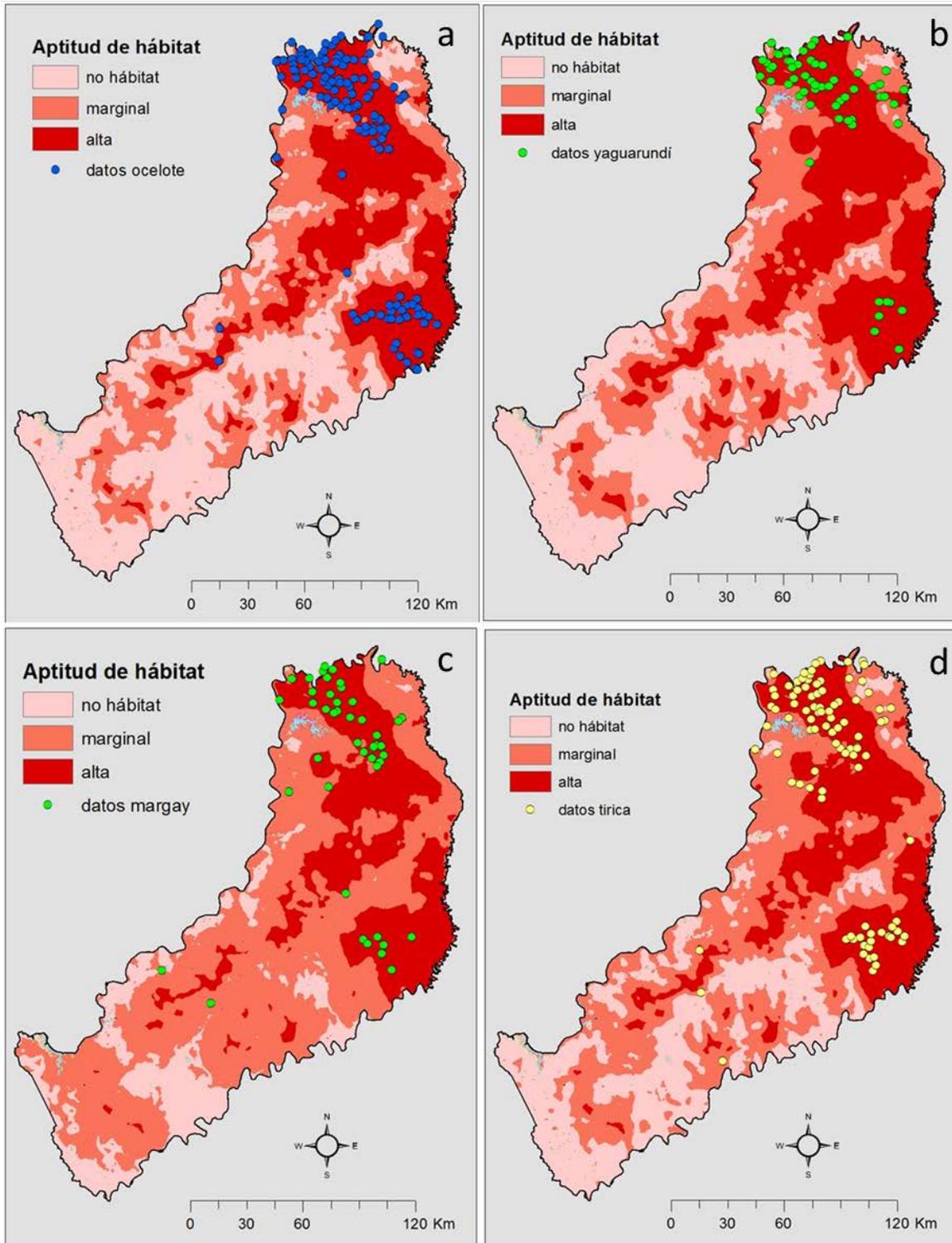


Tabla Apéndice 3. 1. Modelos de ocupación del ocelote en R, ordenados según el menor valor de AIC.

Modelos	AIC	Δ AIC	AIC peso	# Param
psi(Trat, costAcc)p(.)	272,53	0	1,40E-01	5
psi(Trat, costAcc)p(toques)	273,03	0,5	1,10E-01	6
psi(Trat, costAcc +porcBosq)p(.)	273,21	0,69	9,80E-02	6
psi(Trat, costAcc +porcBosq)p(toques)	273,8	1,27	7,30E-02	7
psi(Trat, costAcc +Veget)p(.)	273,98	1,45	6,70E-02	6
psi(Trat)p(.)	274,1	1,57	6,30E-02	4
psi(costAcc +Veget)p(.)	274,59	2,06	4,90E-02	4
psi(Trat, costAcc +Veget)p(toques)	274,61	2,09	4,90E-02	7
psi(Trat)p(toques)	274,71	2,19	4,60E-02	5
psi(Trat, costAcc +porcBosq +Veget)p(.)	274,72	2,19	4,60E-02	7
psi(costAcc +Veget)p(toques)	274,97	2,44	4,10E-02	5
psi(Trat, costAcc +porcBosq +Veget)p(toques)	275,49	2,96	3,10E-02	8
psi(Trat, Veget)p(.)	275,5	2,97	3,10E-02	5
psi(Trat +porcBosq)p(.)	275,81	3,28	2,70E-02	5
psi(Trat, Veget)p(toques)	275,94	3,42	2,50E-02	6
psi(costAcc +porcBosq +Veget)p(.)	276,43	3,9	2,00E-02	5
psi(Trat +porcBosq)p(toques)	276,45	3,92	1,90E-02	6
psi(costAcc +porcBosq +Veget)p(toques)	276,86	4,34	1,60E-02	6
psi(Trat +porcBosq +Veget)p(.)	277,15	4,62	1,40E-02	6
psi(costAcc +porcBosq)p(toques)	277,65	5,12	1,10E-02	5
psi(Trat +porcBosq +Veget)p(toques)	277,68	5,16	1,00E-02	7
psi(costAcc)p(toques)	278,3	5,78	7,70E-03	4
psi(costAcc +porcBosq)p(.)	278,67	6,14	6,40E-03	4
psi(costAcc)p(.)	280,62	8,09	2,40E-03	3
psi(porcBosq +Veget)p(.)	284,18	11,66	4,10E-04	4
psi(porcBosq)p(toques)	284,57	12,04	3,40E-04	4
psi(porcBosq)p(.)	284,62	12,1	3,30E-04	3
psi(porcBosq +Veget)p(toques)	284,76	12,23	3,00E-04	5
psi(Veget)p(.)	289,2	16,68	3,30E-05	3
psi(Veget)p(toques)	290,25	17,73	2,00E-05	4
psi(.)p(toques)	298,24	25,72	3,60E-07	3
psi(.)p(.)	300,03	27,5	1,50E-07	2

Figura Apéndice 3. 1. Mapa de la probabilidad de ocupación del ocelote para cada estación de muestreo estimada mediante los modelos de ocupación para una especie.

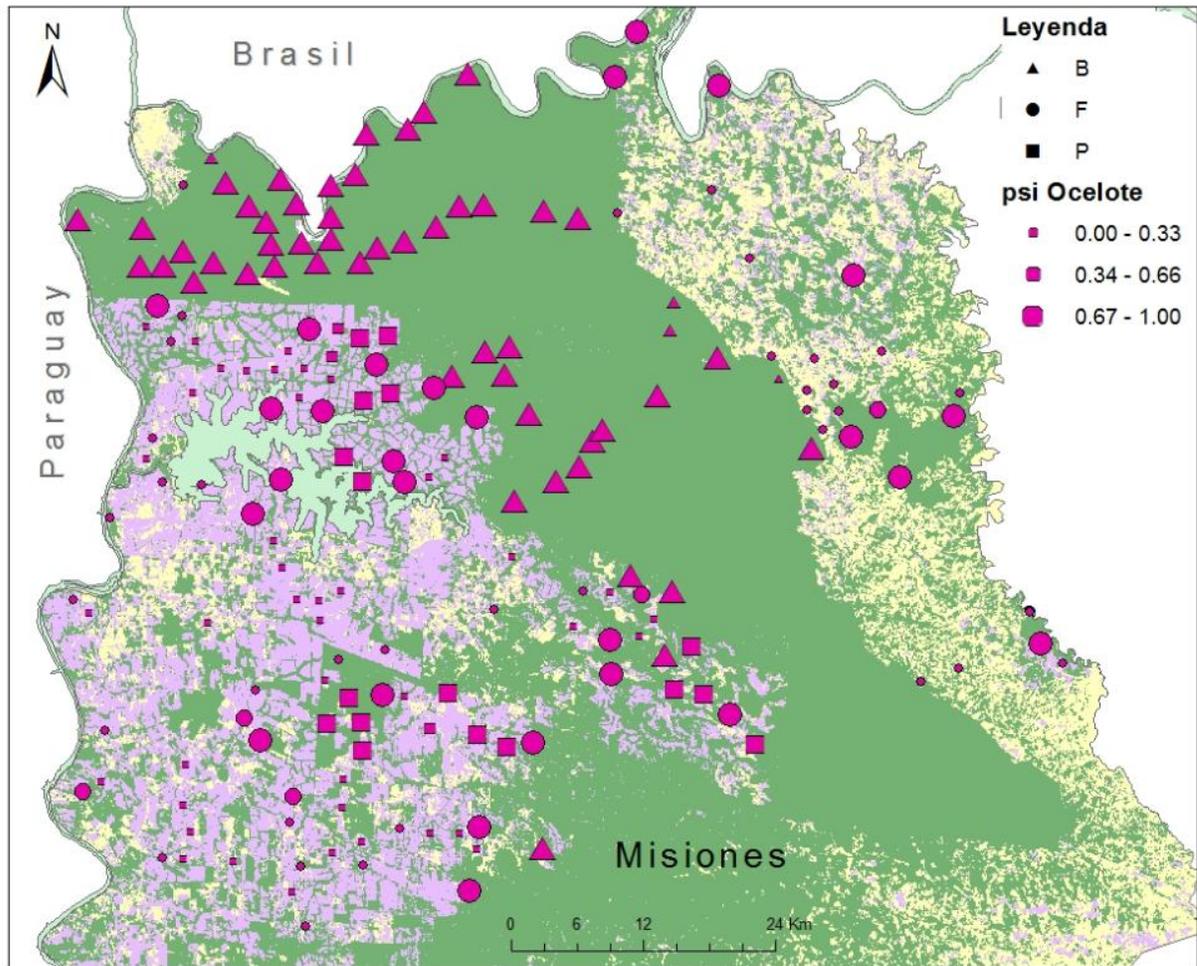


Tabla Apéndice 3. 2. Modelos de ocupación de co-ocurrencia corridos en el PRESENCE, ordenados según el menor valor de AIC.

Modelos	AIC	ΔAIC	AIC peso	#Paramet.
psiA,psiBA,psiBa, AccA, Trat, pA,pB,rA	563,78	0	0,434	9
psiA,psiBA,psiBa, AccAB, Trat, pA,pB,rA	565,78	2	0,1597	10
psiA,psiBA,psiBa, AccA, TratAB, pA,pB,rA	567,01	3,23	0,0863	11
psiA,psiBA,psiBa, AccA, TratA, pA,pB,rA	567,2	3,42	0,0785	9
psiA,psiBA,psiBa, AccA, Trat, pA,pB,rA,rBA,rBa	567,76	3,98	0,0593	11
psiA,psiBA=psiBa, AccA, Trat, pA,pB,rA,rB	567,85	4,07	0,0567	9
psiA,psiBA=psiBa, AccA, TratAB, pA,pB,rA	568,6	4,82	0,039	10
psiA,psiBA=psiBa, AccA, Trat, pA,pB,rA,rBA,rBa	569,64	5,86	0,0232	10
psiA,psiBA=psiBa, AccAB, Trat, pA,pB,rA	569,66	5,88	0,0229	9
psiA,psiBA,psiBa, AccAB, TratA, pA,pB,rA	571,32	7,54	0,01	10
psiA,psiBA,psiBa, Acc, Trat, pA,pB,rA,rB	571,94	8,16	0,0073	10
psiA,psiBA,psiBa, AccA, Trat, pA,pB,rA,rB	571,94	8,16	0,0073	10
psiA,psiBA,psiBa, AccA, pA,pB,rA	572,41	8,63	0,0058	7
psiA,psiBA=psiBa, AccA, Trat, pA,pB,rA	572,62	8,84	0,0052	8
psiA,psiBA,psiBa, AccA, Trat, p	574,15	10,37	0,0024	7
psiA,psiBA,psiBa, AccA, Trat, pA,pB	574,65	10,87	0,0019	8
psiA,psiBA,psiBa, Acc, pA,pB,rA,rB	579,85	16,07	0,0001	8
psiA,psiBA,psiBa, Acc, pA,pB,rA	581,76	17,98	0,0001	7
psiA,psiBA,psiBa, Acc, pA,pB,rA,rBA,rBa	581,77	17,99	0,0001	9
psiA,psiBA=psiBa, pA,pB,rA,rB	598,06	34,28	0	6
psiA,psiBA=psiBa,pA,pB,rA,rBA,rBa	598,98	35,2	0	7
psiA,psiBA,psiBa, pA,pB,rA,rB	600,06	36,28	0	7
psiA,psiBA,psiBa,pA,pB,rA,rBA,rBa	600,94	37,16	0	8

Figura Apéndice 4. 1. Fotografías de cámaras trampa de ocelote con presas en la boca. *Fuente: Proyecto Yaguareté.*



Figura Apéndice 4. 2. Fotografías de cámaras trampa de un jaguar con su presa, un tapir cazado la noche previa (arriba), y un ocelote, días más tarde, visitando la carcasa (abajo). Fuente: *Emilio White*.

