

Nótulas FAUNÍSTICAS

Segunda Serie

164

Octubre 2014

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

 **Universidad Maimónides**

LA IMPORTANCIA DE LOS ROEDORES EN LA DIETA DE DOS CARNÍVOROS SIMPÁTRICOS BAJO DIFERENTES CONTEXTOS DE DISPONIBILIDAD DE PRESAS EN LA PAMPA DE ACHALA, CÓRDOBA

Mónica Valeria Pia¹, Ricardo Baldi² y Arnaldo Mangeaud³

¹ Cátedra de Bioestadística, FCEfyN. UNC. Los Pinos 47, (5153) San Antonio de Arredondo, Córdoba, Argentina.

Correo electrónico: monicavpia@yahoo.com.ar

² Centro Nacional Patagónico, CONICET. Boulevard Brown 2915, (9120) Puerto Madryn, Argentina.

Correo electrónico: rbaldi@cenpat-conicet.gob.ar

³ Cátedra de Bioestadística, FCEfyN. UNC. Vélez Sarsfield 299. (5000) Córdoba, Argentina.

Correo electrónico: amangeaud@yahoo.com.ar

RESUMEN. Los predadores tope son las especies más afectadas por las alteraciones en las redes tróficas de origen antrópico. Examinamos la dieta de dos carnívoros simpátricos (puma *Puma concolor* y zorro colorado *Pseudalopex culpaeus smithersi*) y evaluamos la importancia de los roedores en términos energéticos, ya que los métodos tradicionales tienden a ser limitados. A pesar de que la ocurrencia y biomasa consumida por ambos carnívoros indican que los roedores fueron de gran importancia como presa, el estudio revela que los zorros colorados obtienen mayor cantidad de energía metabolizable a partir de los roedores, que los pumas. Las modificaciones del ambiente podrían amenazar seriamente a pumas y especialmente al zorro colorado debido a la gran importancia de estas presas en términos energéticos para su subsistencia. Además, los roedores no fueron suficientes para satisfacer las necesidades energéticas de los pumas, que deberán acceder a otras presas más grandes, como el ganado, agravando el conflicto con las actividades humanas.

ABSTRACT. IMPORTANCE OF RODENTS IN THE DIET OF TWO SIMPATRIC CARNIVORES UNDER DIFFERENTS CONTEXT OF PREY AVAILABILITY IN PAMPA DE ACHALA, CORDOBA. Top predators are the species most affected by alterations in food webs of anthropogenic origin. We examined the diet of two sympatric carnivores (*Puma concolor* puma and culpeo fox *Pseudalopex culpaeus smithersi*) and evaluated the importance of rodents in terms of energy, since traditional methods tend to be misleading. Although the occurrence and biomass consumed by both carnivores indicate that rodents were of great importance as prey, the study reveals that culpeo foxes get more metabolizable energy from rodents than pumas. Environmental changes could seriously threaten pumas and especially the culpeo fox because of the high importance of rodents in terms of energy for carnivore survival. Also, rodents did not fulfill the energetic needs of pumas, which may result in pumas depending on larger prey such as domestic livestock, increasing the conflict with humans.

INTRODUCCIÓN

Las intervenciones humanas provocan profundos cambios en el paisaje, ocasionando muchas veces un efecto cascada que involucra a varios de sus compo-

nentes (Woodrofe y Ginsberg, 1998). Entre los cambios provocados se encuentran las alteraciones de las redes tróficas en una comunidad, lo que puede acarrear cambios comportamentales de las especies, la declinación de sus poblaciones y hasta la desaparición de algunas de

ellas (Novaro *et al.*, 2000; Rau y Jiménez, 2002; Crooks, 2002; Novaro y Walker, 2005). En la cima de estas cadenas tróficas se encuentran los predadores tope, que resultan ser las especies más afectadas ya sea por los efectos sobre sus presas nativas, o por la persecución que sufren al consumir especies domésticas de alto valor económico para el hombre, como alternativa a la desaparición de sus presas autóctonas (Treves y Karanth, 2003; Wang y Macdonald, 2006). Un ejemplo de alteración de la red trófica lo constituye la actividad ganadera, que en la provincia de Córdoba (Argentina) se ha desarrollado desde el siglo XVII (Díaz *et al.*, 1994). Como consecuencia de su desarrollo, lo que provocó competencia por alimento y espacio con el ganado y caza furtiva, disminuyeron las poblaciones de herbívoros nativos medianos y grandes que constituían la base de presas de los carnívoros nativos (Novaro *et al.*, 2000; Baldi *et al.*, 2001; Novaro y Walker, 2005). Por otro lado, el reemplazo de biomasa de herbívoros nativos por introducidos representó una suerte de subsidio de presas para los carnívoros grandes y medianos, lo cual refleja en parte que las poblaciones de herbívoros nativos hayan declinado, pero no así la de los carnívoros, que cuentan con una fuente de alimento más estable (Novaro y Walker, 2005). Por otro lado, en ambientes donde la diversidad de herbívoros nativos es baja, los mamíferos pequeños resultan generalmente menos afectados por la competencia con el ganado que los herbívoros grandes, los cuales pueden sufrir hasta de erradicación local (Fedriani *et al.*, 2000). Por éste motivo, y cuando el ganado no es accesible, los carnívoros grandes deben alimentarse de presas más pequeñas, que también son fuente de alimento de otros carnívoros de menor tamaño, provocando un incremento en la competencia interespecífica por las presas (Gause, 1934; Sunquist *et al.*, 1989).

Hace ya casi un siglo, Gause (1934) propuso que las especies no pueden coexistir por mucho tiempo si los recursos que utilizan son demasiado similares, y Levins (1968) y MacArthur (1965), argumentaron que en un sistema competitivo, éstas especies eventualmente tenderán a segregarse en otras dimensiones, espacial o temporal, evitando así la interferencia por el uso del recurso. Consecuentemente, conocer en qué grado se produce la partición de recursos nos permite analizar los límites que impone la competencia interespecífica sobre el número de especies que pueden coexistir establemente (Schoener, 1974). En particular para los predadores, Hutchinson (1957) propuso que la ocurrencia de varias especies simpátricas (que coexisten) está mediada principalmente por la selección de diferentes tamaños de presas, y que existe una correlación positiva entre el tamaño corporal de los carnívoros y la biomasa de sus presas, es decir que carnívoros grandes se alimentan de presas grandes. En resumen, la teoría ecológica predice que, para que diferentes especies de carnívoros coexistan, debe existir partición de recursos o bien que el recurso en cuestión no esté limitado (Sih

et al., 1985). En vertebrados simpátricos, uno de los principales mecanismos que reducen la competencia interespecífica y permiten la coexistencia es consumir presas diferentes (Carbone *et al.*, 1999; Novack, 2003). Al mismo tiempo, como la composición dietaria está asociada al tamaño corporal de las especies de predadores, el grado de competencia interespecífica depende en gran parte de las diferencias en el tamaño corporal de los predadores potencialmente competidores (Gittleman y Harvey, 1982; Johnson y Franklin, 1994).

El puma (*Puma concolor*) y el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*), coexisten en gran parte de su distribución en Sudamérica. A través del área de distribución simpátrica, sus dietas varían en el tamaño de presas que consumen, y en la frecuencia cuando se trata de las mismas presas (Iriarte *et al.*, 1991; Jaksic *et al.*, 1992; Johnson y Franklin, 1994; Meserve *et al.*, 1996; Franklin *et al.*, 1999; Novaro *et al.*, 2000; Rau y Jiménez, 2002; Pia *et al.*, 2003; Zapata *et al.*, 2005; Walker *et al.*, 2007; Pia, 2013b). Diversos estudios han concluido que ambas especies son oportunistas y muestran plasticidad trófica en sus dietas (Crespo y De Carlo, 1963; Jaksic *et al.*, 1980; Novaro, 1997; Walker y Novaro, 2005).

En Pampa de Achala, los herbívoros nativos grandes, como el guanaco (*Lama guanicoe*), se extinguieron hace unos 200 años, por competencia con el ganado doméstico y la caza, y actualmente solo existe un grupo reducido, introducido por el hombre en la última década. Además, los mamíferos pequeños son menos abundantes en áreas con mayor cantidad de ganado doméstico (Pia *et al.*, 2003). Si bien los roedores muchas veces son percibidos como plagas por las pérdidas económicas y enfermedades que ocasionan, también juegan un importante rol ecológico como presas de muchos carnívoros. Los carnívoros más grandes de Pampa de Achala son el puma y una subespecie endémica de zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus smithersi*), de 40-80 kg y 4-6 kg de peso respectivamente. Dentro de un área protegida, el Parque Nacional Quebrada del Condorito (PNQC), se analizaron sus dietas anuales y se encontró que, a pesar de las diferencias en tamaño corporal, ambas especies se alimentan principalmente de las mismas presas nativas (cávidos pequeños: *cuis*es), y poseen una alta superposición del nicho trófico y baja diversidad trófica (Pia, 2013b). Mientras que fuera del parque se observó en los pumas una tendencia a alimentarse de presas más grandes reduciendo la superposición de la dieta entre ambos predadores (Pia, 2011). Sin embargo, fuera del parque se encontró un número muy bajo de heces de puma para su análisis por lo que se necesitan más muestras para robustecer los datos de dieta de puma fuera del área protegida.

La disponibilidad de presas de diferente tamaño en sitios vecinos al PNQC, y la baja diversidad trófica dentro del área protegida, permiten formular preguntas sobre las consecuencias de las alteraciones en la disponibilidad de presas sobre la ecología trófica de grandes predadores nativos. ¿Cómo varían su dieta en función

de la variación en la disponibilidad de presas?Cuál es su grado de dependencia hacia los roedores como presa? ¿Cuál de las especies de carnívoros puede persistir mejor ante el cambio de uso de tierras? ¿Alguna de las especies es capaz de beneficiarse del incremento en la población de roedores? Si bien algunas de estas preguntas ya han sido respondidas por estudios anteriores, el grado en el cual los carnívoros dependen de los roedores como presa permanece desconocido.

En este estudio se examinó la dieta de dos carnívoros simpátricos (puma y zorro colorado) y se evaluó la importancia de los roedores en sus dietas. La mayoría de los estudios que investigaron la dieta de carnívoros utilizaron la frecuencia de ocurrencia en las heces para determinar la presa más importante, pero éste método tiende a sobreestimar la importancia de los pequeños mamíferos en la dieta. Por éste motivo, el cálculo de la biomasa consumida con el uso de factores de corrección creado para cada carnívoro, nos acerca a una información más precisa y representativa de la dieta (Floyd *et al.*, 1978; Ackerman *et al.*, 1984). Si bien durante varios años se observó que los roedores fueron los más consumidos por ambos carnívoros, fuimos un paso más allá, y teniendo en cuenta que estos carnívoros varían en su fisiología y metabolismo, estimamos el aporte energético de los roedores en su dieta en relación a sus requerimientos energéticos diarios.

Área de estudio

El estudio se realizó en Pampa de Achala (31°50' S, 64°52' O), una plataforma a 2.000-2.200 m s.n.m. (Sierras Grandes, Córdoba, Argentina), caracterizada por pajonales, céspedes y bosques, alternada con afloramientos rocosos y quebradas. La temperatura es templada y fría, y la precipitación media anual es de 850 mm (Cabrera, 1976). Desde 1996, existe el Parque Nacional Quebrada del Condorito (36.737 ha, en adelante parque), donde se removió casi la totalidad del ganado doméstico (vacuno y ovino) presente en años anteriores, y solo existe ganado vacuno adulto para controlar el crecimiento excesivo de los pajonales (manejo supervisado). También, se reintrodujo un número bajo de guanacos (actualmente de unos 20 animales) en el corazón del parque pero que representa una presa poco accesible por su baja disponibilidad. Rodeando al parque, se encuentra la Reserva Hídrica Provincial de Achala (146.000 ha, en adelante reserva), donde la principal actividad económica desde el siglo XVII es la crianza de ganado doméstico, y que en el siglo XX reemplazó completamente a los herbívoros nativos grandes como el guanaco (Díaz *et al.*, 1994). Aquí se practica la ganadería extensiva (vacuno, ovino, caprino y equino), la infraestructura es escasa, y no se realiza un manejo para evitar la predación por carnívoros como por ejemplo, cuidado de majadas durante el día y en época de pariciones (Pia, 2013a).

MATERIALES Y MÉTODOS

La composición de la dieta de pumas y zorros colorados fue descripta a largo plazo durante el período 2003-2008 (Pia, 2013b), a excepción de la dieta de puma fuera del parque que solo fue descripta para los años 2007 y 2008 (Pia, 2011). También, en el año 2000 se evaluó el efecto del ganado doméstico sobre la dieta y selección de presas por parte del zorro colorado de Achala (Pia *et al.*, 2003).

Para estimar los requerimientos energéticos de éstos carnívoros, y la relación entre lo que ingieren y necesitan, se siguió el método propuesto por Mukherjee *et al.* (2004). Estos autores estimaron el porcentaje de energía obtenida a partir de los roedores consumidos por félidos y cánidos salvajes en base al peso seco de las heces observadas y esperadas, para luego obtener el número de deposiciones diarias y el número de individuos consumidos por día. De éste modo, se obtuvieron los pesos de las heces recolectadas a campo durante el año 2012, y la cantidad de individuos de roedores pequeños y medianos consumidos (individualizando mandíbulas de cada especie encontrada en cada hez) en los estudios de dieta realizados en años anteriores (Pia, 2011; Pia, 2013b). Teniendo en cuenta que los carnívoros necesitan consumir alimento equivalente al 7 - 10 % diario de su masa corporal (Delibes, 1980; McNab, 1989; Mukherjee *et al.*, 2004), y la tasa metabólica basal (TMB), medida como consumo de oxígeno, es el resultado de la potencia 0,75 de la masa corporal ($m^{0.75}$) (Kleiber, 1961), se obtuvo la cantidad de energía bruta y de materia seca, que permite estimar a partir de la cantidad de deposiciones diarias de heces de cada carnívoro, la energía metabólica que necesita cada carnívoro y el porcentaje que representa cada presa (Mukherjee *et al.*, 2004). De este modo, se evaluó la relación entre la energía necesaria por cada carnívoro y sus hábitos alimentarios en ambos contextos de disponibilidad de presas (PNQC y RHPA).

RESULTADOS

Los roedores pequeños representan la mayor parte de la dieta de presas consumidas por puma y zorro colorado. La composición de la dieta se describe en una serie de trabajos realizados con anterioridad en el área de estudio, y fueron utilizados para los análisis del presente trabajo (Pia *et al.*, 2003; Pia, 2011; Pia, 2013b).

El número medio de individuos de cricétidos (roedores pequeños) encontrado por hez no fue muy diferente entre predadores, pero si se observó una diferencia en el número medio de cávidos (cuises) encontrados por hez, siendo mayor en los pumas (Tabla 1). No se registró ni observó consumo de tucos (*Ctenomys sp.*) en las heces analizadas correspondientes a la reserva, y el consumo dentro del parque fue muy bajo.

La energía bruta (GE) consumida por día, fue estimada en 26.091-37.273 kj (kilojoule) por puma y

2.751-3.930 kJ por zorro colorado. El peso promedio de hez seca esperada producida por día fue estimado como 281 g para pumas y 30 g para zorro colorado, y el número de heces producidas por día fue estimada como 4 (cuatro) para puma, 1 (una) para zorro colorado dentro del parque y 2 (dos) heces de zorro dentro de la reserva (Tabla 2).

El número medio de individuos de roedores consumidos por día difirió entre pumas y zorros (Tabla 3), siendo mayor el consumo por pumas, principalmente de cuises.

Dentro del parque, la biomasa media de cricétidos consumida por día por puma fue de 93 g y 27 g por zorro. La biomasa media de cuises consumida por día por puma fue de 1.642 g y 343 g por zorro. La biomasa media de tucos consumida por día por pumas fue de 32 g y 9 g por zorro. Dentro de la reserva, los zorros consumieron por día 61 g de cricétidos y 339 g de cuises.

El puma consumió una mayor biomasa de roedores

que el zorro colorado dentro del parque en consistencia con su mayor masa corporal (Figura 1). Comparando entre áreas, la biomasa de roedores consumida por día por zorro colorado no difirió a pesar de la ausencia de consumo de tuco en la reserva (Figura 2).

En general, los cávidos representaron la presa de roedores más importante y conformaron entre el 85 y 93 % del total consumido en pumas y zorros tanto dentro como fuera del parque, seguidos por los cricétidos en un mínimo porcentaje (Tabla 4).

A pesar de que la frecuencia de ocurrencia de roedores en las heces no fue muy diferente entre predadores, y que la biomasa media de roedores consumidos por día fue mayor en los pumas, predicciones de un consumo diario de alimento de entre el 7 y 10% de la masa corporal, nos permiten sugerir que los zorros colorados obtienen mayor cantidad de energía metabolizable (%ME) del consumo de roedores que los pumas (Tabla 5), tanto dentro como fuera del parque.

		PARQUE		RESERVA	
		Puma (N=234)	Zorro (N=370)	Puma (N=11)	Zorro (N=61)
Cricétidos	Media	0,509	0,465	0,231	0,787
	IC	0,409-0,607	0,409-0,519	0,008-0,469	0,665-0,909
	Varianza	0,594	0,293	0,192	0,237
Cávidos	Media	1,312	0,868	0,231	0,639
	IC	1,170-1,454	0,833-0,902	0,008-0,469	0,518-0,761
	Varianza	1,219	0,115	0,192	0,234
Ctenómidos	Media	0,047	0,041	0	0
	IC	0,019-0,074	0,020-0,061		
	Varianza	0,045	0,039		

Tabla 1. Número medio de individuos de roedores encontrados por hez de puma *Puma concolor* y zorro colorado *Pseudalopex culpaeus smithersi* en las Sierras Grandes de Córdoba (N: número de heces analizadas por especie por sitio).

ESPECIE (peso promedio en kg)	Ingreso DM diario (g)	GE (kJ)/día	Peso promedio de hez seca esperada (g)	Peso medio de hez seca observada Parque (g)	N° heces/día Parque	Peso medio de hez seca observada Reserva (g)	N° heces/día Reserva
Puma (55)	1.155 - 1.650	26.091-37.273	281 (231-330)	62	4	-	-
Zorro (5,8)	121-174	2.751-3.930	30 (24-34)	21	1	15	1,9

Tabla 2. Ingreso diario de materia seca (DM), energía bruta (GE) y número de heces producidas por puma *Puma concolor* y zorro colorado *Pseudalopex culpaeus smithersi* en las Sierras Grandes de Córdoba.

ESPECIES	PARQUE		RESERVA	
	Puma (N=234)	Zorro (N=370)	Puma (N=11)	Zorro (N=61)
Cricétidos	2,31	0,67	-	1,52
Cávidos	5,97	1,25	-	1,23
Ctenómidos	0,21	0,06	0	0

Tabla 3. Número medio de roedores consumidos por día por puma *Puma concolor* y zorro colorado *Pseudalopex culpaeus smithersi* en las Sierras Grandes de Córdoba (N: número de heces analizadas por especie por sitio).

ROEDORES	PARQUE		RESERVA	
	Puma (N=234)	Zorro (N=370)	Puma (N=11)	Zorro (N=61)
Cricétidos	5	7	-	15
Cávidos	93	91	-	85
Ctenómidos	2	2	0	0

Tabla 4. Porcentaje de biomasa de roedores consumida por día por puma *Puma concolor* y zorro colorado *Pseudalopex culpaeus smithersi* en las Sierras Grandes de Córdoba.

Sitio	Especies	Biomasa roedores (g) ingerido/día	ME (kj) obtenida de roedores/día	% ME obtenida de roedores/día
Parque	<i>Puma concolor</i>	1.766	9.217	46 - 32
	<i>P. c. smithersi</i>	378	2.165	93 - 65
Reserva	<i>P. c. smithersi</i>	400	2.291	98 - 68

Tabla 5. Porcentaje de la energía metabolizable (%ME) obtenida de los roedores por puma *Puma concolor* y zorro colorado *Pseudalopex culpaeus smithersi* en las Sierras Grandes de Córdoba.

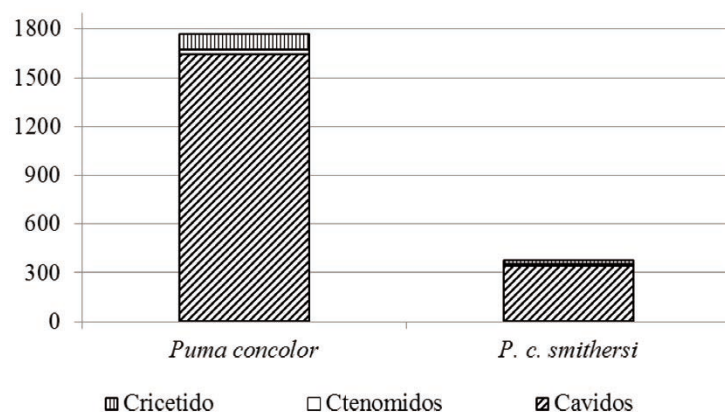


Figura 1. Biomasa media (en gramos) de roedores consumida por día por puma y zorro colorado dentro del Parque Nacional Quebrada del Condorito en las Sierras Grandes de Córdoba.

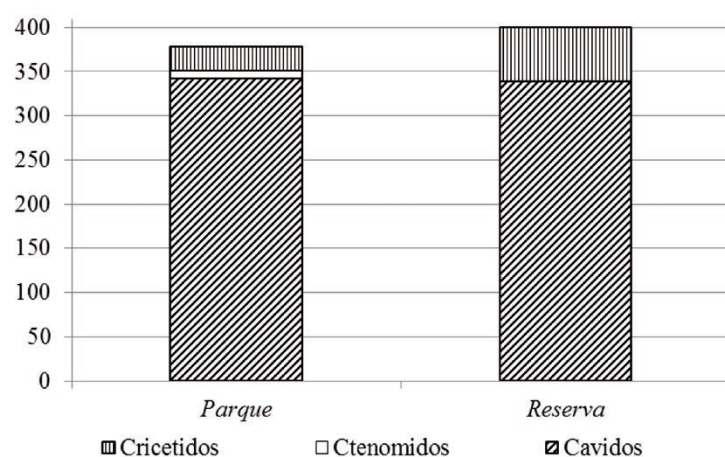


Figura 2. Comparación de la biomasa media (en gramos) de roedores consumida por día por zorro colorado en el Parque Nacional Quebrada del Condorito y Reserva Hídrica Provincial de Achala en las Sierras Grandes de Córdoba.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A lo largo de los años se observó que los mamíferos pequeños representan las presas más importantes para los carnívoros tope de Pampa de Achala, el puma y la

subespecie endémica de zorro colorado (Pia *et al.*, 2003; Pia, 2011; Pia, 2013b). Estudios sobre éstos carnívoros demostraron que los roedores pequeños y medianos ocurren en más del 40% de las heces en pumas y más del 80% en zorros colorados y que éste porcentaje es

mayor en áreas donde la densidad de ganado doméstico es bajo (Pia *et al.*, 2003; Pia, 2011; Pia, 2013b). Sin embargo, las comparaciones basadas solo en porcentajes de frecuencias pueden resultar engañosas. Nuestros resultados destacan la importancia de estimar la contribución de las presas en términos de energía en vez de simplemente la biomasa o porcentaje de ocurrencia. A pesar de que la frecuencia de ocurrencia y biomasa consumida por ambos carnívoros indican que los roedores fueron de gran importancia como presa, los cálculos energéticos revelan que los zorros colorados obtienen mayor cantidad de energía metabolizable (ME) a partir de los roedores, que los pumas. Las comparaciones de las dietas de los carnívoros simpátricos o de especies que habitan diferentes localizaciones geográficas, serían más precisas y significativas si los requerimientos energéticos de los predadores fueran tenidos en cuenta. Los pumas y zorros colorados muestran una gran variación en su tamaño corporal a través de su rango de distribución (Currier, 1983; Novaro, 1997). Debido a que las demandas energéticas están relacionadas con el tamaño corporal, es importante considerar y tener en cuenta esto cuando se comparan las dietas a lo largo del rango de distribución geográfica.

Hace una década, Pia *et al.* (2003) evaluaron el efecto del ganado doméstico sobre los roedores en el mismo sitio de estudio de este trabajo, y encontraron que mayores abundancias de ganado afectan negativamente las poblaciones de este grupo de presas debido a la pérdida de cobertura vegetal y alimento. Carnívoros como los zorros colorados que dependen en gran medida de los roedores, pueden ser afectados por los cambios en la abundancia de estas presas. La persistencia de esta especie en sitios con presencia humana como la reserva, puede deberse a que los zorros tratan de evitar sitios cercanos a los poblados y también a que su densidad es menor en comparación con la del parque (Pia *et al.*, 2013). Por otro lado, modificaciones del ambiente como la ganadería, incendios o el avance de las urbanizaciones, podrían amenazar seriamente a pumas y especialmente al zorro colorado debido a la gran importancia de éstas presas en términos energéticos para su subsistencia.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Intendencia del P.N. Quebrada del Condorito y a la Delegación Regional Centro por el apoyo y los permisos de investigación. A CONICET por el soporte financiero.

BIBLIOGRAFÍA

ACKERMAN, B.B., F.G. LINDZEY y T.P. HE-MKER. 1984. Cougar food habits in southern Utah. *Journal of Wildlife Management*, 48 (1): 147-155.

BALDI, R., S.D. ALBON y D.A. ELSTON. 2001.

Guanacos and sheep: evidence for continuing competition in arid Patagonia. *Oecología*, 129: 561-570.

CABRERA, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Buenos Aires. 2: 85 pp.

CARBONE, C., G.M. MACE, S.C. ROBERTS y D.W. MACDONALD. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286-288.

CRESPO, J.A. y J.M. DE CARLO. 1963. Estudio ecológico de una población de zorros colorados. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 1(1): 1-65.

CROOKS, K.R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 6: 488-502.

CURRIER, M.J.P. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian species*, 200: 1-7.

DELIBES, M. 1980. Feeding ecology of the spanish lynx in the coto Doñana. *Acta Theriologica* 25 (24): 309-324.

DÍAZ, S., A. ACOSTA y M. CABIDO. 1994. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *Journal of Vegetation Science*, 5: 483-488.

FEDRIANI, J.M., T.K. FULLER, R.M. SAUVA-JOT y E.C. YORK. 2000. Competition and intra-guild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125: 258-270.

FRANKLIN, W.L., W.E. JONSON, R.J. SARNO y J.A. IRIARTE. 1999. Ecology of the Patagonia puma *Felis concolor patagonica* in southern Chile. *Biol. Conserv.* 90: 33-40.

FLOYD, T.J., L.D. MECH y P.A. JORDAN. 1978. Relating Wolf scat to prey consumed. *J. Wildl. Manage.* 42: 528-532.

GAUSE, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore, MD: Williams & Wilkins.

GITTLEMAN, J.L. y P.H. HARVEY. 1982. Carnivore Home range size, metabolic needs and ecology. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 57-63.

HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold spring harbour symposium on quantitative biology, 22: 415-427.

IRIARTE, J.A., W.E. JOHNSON y W.L. FRANKLIN. 1991. Feeding ecology of the Patagonia puma in southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 145-156.

JACKSIC, F.M., R.P. SCHLATTER y J.L. YAÑEZ. 1980. Feeding ecology of central chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy* 61 (2): 254-260.

JAKSIC, F.M., J.E. JIMÉNEZ, S.A. CASTRO y P. FEISINGER. 1992. Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semiarid Neotropical site. *Oecología* 89: 90-101.

- JOHNSON, W.E. y W.L. FRANKLIN. 1994.** Role of body size in the diets of sympatric Gray and Culpeo foxes. *Journal of Mammalogy* 75 (1): 163-174.
- KLEIBER, M. 1961.** The fire of life: an introduction to animal energetics. New York: John Wiley & Sons.
- LEVINS, R. 1968.** Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- MACARTHUR, R.H. 1965.** *Biol. Rev. (Camb)*, 40, 510.
- MCNAB, B.K. 1989.** Basal rate of metabolism, body size and food habits in the Order Carnivora. In *Carnivore behaviour, ecology and evolution*: 335-354. Gittleman, J. L. (Ed.). London: Chapman and Hall limited.
- MESERVE, P.L., J.R. GUTIÉRREZ, J.A. YUNGER, L.C. CONTRERAS y F.M. JAKSIC. 1996.** Role of biotic interactions in a small Mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology* 77: 133-148.
- MUKHERJEE, S., S.P. GOYAL, A.J.T. JOHN SINGH y M.R.P. LEITE PITMAN. 2004** The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India *J. Zool., Lond.* 262, 405-411.
- NOVACK, A.J. 2003.** Impact of subsistence hunting on the foraging ecology of jaguar and puma in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. Master of Science thesis, University of Florida, 38 págs.
- NOVARO, A.J. 1997.** *Pseudalopex culpaeus*. *Mammalian Species* 558: 1-8.
- NOVARO, A.J., M.C. FUNES y R.S. WALKER. 2000.** Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92: 25-33.
- NOVARO, A.J. y R.S. WALTER. 2005.** Human-induced changes in the role of carnivores in Patagonia. Pp: 267-287. En: RAY, J.C., K. H. REDFORD, R. STENNECK y J. BERGER (EDS.). *Large carnivores and the Conservation of Biodiversity*. Island Press.
- PIA, M.V., M.S. LÓPEZ y A.J. NOVARO. 2003.** Effects of livestock on the feeding ecology of endemic culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus smithersi*) in central Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 313-321.
- PIA, M.V. 2011.** Influencia conjunta de la vegetación, asentamientos humanos, caminos y actividades ganaderas sobre la ocurrencia y dieta de los carnívoros tope de Achala (Córdoba, Argentina). Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba.
- PIA, M.V. 2013a.** Evaluación del conflicto entre los carnívoros tope y productores ganaderos colindantes al Parque Nacional Quebrada del Condorito, Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Nótulas Faunísticas (segunda serie)*, 117: 1-10.
- PIA, M.V. 2013b.** Trophic interactions between puma and endemic culpeo fox after livestock removal in the high mountains of central Argentina. *Mammalia*, 77 (3): 273-283.
- PIA, M.V., D. RENISON, A. MANGEAUD, C. DE ANGELO y J.G. HARO. 2013.** Occurrence of top carnivores in relation to land protection status, human settlements and rock outcrops in the high mountains of central Argentina. *Journal of Arid Environments* 91: 31-37. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.11.004>.
- RAU, J.R. y J.E. JIMÉNEZ. 2002.** Diet of Puma (*Puma concolor*, Carnivora: Felidae) in Coastal and Andean Ranges of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37: 1-5.
- SCHOENER, T.W. 1974.** Resource partitioning in ecological communities. *Science, New Series*, 185 (4145): 27-39.
- SIH, A., P. CROWLEY, M. MCPEEK, J. PETRANKA y K. STROHMEIER. 1985.** Predation, competition, and prey communities: A review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 269-311.
- SUNQUIST, M.E., F. SUNQUIST y D.E. DANEKE. 1989.** Ecological separation in a Venezuelan llanos Carnivore community. *Advances in Neotropical Mammalogy*: 197-232.
- TREVES, A. y K.U. KARANTH. 2003.** Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology* 17: 1491-1499.
- WALKER, R.S., A.J. NOVARO, P. PEROVIC, R. PALACIOS, E. DONADIO, M. LUCHERINI, M. PIA y M.S. LÓPEZ. 2007.** Diet of the Andean mountain cat (*Leopardus jacobita*), colocolo (*Leopardus colocolo*), and culpeo (*Lycalopex culpaeus*) in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy* 88: 519-525.
- WANG, S.W. y D.W. MACDONALD. 2006.** Livestock predation by carnivores in Jigme Singye Wangchuck National Park, Bhutan *Biological Conservation* 129: 558-565.
- WOODROFFE, R. y J.R. GINSBERG. 1998.** Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280: 2126-2128.
- ZAPATA, S.C., A. TRAVAINI, M. DELIBES y R. MARTINEZ-PECK. 2005.** Food habits and resource partitioning between grey and culpeo foxes in southeastern Argentine Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40 (2): 97-103.