



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**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 presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el  
área Ciencias Biológicas

*Carlos Daniel De Angelo*

Directores de tesis: *Dr. Mario Di Bitetti*  
*Dr. Esteban Hasson*

Consejero de estudios: *Dra. Viviana Confalonieri*

Lugar de trabajo:  
*Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY)*  
*Universidad Nacional de Tucumán*

Buenos Aires, 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*)**

## **Resumen**

El Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP) es uno de los ambientes más amenazados del planeta por su alto grado de fragmentación, lo que pone en riesgo a las poblaciones de los mayores depredadores naturales en este ambiente: el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*). El objetivo principal de esta tesis fue conocer cómo afecta el proceso de fragmentación del BAAP a la persistencia de estos dos felinos. Se usaron análisis de imágenes satelitales para describir los cambios en el uso de la tierra. La expansión agrícola y la transformación de más de 75.000 km<sup>2</sup> de bosque nativo caracterizaron al BAAP entre 1973 y 2004, aunque el proceso de cambio fue diferente en los tres países que comparten este ambiente (Argentina, Brasil y Paraguay). Se utilizaron huellas de zoológico de pumas, jaguares y grandes cánidos, para evaluar los métodos tradicionales de identificación de huellas, los que demostraron altas tasas de error. Variables morfométricas medidas sobre las mismas huellas, fueron usadas en análisis de funciones discriminantes, mejorando la capacidad de diferenciación entre huellas de estas especies. Se conformó una red participativa de monitoreo, capacitando voluntarios para coleccionar registros de grandes felinos (heces, huellas, entre otros) a lo largo del BAAP. Las huellas se identificaron con el análisis mencionado y las heces mediante técnicas moleculares. La presencia del jaguar fue confirmada para gran parte del Corredor Verde de Misiones en Argentina, y para los mayores remanentes de selva de Brasil y Paraguay. El puma presentó una distribución más amplia, con registros en toda la Provincia de Misiones, e incluyendo áreas de Brasil y Paraguay donde el jaguar no fue detectado. Mediante un análisis factorial de nicho ecológico se encontró que pumas y jaguares habitan preferentemente en áreas con presencia de bosque nativo y protegidas, evitando áreas altamente modificadas y accesibles para el hombre. Sin embargo, el jaguar se mostró como una especie más sensible que el puma a los cambios y presiones antrópicas. Usando modelos lineales generalizados se observó que la persistencia del jaguar está determinada tanto por las condiciones actuales como históricas de la fragmentación del bosque, junto con las características de los usos de la tierra que lo rodean y las presiones humanas. Un modelo bidimensional de aptitud de hábitat permitió establecer la posible estructura espacial de la población de jaguares, y detectar áreas prioritarias para implementar diferentes medidas de manejo para conservar esta especie y el BAAP.

**Palabras clave:** Bosque Atlántico del Alto Paraná, conservación, distribución, estructura espacial, huellas, jaguar, monitoreo participativo, puma, respuesta a la fragmentación, usos de la tierra.



# The Upper Parana Atlantic Forest landscape and its effects on jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) distribution and population structure

## Abstract

The Upper Parana Atlantic Forest (UPAF) is one of the planet's most endangered environments on account of its being highly fragmented, a process that is threatening the largest natural predators of this area, the jaguar (*Panthera onca*) and the puma (*Puma concolor*). The main objective of this dissertation was to investigate the impact of the UPAF fragmentation and land use change on the persistence of both felids. Analyses of satellite images were used to describe changes in land use. Agricultural expansion and the transformation of more than 75.000 km<sup>2</sup> of native forest characterized the UPAF between 1973 and 2004, though the process of change was different in each of the three countries sharing this environment (Argentina, Brazil and Paraguay). A monitoring participatory network was created and volunteers were trained to collect samples from big felids, such as feces and tracks, throughout the UPAF. From these samples I derived presence data for these species from which I mapped their current distribution in the UPAF. Puma, jaguar and big canid tracks collected at zoos were used to evaluate traditional track identification methods which proved to show high error rates. Morphometric variables measured on zoo tracks were used in discriminant function analysis in order to improve differentiation between tracks of these species obtained by the participative network. Feces were identified by means of molecular techniques. Jaguar presence was confirmed in a large area of the Green Corridor in Misiones, and in the largest forest remnants of Brazil and Paraguay. Pumas showed a wider distribution, being recorded throughout Misiones province and including areas of Brazil and Paraguay where jaguars were not detected. An ecological niche factorial analysis showed that pumas and jaguars are mainly restricted to areas with native forest and avoid highly modified areas that are readily accessible to humans. The jaguar, however, proved to be a more sensitive species to landscape changes and anthropic pressures. Generalized lineal models indicate that jaguar persistence is determined not only by present conditions of this fragmented forest, but also by the fragmentation history of the landscape. Characteristics of surrounding land use and human pressure were also important to determinate jaguar presence in the forest remnants of the UPAF. A bidimensional model of habitat suitability allowed to determine the probable spatial structure of jaguar population and to detect priority areas to implement different management actions to preserve both this species and the UPAF.

**Key words:** Upper Parana Atlantic Forest, conservation, distribution, tracks, jaguar, participative monitoring, puma, response to fragmentation, land use change, spatial population structure.



## Agradecimientos

En la tentativa de hacer memoria de la enorme cantidad de gente e instituciones a las que les debo mi agradecimiento por su ayuda para mi trabajo doctoral, seguramente me será imposible recordarlos a todos. Sin embargo, haré el esfuerzo intentando listar a quienes sin su apoyo hubiese sido imposible llevar adelante este trabajo y además disfrutar en sobremanera esta increíble etapa de mi vida. Por esto, en estas pocas líneas quiero acercar mi inmensa gratitud para:

Mi novia y compañera de vida, Romina Rivero, a quien le debo no sólo una enorme ayuda en cada una de las etapas del trabajo sino también una interminable e incomparable paciencia, un perpetuo aliento y por sobre todo su imprescindible compañía, cariño y amor. Quiero incluir en este agradecimiento a toda su familia que nos ayudó y contuvo en estos años.

Mis padres, Cristina y Leonardo, que no sólo me dieron la vida sino que me enseñaron a disfrutar de ella y me transmitieron la pasión por “conocer” y la dedicación por “entender”. También a mis hermanos: Denis, Guillermo y Cristian; mi “hermanita” Anabela; mis cuñadas; y a mi querida abuela Marga a quien no dejo de extrañar. A todos ellos que tanto cariño me han dado y que no sólo me ayudaron, me enseñaron, me apoyaron en innumerables cosas, sino que además me tuvieron una gran paciencia y ¡hasta me dieron hermosos sobrinos!

Un agradecimiento muy especial para Mario Di Bitetti, mi director, quien desde un comienzo puso su confianza en mí y de quien aprendí entre tantas otras cosas a no temerle a los desafíos y a las dificultades que se enfrentan en el trabajo de la ciencia y la conservación. Otra parte inmensamente importante de mi gratitud es para mi compañero inseparable e irremplazable de toda esta aventura, Agustín Paviolo, a quien le debo su amistad y ayuda en todos los rincones de esta tesis, y el haberme transmitido su gigantesca pasión por los grandes depredadores. Junto a Mario y a Agustín recorrimos este camino, con idas y vueltas, aciertos y errores, pero sobre todo mucho esfuerzo compartido que nos permitió crecer y aprender, y es gran parte gracias a ellos que este trabajo fue posible.

Esteban Hasson, mi otro director que me dio su apoyo y conocimientos en momentos críticos de mi trabajo, y me abrió las puertas para acceder no sólo a una carrera doctoral en la UBA, sino a un mundo muy distinto que combinó genética, laboratorio, evolución, literatura, vida de gran ciudad y excelentes amistades.

Viviana Confalonieri, mi consejera de estudios, por sus aportes a mi carrera a pesar de mis apuros y la distancia, y a jurados que revisaron mi trabajo: Rubén Quintana, Silvia Matteucci y Marcelo Cassini; a quienes debo excelentes críticas que intentaré incorporar en este y en futuros trabajos.

Esteban Pizzio, Ricardo Melzew y Yamil Di Blanco, grandes amigos, “*tigres*” de raza y “*compinches*” con quienes compartí inmejorables momentos. También a todos los otros “*tigres*” que me ayudaron en estos años, en especial a Andrés García, Marcelo Gómez, Peônia Pereira, Jessica Prada, Lucía Palacio, Carolina Ferrari, Paula Cruz y Manuel Guevara.

Toda la Red de Colaboradores del Proyecto Yaguareté, que se compone de una gran cantidad de gente que prestó su voluntad, tiempo y esfuerzo para hacer posible este trabajo. Gracias a todos ellos que no sólo aportaron información de cada rincón de esta región, sino que en cada lugar me ofrecieron una mano amiga, un mate caliente o un “*tereré*” para este biólogo “*lento*” que los iba a visitar, y su compromiso de trabajar para conservar estas especies. En este punto, un especial agradecimiento a todos los guardaparques nacionales, provinciales, de ONGs y de empresas privadas que prestaron su tiempo y experiencia; también a las instituciones que brindaron un gran apoyo, particularmente al personal de la Administración de Parques Nacionales de Argentina (Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales, Parque Nacional Iguazú y Delegación Técnica Regional del NEA); el Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo de la Provincia de Misiones; y a la Dirección de Fauna Silvestre de la

Nación que facilitó las tareas de traslado y exportación de muestras. Del otro lado de la frontera quiero agradecer la colaboración del Instituto Chico Mendes de Conservación de Biodiversidad del Parque Nacional do Iguazu y a Itaipú Binacional de Brasil; y por el otro lado al Instituto de Derecho y Economía Ambiental, la Asociación Pro Cordillera San Rafael, Itaipú Binacional y la Fundación Moisés Bertoni de Paraguay, en especial a Juan Pablo Cinto, Víctor Tabel, Christine y Hans Hostettler, Celia Garayo, David Benítez, Rosalino Ayala, Myriam Velázquez, Sixto Fernández y Freddy Ramírez.

Todo el personal que pasó por estos años por la oficina “Selva Paranaense” de la Fundación Vida Silvestre Argentina, especialmente a Guillermo Placci, amigo y mentor, quien me atrajo a seguir las huellas del yaguaré por la tierra colorada, y a Daniela Rode, que desde un comienzo puso enormes esfuerzos para que mi trabajo saliera adelante. También quiero destacar el empeño y apoyo de Andrés Johnson, Ariel Tombo, Laura Aréjola, Manuel Jaramillo, Sofía Ferrari, Esteban Carabelli, Sandra Alliana y María José Pacha.

Mis amigos y compañeros que compartieron mis días por la tierra roja, entre todos ellos a Sergio Casertano, Diego Varela, Viviana Benesovsky, Celia Baldovino, Mariana Villagra, Lía Montti, Diego Larraburu, Genoveva Gatti, Paula Campanello, Gustavo Zurita, Fernanda Fabbio, Norma Hilgert, Eduardo Lestani, Ilaria Agostini, Ingrid Holzmann, Patricio Ramírez Llorens, Ricardo Schwarz, Mónica Camposano, Ben Hirsch, Brandon Wheeler, Fernando Zamudio, Alejandra Tauro y Claudia Amicone.

El Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY) y todo su personal, que me permitió contar con su apoyo institucional, respaldo y recursos en estos años.

Taiana Haag, quien con su esfuerzo y amistad me permitió descifrar los secretos de muchas de mis muestras y las bondades de la gente “*gaúcha*”. A Eduardo Eizirik y su equipo del Centro de Biología Genômica e Molecular de la Pontificia Universidad Católica de Río Grande do Sul que prestaron su conocimiento y apoyo para llevar adelante este trabajo.

Mis amigos y compañeros del Laboratorio de Evolución, quienes me permitieron sentirme más que a gusto en medio del mundo de las Drosophilas, los cactus y la evolución: Eduardo Soto, Juan José Fanara, Nicolás Lavagnino, Santiago Ceballos, Julieta Goenaga, Alejandra Korovaichuk, Juan Hurtado, Marcos Imberti, Paula Lipko, María Betti, Julián Mensch, Guillermo Folguera, Valeria Carreira, Paola Sassi, y especialmente a Cristian Corio de quien aprendí infinitos secretos del trabajo molecular.

Los colegas brasileños que ofrecieron grandes insumos de información para mi trabajo, en especial a Laury Cullen Jr., Denis Sana, Kaue Cachuba Abreu, Marina Xavier da Silva, Anne-Sophie Bertrand, Fernando Lima, Rafaela D’amico, Marcelo Oliveira y Alcides Ricieri Rinaldi.

Joanne Earnhardt y Eric Lonsdorf del Lincoln Park Zoo de Chicago, que con su amistad y conocimiento me permitieron conocer el mundo de los modelos poblacionales y maravillosos lugares y personas.

Fede, Pelusa y Juan Carlos Paviolo quienes no sólo me dieron una enorme ayuda en diferentes etapas de mi trabajo, sino que además me hicieron sentir parte de su familia con su gigantesca amistad y afecto.

Andrea Izquierdo, amiga y compañera de las largas luchas para interpretar los paisajes y las personas que nos rodean.

Thorsten Wiegand, a quien le debo monumentales cantidades de conocimiento que fue capaz de transmitirme en aquellas cálidas charlas en el café Zurich.

Todos mis amigos de toda la Provincia de Misiones, de Buenos Aires, Córdoba, Tucumán, Río Cuarto, Porto Alegre y Chicago, que me hicieron sentir “como en casa” en cada uno de esos lugares. Especialmente quiero mencionar a quienes me sufrieron de huésped o compañero de cursada alguna vez, particularmente a Eugenio Fernández Alanis, Paulo Chavez, Emiliano Muschetto, Romina Fox, Leonela Carabajal Paladino y Natalia Fracassi.



Todo el personal, voluntarios y autoridades de los zoológicos que colaboraron en la recolección de huellas, especialmente a: Miguel Avalos, Pablo Brandolín, Gabriel Boaglio, Emiliana Isasi-Catalá, Luciana Chiyo, Gabriel Ferreira Matos, Andrés Colmán, Wanderlei de Moraes, Mauricio Mealla, Silvia Moro, Nelson Pérez, Marcela Ramírez, Verónica Quiroga, Carrie Schloss, Adrián Sestelo y Daniel Villarreal.

Todos los colegas y expertos que sumaron su experiencia y entusiasmo para que nuestro trabajo saliera adelante. Entre ellos quiero destacar a Karina Schiaffino, Andrés Novaro, Pablo Perovic, Alejandro Giraud, Andrew Noss, Karen de Matteo, Rajapandian Kanagaraj, Gladys Mori, Ulhas Karanth, Marcella Kelly, Aldo Chiappe, Javier Pereira, y la sabiduría e inspiración de Peter Crawshaw Jr.

Finalmente enumero a continuación a las organizaciones cuyo apoyo financiero e institucional fue indispensable para el desarrollo del trabajo:

- Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de la República Argentina.
- Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF): WWF-International, WWF-USA, WWF-USA Species Action Fund, WWF Education for Nature Program, y WWF-Switzerland.
- Lincoln Park Zoo de los Estados Unidos.
- U. S. Fish and Wildlife Service.
- Kaplan Graduate Awards, Panthera Corporation.
- Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (ex LIEY, actual Instituto de Ecología Regional), Universidad Nacional de Tucumán.
- Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA).
- Laboratorio de Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Centro de Biología Genômica e Molecular de la Pontificia Universidad Católica de Río Grande do Sul.
- Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES), Administración de Parques Nacionales de Argentina.
- Delegación Técnica Regional del Noreste Argentino, Administración de Parques Nacionales de Argentina.
- Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo de la Provincia de Misiones.



*A Romi,  
a mis padres y hermanos,  
a mi abuela Marga.*

*“Consideré que aún en los lenguajes humanos no hay proposición que no implique el universo entero; decir el tigre es decir los tigres que lo engendraron, los ciervos y tortugas que devoró, el pasto de que se alimentaron los ciervos, la tierra que fue madre del pasto, el cielo que dio luz a la tierra...”*

Pensamiento de Tzinacán, el mágo de la pirámide de Qaholom, mientras intentaba descifrar la sentencia mágica en las manchas del jaguar prisionero en la celda vecina.

**Jorge Luis Borges**  
en “La Escritura del Dios” (El Aleph, 1949)



*“El Patudo”*, jaguar macho fotografiado en el año 2005 en la Reserva de Biósfera Yabotí, Misiones (foto: Agustín Paviolo, Proyecto Yaguareté)

## Tabla de contenidos

<b>EL PAISAJE DEL BOSQUE ATLÁNTICO DEL ALTO PARANÁ Y SUS EFECTOS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DEL JAGUAR (<i>PANTHERA ONCA</i>) Y EL PUMA (<i>PUMA CONCOLOR</i>) .....</b>	<b>I</b>
<b>RESUMEN .....</b>	<b>I</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>III</b>
<b>AGRADECIMIENTOS .....</b>	<b>V</b>
<b>TABLA DE CONTENIDOS .....</b>	<b>XI</b>
<b>LISTA DE TABLAS, RECUADROS Y ECUACIONES .....</b>	<b>XIV</b>
<b>LISTA DE FIGURAS, ESQUEMAS Y ANEXOS DIGITALES .....</b>	<b>XVI</b>
<b>CAPÍTULO I. EL BOSQUE ATLÁNTICO, SUS PAISAJES Y SUS MAYORES DEPREDADORES .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Las interacciones entre las especies y el paisaje como herramientas de conservación .....</b>	<b>1</b>
1.1.1 La relación entre las especies y el paisaje .....	1
1.1.2. Las herramientas .....	4
<b>1.2. El paisaje: el Bosque Atlántico de Sudamérica .....</b>	<b>7</b>
1.2.1. El Bosque Atlántico y su estado de conservación .....	9
1.2.2. El Bosque Atlántico del Alto Paraná .....	11
<b>1.3. Las especies: el puma y el jaguar .....</b>	<b>14</b>
1.3.1. El jaguar ( <i>Panthera onca</i> ) .....	16
1.3.2. El puma ( <i>Puma concolor</i> ) .....	19
1.3.3. Los jaguares y pumas en el Bosque Atlántico del Alto Paraná .....	21
<b>1.4. Sobre esta tesis doctoral .....</b>	<b>25</b>
1.4.1. Objetivos y estructura general del trabajo .....	26
<b>CAPÍTULO II. EL BOSQUE ATLÁNTICO DEL ALTO PARANÁ, CONFIGURACIÓN DE SU PAISAJE EN EL ESPACIO Y EN EL TIEMPO ....</b>	<b>29</b>
<b>2.1. Introducción .....</b>	<b>29</b>
<b>2.2. Materiales y métodos .....</b>	<b>31</b>
2.2.1. Área de estudio .....	31
2.2.2. Usos de la tierra y demografía a lo largo del tiempo .....	33
2.2.3. Etapas de la transición en el uso de la tierra .....	38
<b>2.3. Resultados .....</b>	<b>39</b>
2.3.1. Usos de la tierra y demografía a lo largo del tiempo .....	39
2.3.2. Etapas de la transición en el uso de la tierra .....	49

<b>2.4. Discusión .....</b>	<b>53</b>
2.4.1. Los usos de la tierra y su análisis en el espacio y el tiempo .....	53
2.4.2. El proceso de transformación de la tierra en el BAAP .....	54
2.4.3. Usos de la tierra, fragmentación y biodiversidad.....	62

**CAPÍTULO III. IDENTIFICACIÓN DE HUELLAS DE PUMA Y JAGUAR:  
PUESTA A PRUEBA DE MÉTODOS TRADICIONALES Y ANÁLISIS  
MULTIVARIADOS ..... 65**

<b>3.1. Introducción.....</b>	<b>65</b>
<b>3.2. Materiales y métodos.....</b>	<b>67</b>
3.2.1. Origen de las muestras.....	67
3.2.2. Recolección y procesamiento de huellas .....	68
3.2.3. Prueba de identificación con caracteres cualitativos.....	71
3.2.4. Validación de los criterios cuantitativos y categóricos tradicionales.....	71
3.2.5. Desarrollo y validación de modelos multivariados.....	72
3.2.6. Claves de identificación.....	73
<b>3.3. Resultados .....</b>	<b>74</b>
3.3.1. Prueba de identificación cualitativa.....	74
3.3.2. Métodos cuantitativos univariados y variables categóricas .....	74
3.3.3. Construcción y validación de modelos multivariados .....	76
3.3.4. Claves de identificación de huellas.....	81
<b>3.4. Discusión .....</b>	<b>84</b>
3.4.1. Los métodos existentes para identificar huellas de pumas y jaguares .....	84
3.4.2. Métodos de clasificación multivariados.....	85
3.4.3. Identificación de huellas desconocidas.....	88
3.4.4. Aplicaciones del método.....	90

**CAPÍTULO IV. UNA RED PARTICIPATIVA TRI-NACIONAL PARA EL  
MONITOREO DE ESPECIES EMBLEMÁTICAS: EL JAGUAR Y EL PUMA EN  
EL BOSQUE ATLÁNTICO DEL ALTO PARANÁ ..... 91**

<b>4.1. Introducción.....</b>	<b>91</b>
<b>4.2. Materiales y métodos.....</b>	<b>94</b>
4.2.1. Área de estudio .....	94
4.2.2. Monitoreo participativo .....	94
4.2.3. Procesamiento y análisis de datos.....	97
<b>4.3. Resultados .....</b>	<b>100</b>
4.3.1. Monitoreo participativo de los grandes depredadores .....	100
4.3.2. Distribución del puma y el jaguar en el BAAP.....	103
<b>4.4. Discusión .....</b>	<b>106</b>
4.4.1. Persistencia de los grandes felinos del BAAP .....	106
4.4.2. Red de monitoreo participativo.....	109
4.4.3. Especies emblemáticas, monitoreo participativo y conservación .....	118

**CAPÍTULO V. RESPUESTA DEL PUMA Y EL JAGUAR A LA PÉRDIDA Y  
MODIFICACIÓN DEL HÁBITAT ..... 119**

<b>5.1. Introducción.....</b>	<b>119</b>
<b>5.2. Métodos .....</b>	<b>121</b>

5.2.1. Área de estudio .....	121
5.2.2. Datos de presencia y variables eco-geográficas.....	121
5.2.3. Análisis factorial de nicho ecológico.....	128
<b>5.3. Resultados .....</b>	<b>132</b>
<b>5.4. Discusión .....</b>	<b>140</b>
5.4.1. Respuestas del puma y el jaguar a las modificaciones del hábitat .....	140
5.4.2. ¿Por qué el jaguar y el puma muestran respuestas de diferente magnitud a las presiones antrópicas?.....	144
 <b>CAPÍTULO VI. ESTRUCTURA ESPACIAL Y CONSERVACIÓN DE LOS JAGUARES EN EL BOSQUE ATLÁNTICO DEL ALTO PARANÁ.....</b>	 <b>153</b>
<b>6.1. Introducción.....</b>	<b>153</b>
<b>6.2. Métodos .....</b>	<b>156</b>
6.2.1. Área de estudio .....	156
6.2.2. Datos de origen y variables eco-geográficas.....	156
6.2.3. Análisis estadístico .....	157
6.2.4. Hipótesis de trabajo y selección de modelos .....	160
6.2.5. Estimación de la aptitud de hábitat y estructura espacial de la población .....	165
6.2.6. Evaluación del paisaje de conservación del BAAP .....	169
<b>6.3. Resultados .....</b>	<b>169</b>
6.3.1. Evaluación de hipótesis y selección de modelos .....	169
6.3.2. Modelos generales .....	173
6.3.3. Modelo bidimensional .....	177
6.3.4. Evaluación de la Visión de Biodiversidad .....	184
<b>6.4. Discusión .....</b>	<b>186</b>
6.4.1. Ventajas y limitaciones de los modelos de hábitat desarrollados .....	186
6.4.2. Las respuestas del jaguar a las condiciones del paisaje .....	189
6.4.3. La estructura espacial de la población de jaguares en el BAAP .....	196
6.4.4. Aplicaciones al manejo y la conservación.....	199
6.4.5. La conservación de los jaguares en el BAAP .....	204
 <b>CAPÍTULO VII. CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	 <b>207</b>
 <b>CAPÍTULO VIII. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	 <b>217</b>
 <b>CAPÍTULO IX. APÉNDICES.....</b>	 <b>241</b>
9.1. Tablas de los apéndices .....	241
9.2. Figuras de los apéndices .....	248
9.3. Anexos digitales .....	251

# Lista de tablas, cuadros y ecuaciones

Tabla.....	N° Página
<i>Tabla 1.1. Riqueza de especies y endemismos para diferentes grupos biológicos en el Bosque Atlántico (Conservation International 2008).</i> .....	8
<i>Tabla 1.2. Número de especies de mamíferos, aves y anfibios del Bosque Atlántico categorizadas como amenazadas por la UICN para los años 2003-2004: Vulnerable (VU), En peligro (EN) y En peligro crítico (CR) (Mittermeier et al. 2005).</i> .....	9
<i>Tabla 2.1. Clases y subclases usadas para la clasificación supervisada de imágenes para la descripción de los usos de la tierra en los tres periodos. Los tipos de usos resultan de una simplificación de las clases realizada para el análisis del patrón de cambios.</i> .....	36
<i>Tabla 2.2. Superficie y porcentaje de bosque transformado en los distintos períodos y uso al que fue destinada el área deforestada<sup>a</sup></i> .....	45
<i>Tabla 2.3. Matriz de componentes rotados para el análisis de 1988 (método de rotación por normalización Equamax con Kaiser, 5 iteraciones). Componentes extraídos con autovalores &gt; 1 explican el 73,5% de la variación.</i> .....	49
<i>Tabla 2.4. Matriz de componentes rotados para el análisis de 2004 (método de rotación por normalización Equamax con Kaiser, 4 iteraciones). Componentes extraídos con autovalores &gt; 1 explican el 71,5% de la variación.</i> .....	49
<i>Tabla 2.5. Interpretación de las categorías o sub-etapas del proceso de transición determinadas a partir de la relación positiva o negativa de las distintas variables con los componentes principales (CP) extraídos en el análisis (ver Tablas 2.3 y 2.4).</i> .....	50
<i>Tabla 3.1. Resumen de los caracteres cualitativos tradicionales usados para diferenciar huellas (compilado de Schaller y Crawshaw Jr 1980; Smallwood y Fitzhugh 1989; Aranda 1994; Childs 1998; Brown y Lopez Gonzalez 2001; Shaw et al. 2007): grandes cánidos versus grandes félidos (principalmente descritos para huellas de perros y pumas); y jaguares versus pumas. Ver dibujos comparativos de las huellas en la Figura 3.1.</i> .....	69
<i>Tabla 3.2. Criterios cuantitativos de identificación descritos en la literatura para diferenciar huellas de perro y puma, y huellas de puma y jaguar.</i> .....	70
<i>Tabla 3.3. Listado de los modelos discriminantes seleccionados y sus características.</i> .....	77
<i>Recuadro 3.1. Descripción de las variables usadas para los modelos multivariados. Ver Fig. 3.1 para las referencias de las mediciones para cada variable.</i> .....	78
<i>Tabla 3.4. Rangos de valores discriminantes y su probabilidad a posteriori asociada para cada modelo propuesto. Se muestra el número de casos originales (de entrenamiento), excluidos e independientes que corresponden a cada rango. Ver en la Figura 3.4 la distribución de los datos a lo largo de los valores discriminantes.</i> .....	79
<i>Tabla 3.5. Descripción de las funciones discriminantes correspondientes a cada modelo y las mediciones necesarias para calcularlas.</i> .....	80
<i>Tabla 4.1. Listado de las principales áreas cubiertas por equipos de colaboradores entre 2002 y 2008 que sirven de referencia a la Fig. 4.1. Se detallan las áreas correspondientes al monitoreo del Alto Paraná-Pontal do Paranapanema (APP) y a la Red de Monitoreo del Proyecto Yaguareté (RMPY), como el país al que pertenece cada región.</i> .....	101
<i>Tabla 4.2. Registros confirmados de presencia de puma y jaguar en el BAAP entre julio de 2002 y julio de 2008 ordenados según el tipo de registro.</i> .....	104
<i>Tabla 5.1.a. Características del paisaje utilizadas para el análisis del capítulo V y VI. Los símbolos y letras finales indican el tipo de análisis que se utilizó para representar las características como variables eco-geográficas a diferentes escalas según se describe en la Tabla 5.1.b.</i> .....	123
<i>Tabla 5.1.b. Análisis espaciales aplicados para las diferentes características del paisaje de la Tabla 5.1.a.</i> .....	125
<i>Tabla 5.2. Velocidades estimadas para las diferentes vías de acceso y superficies utilizadas en el análisis de accesibilidad. Velocidades adaptadas para este análisis a partir de las estimaciones de Nelson (2000), Farrow y Nelson (2001), Somma (2006) y Nelson (2008).</i> .....	127
<i>Tabla 5.3.a. Correlación entre los 7 factores extraídos y las variables eco-geográficas para el análisis factorial de nicho ecológico del puma. El factor 1 explica el 100% de la marginalidad y se aclara entre paréntesis el porcentaje de especialización correspondiente a cada factor.</i> .....	133



<b>Tabla 5.3.b.</b> Correlación entre los 8 factores extraídos y las variables eco-geográficas para el análisis factorial de nicho ecológico del jaguar. El factor 1 explica el 100% de la marginalidad y se aclara entre paréntesis el porcentaje de especialización correspondiente a los otros factores. ....	134
<b>Tabla 5.4.</b> Caracterización de la amplitud nicho ecológico del puma y el jaguar a partir del análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) y el análisis de funciones discriminantes. ....	138
<b>Tabla 5.5.</b> Comparación entre las regiones categorizadas aptas para el puma y el jaguar, y las regiones clasificadas sólo aptas para el puma. Las EGVs se ordenaron de mayor a menor diferenciación por el valor del estadístico Z de la prueba U de Mann-Whitney (n = 590 puntos aleatorios para cada región). ....	139
<b>Tabla 5.6.</b> Características generales del rango de distribución histórico del puma y el jaguar .....	144
<b>Tabla 6.1.</b> Hipótesis generales y particulares utilizadas para generar los modelos y determinar las variables para el modelo general en el eje relativo al paisaje. Las hipótesis son puestas a prueba mediante los GLM construidos con las EGVs seleccionadas (ver Tabla 5.1 y 5.2 para la definición de las variables).....	163
<b>Tabla 6.2.</b> Hipótesis generales y particulares utilizadas para generar modelos y determinar las variables para el modelo general en el eje relativo al disturbio humano directo. Las hipótesis son puestas a prueba mediante los GLM construidos con las EGVs seleccionadas (ver Tabla 5.1 y 5.2 para la definición de las variables).....	164
<b>Ecuación 6.1.</b> Relación funcional usada para estimar la probabilidad relativa de ocurrencia de la especie ( $P_{(y)}$ ) en función de una serie n de variables independientes ( $V_i$ ), donde a representa el valor de la intersección y $\beta_i$ los coeficientes de regresión correspondientes estimados a partir de los modelos lineales generalizados (Guisan y Zimmermann 2000).....	166
<b>Tabla 6.3.</b> Valores de significación ( $\chi^2$ ), ajuste (AICc) y peso relativo ( $w_r$ ) correspondientes a las hipótesis particulares y generales evaluadas en el eje de paisaje. $D^2_{adj}$ es un estimador de la proporción de desviación total explicada por el modelo (Guisan y Zimmermann 2000). Se destacan los modelos de mayor ajuste (menor AICc). ....	171
<b>Tabla 6.4.</b> Valores de significación ( $\chi^2$ ), ajuste (AICc) y peso relativo ( $w_r$ ) correspondientes a las hipótesis particulares y generales evaluadas en el eje de disturbio humano. $D^2_{adj}$ es un estimador de la proporción de desviación total explicada por el modelo (Guisan y Zimmermann 2000). Se destacan los modelos de mayor ajuste (menor AICc). ....	172
<b>Tabla 6.5.</b> Evaluación de los modelos finales seleccionados. El índice de Boyce evalúa el grado de correlación entre los valores de aptitud de hábitat y la proporción entre las presencias predichas por el modelo y las esperadas por azar en función al área disponible (ver Fig. 6.3). Los otros indicadores determinan el grado de ajuste en función de la proporción de aciertos en la clasificación de presencias y ausencias. La validación cruzada representa el porcentaje promedio de clasificaciones correctas de presencias (sensitividad) y ausencias (especificidad) y general, de particiones de datos no usadas para generar modelos en 10 repeticiones. ....	174
<b>Tabla 6.6.</b> Parámetros correspondientes a los modelos generales de cada eje y al modelo global (ver Tabla 5.1 y 5.2 para la definición de las variables). ....	174
<b>Tabla 6.7.</b> Evaluación del paisaje de conservación de la Visión de Biodiversidad en relación al modelo bidimensional de aptitud de hábitat para el jaguar en el BAAP. Las categorías del modelo bidimensional corresponden a las Figuras 6.7, 6.8 y 6.9. ....	185
<b>Tabla 9.1.</b> Listado y características de las imágenes satelitales utilizadas para el análisis de las características e historia del paisaje (Capítulo II). Se considera uso parcial si se utilizó menos del 75% de la imagen original. ....	241
<b>Tabla 9.2.</b> Precisión estimada para las distintas clases de la clasificación de usos de la tierra del año 2004, utilizando como control áreas homogéneas (círculos de 1 km <sup>2</sup> ) en imágenes Quickbird de alta resolución de GoogleEarth (n = 790). ....	242
<b>Tabla 9.3.</b> Listado de áreas protegidas incluidas en los análisis del Capítulo III y su categorización respectiva para las variables usadas en los Capítulos V (“anp”) y VI (“anp_cat”). ....	243
<b>Tabla 9.4.</b> Resumen de las dimensiones obtenidas de las huellas colectadas en el campo (Capítulo VI) e identificadas como puma y jaguar por el método descrito en el Capítulo III. ....	245
<b>Tabla 9.5.</b> Comparación entre la clasificación preliminar de las huellas de campo (Capítulo IV) realizada por los coordinadores de la RMPY mediante caracteres cualitativos, con los resultados de la clasificación hecha por el análisis discriminante del Capítulo III. En azul se destacan los “aciertos” y en rojo los “errores” en la clasificación previa. ....	246
<b>Tabla 9.6.</b> Porcentajes de error en la clasificación preliminar cualitativa de las huellas colectadas en el campo (Capítulo IV). ....	246
<b>Tabla 9.7.</b> Características de las subunidades de conservación propuestas para los jaguares del BAAP. Ver detalles en la Figura 6.12 y en los Anexos Digitales 9.7 y 9.8. ....	247

# Lista de figuras, esquemas y anexos digitales

## Figura.....Nº Página

<b>Figura 1.1.</b> Esquema de algunos de los factores que intervienen en la distribución de las especies (modificado de Soberon y Peterson 2005; Soberon 2007). Los diagramas representan las condiciones ambientales abióticas (A), las condiciones biológicas (B) y la accesibilidad de la especie hacia las diferentes áreas (M). Las sub-poblaciones o poblaciones “fuente” (círculos negros) se encontrarán en las áreas de intersección de estas tres condiciones, mientras que el resto de las regiones accesibles pueden constituir potenciales sumideros (áreas donde la especie puede encontrarse pero tendrá tasa de crecimiento negativo debido a la falencia en las condiciones biológicas y/o ambientales; Pulliam 2000). Las áreas con condiciones ambientales y biológicas aptas pero que se encuentran inaccesibles por razones históricas o actuales, constituyen áreas de distribución potencial (P). La intervención humana (H), en este caso, se representa como una condición externa que puede afectar cualquiera de los factores y/o sus interacciones. ....	2
<b>Figura 1.2.</b> Complejo de ecorregiones que componen el Bosque Atlántico de Sudamérica (modificado de Di Bitetti et al. 2003). ....	8
<b>Figura 1.3.</b> Ubicación del Bosque Atlántico entre: a) las “Global 200” del WWF (WWF 2001); y b) los “biodiversity hotspots” de Conservation International (Mittermeier et al. 2005). ....	10
<b>Figura 1.4.</b> Superficie original ocupada por el Bosque Atlántico del Alto Paraná y las ecorregiones con las que limita (Di Bitetti et al. 2003). ....	12
<b>Figura 1.5.</b> Paisaje para la conservación de la biodiversidad del BAAP, resultante del trabajo de la Visión de Biodiversidad utilizando al jaguar como especie paraguas (Di Bitetti et al. 2003). ....	14
<b>Figura 1.6.</b> Áreas prioritarias para la conservación del jaguar en todo su rango de distribución (Jaguar Conservation Units: JCU, Sanderson et al. 2002c; actualizado por Zeller 2007). ....	25
<b>Esquema 2.1.</b> Trayectoria general de los cambios en el uso de la tierra y ejemplos de algunos conductores y procesos socioeconómicos y naturales asociados (modificado de DeFries et al. 2004; Mustard et al. 2004; Foley et al. 2005). ....	30
<b>Figura 2.1.</b> a) Delimitación del área de estudio, en relación a los límites del Bosque Atlántico del Alto Paraná utilizados en la Visión de Biodiversidad (Di Bitetti et al. 2003). b) División política del área de estudio. Ver más detalles en el Anexo digital 9.1. ....	32
<b>Figura 2.2.</b> Superficies ocupadas por los distintos usos a través del tiempo en el área de estudio. ....	40
<b>Figura 2.3.</b> Mapas de cobertura de los usos de la tierra para los tres períodos considerados: a) 1973; b) 1988 (página siguiente); y c) 2004 (página siguiente). Ver detalles en Anexo digital 9.2. ....	40
<b>Figura 2.3.</b> Mapas de cobertura de los usos de la tierra para los tres períodos considerados: a) 1973 (página anterior); b) 1988; y c) 2004. Ver detalles en Anexo digital 9.2. ....	41
<b>Figura 2.4.</b> Superficies ocupadas en cada país por los distintos usos de la tierra en los diferentes períodos: a) Argentina; b) Brasil; y c) Paraguay. ....	42
<b>Figura 2.5.</b> Cobertura de bosque nativo: a) 1973; b) 1988; c) 2004; d) Áreas deforestadas (en rojo) y bosque recuperado (en verde oscuro) en el período estudiado. ....	44
<b>Figura 2.6.</b> Variación en dos índices básicos de fragmentación a lo largo del tiempo en el bosque remanente en los tres países: a) Promedio de tamaño de los fragmentos (en km <sup>2</sup> ); b) Índice de proximidad promedio entre fragmentos (este índice se incrementa cuando el paisaje está más ocupado por fragmentos de la misma clase y éstos están más cercanos y continuos o menos fragmentada su distribución). ....	45
<b>Figura 2.7.</b> Cambios demográficos en la región del BAAP en Argentina, Paraguay y Brasil para el período 1970-2000. a) Población en millones de habitantes en el área de estudio (total, urbana y rural); b) Población total por país; c) Población urbana por país; d) Población rural por país. En estos últimos tres casos la población está expresada en total de habitantes corregido por el área total en km <sup>2</sup> correspondiente a cada país dentro del área de estudio. ....	46
<b>Figura 2.8.</b> Distribución de la población rural en la región a lo largo del tiempo. ....	47
<b>Figura 2.9.</b> Distribución espacial de los cambios relativos en las densidades poblacionales totales (ver Fig. 2.7.b) y de población rural (ver Fig. 2.8) entre 1970 y 2000. ....	47
<b>Figura 2.10.</b> a) Evolución de la superficie protegida en el área de estudio en el período estudiado (1970 – 2004). b) Porcentaje del territorio de cada país dentro del área de estudio bajo niveles legales de protección (1970 – 2004). c) Distribución y época de creación de las áreas protegidas en los tres países	

que componen el BAAP (1934 – 2007). Ver detalles en la Tabla 9.3 de los apéndices y en el Anexo digital 9.1.....	48
<b>Figura 2.11.</b> Sub-etapas de la transición en los usos de la tierra en el BAAP en 1988 y en el 2004. Las sub-etapas representan tanto el patrón de usos de ese año como el cambio en los usos de la tierra desde el período anterior analizado en celdas de 100 km <sup>2</sup> (ver Tabla 2.5).....	51
<b>Figura 2.12.</b> Cambio relativo de la población total (en %) para las regiones categorizadas en las diferentes sub-etapas de la transición en los usos de la tierra (datos por departamento/municipio/distrito clasificados por la sub-etapa dominante en cada territorio). a) Cambio en la población entre 1980 y 1990 en las sub-etapas de 1988 (n = 325). b) Cambio en la población entre 1990 y 2000 en las sub-etapas de 2004 (n = 425).....	52
<b>Figura 2.13.</b> Resumen de la proporción del paisaje del BAAP de Argentina, Brasil y Paraguay ocupado por las distintas etapas de la transición de usos de la tierra siguiendo el Esquema 2.1.....	52
<b>Figura 3.1.</b> Huellas de cánidos grandes, puma y jaguar. Se detallan las mediciones utilizadas en este Capítulo: a. Almohadilla: a1: ancho total, a2: largo total, a3: ancho a los 3 cuartos (se necesita a2), a4: área, a5: perímetro. b. Dedos: b1 (i a iv): ancho total, b2 (i a iv): largo total, b3 (i a iv): ancho en el primer tercio (se necesitan b2i-b2iv), b4 (i a iv): ancho en el segundo tercio (se necesitan b2i-2biv). c. Huella: c1: ancho total, c2: largo total. TL1: línea tangente a la base de los dedos i y iii, TL2: línea tangente a la base de los dedos ii y iv, Ángulo D: ángulo formado entre los ejes longitudinales de los dedos externos (i y iv), Ángulo X: ángulo inferior formado entre las líneas TL1 y TL2.....	68
<b>Figura 3.2.</b> Calificaciones obtenidas por los 67 voluntarios (barras negras) en el ejercicio de identificación de huellas comparadas con 67 simulaciones de clasificación aleatoria (barras grises). Las calificaciones indican el porcentaje de huellas correctamente identificadas. ....	74
<b>Figura 3.3.</b> Comparación de los porcentajes de huellas clasificadas en cada categoría de 4 variables categóricas descritas para diferenciar huellas de perros y pumas: a) presencia/ausencia de marcas de uñas; b) forma de la parte anterior de la almohadilla; c) forma de la base de la almohadilla; y d) forma de la parte interna de los dedos externos. La comparación incluye a las cuatro especies consideradas en el análisis: jaguares (n = 46), pumas (n = 46), perros (n = 33) y aguará guazú (n = 7). Para descripción más precisa de las variables categóricas ver Tabla 3.1.....	76
<b>Figura 3.4.</b> Distribución de los datos en función de la variable de mayor diferenciación (eje horizontal) y el modelo discriminante multivariado (eje y): a) A1; b) B1; y c) B2. La línea continua horizontal indica la división predicha por el modelo entre los grupos, mientras que las líneas discontinuas marcan la ubicación del centroide de cada grupo. Se presentan como ejemplo, huellas de especie desconocida recolectadas en el campo con su ubicación relativa respecto a cada grupo (rombos verdes).....	80
<b>Figura 4.1.</b> Distribución de los equipos de trabajo del monitoreo participativo en el área de estudio (círculos naranjas). Los números representan las principales áreas relevadas por estos equipos que se listan en la Tabla 4.1. Ver más detalles sobre las regiones y áreas protegidas en el Anexo digital 9.1. .	102
<b>Figura 4.2.</b> Total de datos recolectados la red participativa de monitoreo entre 2002 y 2008. La línea roja detalla la región donde se concentraron los registros y colaboradores (método de Kernel, 99%, h= 13000 m) y la línea azul el área relevada con mayor esfuerzo (mayor densidad de registros; Kernel, 95%, h= 13000 m). ....	103
<b>Figura 4.3.</b> Registros de presencia de jaguar (a) y de puma (b) entre julio de 2002 y julio de 2008 en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. ....	105
<b>Figura 5.1.</b> Costo de acceso a cada celda estimado en horas desde la localidad más cercana. ....	127
<b>Figura 5.2.</b> Curvas de evaluación para los modelos de HS de puma (a) y jaguar (b) usando el índice de Boyce continuo propuesto por Hirtzel et al. (2006). Sobre el eje x están representados los valores de aptitud de hábitat, mientras que en el eje y se expresa la proporción de ocurrencias predichas por el modelo sobre las esperadas en función de la superficie disponible para cada valor de HS. La curva continua representa la media y las líneas discontinuas negras los desvíos estándar de la validación cruzada con 10 particiones. La línea discontinua roja muestra el valor esperado para un modelo aleatorio (PE = 1). Se detallan los límites usados para reclasificar los mapas de aptitud de hábitat (Fig. 5.3). ....	136
<b>Figura 5.3.</b> Mapa de aptitud de hábitat y datos de presencia utilizados en el ENFA para el puma (a) y el jaguar (b).....	137
<b>Figura 5.4.</b> Frecuencia relativa de la presencia de ambas especies (barras) y de las celdas del área de estudio (línea) caracterizadas a lo largo del factor discriminante que resume las características del nicho de ambas especies para las EGVs analizadas. ....	139
<b>Figura 5.5.</b> Rangos de distribución histórica (izquierda) y actual (derecha) aproximados del puma y el jaguar (Currier 1983; Sandersson et al. 2002c; Sunquist y Sunquist 2002; Patterson et al. 2005; Zeller 2007).....	144

<b>Figura 6.1.</b> Esquema que representa la aplicación bidimensional de modelos para detectar categorías de hábitat importantes para la conservación y el manejo de las especies (modificado de Naves et al. 2003).	155
<b>Figura 6.2.</b> Área seleccionada para la generación aleatoria de pseudo-ausencias ponderadas inversamente por la aptitud de hábitat estimada por ENFA (mayor probabilidad de ocurrencia de una pseudo-ausencia cuanto menor la aptitud del hábitat). Las pseudo-ausencias fueron generadas sólo en hábitats categorizados como marginales y no aptos ( $HS < 25$ ), pero dentro del área estimada como área relevada por la red de monitoreo (ver Capítulos IV y V).	159
<b>Figura 6.3.</b> Esquema del modelo bidimensional aplicado en este capítulo. El modelo de disturbios e impactos humanos directos se expresa en el eje horizontal al igual que en la Figura 6.1, pero el eje de las ordenadas representa el modelo que caracteriza las condiciones del paisaje. Se detallan las condiciones asociadas a los extremos de cada eje para definir las categorías de hábitat, y las principales medidas de manejo pertinentes.	168
<b>Figura 6.4.</b> Relación entre el ajuste (AICc) de modelos univariados y las escalas analizadas para variables de paisaje y disturbio humano. En cada variable se determinó la escala con el menor valor de AICc (mayor ajuste) y se calculó la diferencia de AICc para las otras escalas respecto a ésta. Se representa el valor medio de la diferencia y el error estándar de 15 variables analizadas para las 4 escalas de vecindad.	170
<b>Figura 6.5.</b> Curvas de ajuste de los modelos (índice continuo de Boyce): a) modelo general del eje de paisaje; b) modelo general del eje de disturbios humanos directos; c) modelo global. La línea continua negra indica la proporción entre los valores predichos por el modelo y lo esperado por azar en relación a lo disponible en el área de estudio. La línea roja indica la curva esperada para un modelo aleatorio. Las flechas señalan los puntos de corte seleccionados para la determinación de categorías de aptitud de hábitat.	175
<b>Figura 6.6.</b> Aptitud del hábitat para el jaguar en el BAAP estimados por modelos lineales generalizados. a) Eje de condiciones del paisaje; b) Eje de disturbios humanos directos; c) Modelo global. Se consideraron tres categorías diferentes de hábitats aptos en los modelos generales para cada eje (a y b) y cuatro en el modelo general (c) (ver Fig. 6.5). Ver detalles del modelo global en el Anexo digital 9.6.	176
<b>Figura 6.7.</b> Construcción del modelo bidimensional compuesto por los modelos de paisaje y disturbio humano. Las líneas horizontales y verticales corresponden a los puntos de corte determinados para las categorías de aptitud de hábitat de cada modelo (ver Fig. 6.5.a y 6.5.b). Se presenta la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudo-ausencias (círculos pequeños vacíos). En las categorías de hábitat apto B = Baja; I = Intermedia; y A = Alta.	177
<b>Figura 6.8.</b> Combinación de los modelos de paisaje y de disturbios humanos en un modelo bidimensional. En el mapa se observa la distribución de las áreas núcleo y las áreas marginales con sus categorías principales. El gráfico presenta los límites de corte entre las categorías que están representadas en el mapa (ver Fig. 6.5.a y b), y la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudo-ausencias (círculos vacíos).	179
<b>Figura 6.9.</b> Subdivisión de las áreas marginales (M), derivadas de la figura 6.8: “sumideros atractivos marginales” (SA1-M a SA3-M) y “Refugios marginales” (R1-M a R3M). El gráfico presenta los límites de corte entre las sub-categorías representadas por los mismos colores del mapa (ver Fig. 6.5.a y b), y la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudo-ausencias (círculos vacíos). Ver detalles en el Anexo digital 9.7.	180
<b>Figura 6.10.</b> Subdivisión de las áreas núcleo (N) derivadas de la figura 6.8. El gráfico presenta los límites de corte entre las sub-categorías (ver Fig. 6.5.a y b) representadas por los mismos colores del mapa, y la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudo-ausencias (círculos vacíos). Ver detalles en el Anexo digital 9.8.	182
<b>Figura 6.11.</b> Casos de jaguares muertos o removidos en el Corredor Verde de Argentina y Brasil entre 1998 a 2008 ( $n = 35$ ) en las categorías y subcategorías de hábitat determinadas por el modelo bidimensional. Los casos observados (barras negras) se comparan con los casos esperados por azar (barras grises) a partir de la superficie disponible para cada categoría. a) Categorías generales de hábitat (los sumideros incluyen a tanto a los “sumideros” como a los “sumideros atractivos marginales”); b) Subcategorías. Ver en el texto y en las Figuras 6.9 y 6.10 las referencias de las categorías. No se incluyen las categorías poco representadas en el área seleccionada (casos esperados cercanos o iguales a 0).	183
<b>Figura 6.12.</b> Subunidades de conservación propuestas para los jaguares del BAAP. En la región del Alto Paraná – Paranapanema (D) se incorporaron a la subunidad principal las tres áreas núcleo más pequeñas y aisladas por estar geográficamente más próximas. Los contornos que demarcan las subunidades representan un cinturón (buffer) de 23 km alrededor de las áreas núcleo. Ver detalles en Tabla 9.7 de los Apéndices y los Anexos Digitales 9.7 y 9.8.	200

<b>Figura 6.12.</b> Estructura de las áreas marginales para el jaguar en el Corredor Verde de Argentina y Brasil. Las flechas rojas y anaranjadas indican algunas de las áreas que necesitan medidas de protección porque pueden estar actuando como “sumideros atractivos”. Estas áreas también pueden implicar las regiones fuera de las áreas núcleo donde deben tomarse acciones preventivas para evitar conflictos con el ganado doméstico. Las flechas rojas señalan además, áreas que tienen prioridad para implementar medidas de mitigación de las presiones humanas y mantener sus condiciones de paisaje debido a que constituyen los principales corredores que conectan las áreas núcleo. Las flechas azules indican áreas aisladas, potenciales refugios si estuvieran conectadas con áreas núcleo. Ver detalles en el Anexo digital 9.7.....	203
<b>Figura 6.13.</b> Estructura de las áreas núcleo para el jaguar en el Corredor Verde de Argentina y Brasil. Las flechas rojas indican algunas de las principales áreas que necesitan mejorar sus niveles de protección o mitigación para constituirse en áreas “fuente”, o fortalecer o conectar las áreas existentes. Las flechas azules indican algunas de las áreas “fuente” que necesitan áreas de amortiguamiento. Ver detalles en el Anexo digital 9.8.....	204
<b>Figura 9.1.</b> Agrupación por UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean, bootstrap con 1000 réplicas) de los haplotipos secuenciados para las heces colectadas (F). Se incluyen secuencias control de cada especie y grupos externos. *Los haplotipos de puma y yaguarundi son similares y no llegan a separarse por UPGMA pero sí visualmente. Las marcas señalan las muestras con haplotipos intermedios que fueron catalogadas como puma por el tamaño de las heces (Chame 2003)......	248
<b>Figura 9.2.</b> Imágenes de los principales usos de la tierra que dominan el pasaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná (de izquierda a derecha): ARRIBA: Represas hidroeléctricas (Itaipú Binacional); bosque nativo (Reserva de Biósfera Yabotí); plantaciones forestales (Eldorado, Misiones); ABAJO: Agricultura intensiva (Alto Paraná, Paraguay); agricultura a pequeña escala (El Soberbio, Misiones); pasturas (Montecarlo, Misiones). .....	249
<b>Figura 9.3.</b> De izquierda a derecha: fotografía de huellas de puma en el Parque Nacional Iguazú (Misiones); fotografía de huellas de jaguar en áreas cercanas a la Reserva de Vida Silvestre Uruguá-í (Misiones; foto: Ricardo Melzew); Carlos De Angelo y Agustín Paviolo recolectando moldes de yeso de huellas de jaguar (Reserva de Biósfera Yabotí, Misiones; foto Jessica Prada). .....	249
<b>Figura 9.4.</b> Imágenes correspondientes a las tareas de recolección de datos y monitoreo participativo. De izquierda a derecha: ARRIBA: Taller de coordinación de tareas en la Reserva Privada Tapytá (Paraguay; foto gentileza de Myriam Velázquez); taller de coordinación de tareas con “Ñandúes” de las Propiedades Forestales de Alto Paraná S.A. (Misiones); ABAJO: La “Mandioquera” fiel vehículo en el que se hicieron las campañas y el trabajo de campo; cuarto taller tri-nacional con los colaboradores de la RMPY (Eldorado, Misiones, Mayo de 2007). .....	250
<b>Figura 9.5.</b> Fotografía de puma (arriba izquierda) y jaguar (abajo izquierda) tomadas con trampas cámara en diferentes regiones de la Provincia de Misiones (fotos Agustín Paviolo, Proyecto Yaguareté). A la derecha se observa un colaborador de la RMPY buscando rastros en el Parque Nacional Iguazú. 250	
<b>Anexo digital 9.1.</b> Detalle del mapa político del área de estudio, incluyendo las áreas protegidas. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. ....	251
<b>Anexo digital 9.2.</b> Detalle de los mapas de coberturas de los usos de la tierra del BAAP para los tres períodos analizados (1973, 1988 y 2004). Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. ....	251
<b>Anexo digital 9.3.</b> Planilla de identificación de huellas en formato Microsoft Excel. Contiene las claves de identificación y los modelos discriminantes completos para el cálculo automatizado una vez ingresadas las mediciones de las huellas. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. ....	251
<b>Anexos digitales 9.4.a al 9.4.g.</b> Boletines informativos del Proyecto Yaguareté distribuidos entre los colaboradores de la RMPY entre los años 2002 al 2008. Ver archivos en formato PDF en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. ....	251
<b>Anexos digitales 9.5.a y 9.5.b.</b> Mapas de aptitud de hábitat para el puma (9.5.a) y el jaguar (9.5.b) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná derivados del análisis factorial de nicho ecológico del Capítulo V. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivos en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. ....	251
<b>Anexo digital 9.6.</b> Mapa de aptitud de hábitat para el jaguar en el Bosque Atlántico del Alto Paraná derivado del modelo global de los modelos lineales generalizados aplicados en el Capítulo VI. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. ....	251

**Anexo digital 9.7.** Estructura del hábitat marginal para el jaguar en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. .... 251

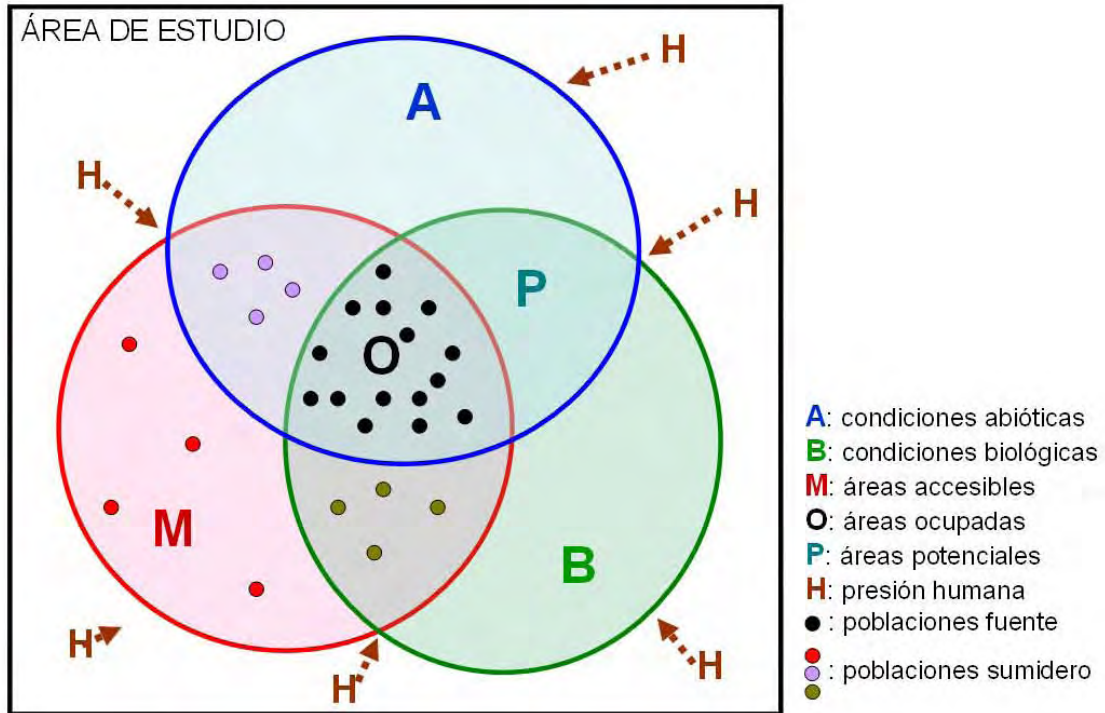
**Anexo digital 9.8.** Estructura de las áreas núcleo para el jaguar en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis. .... 251

## **Capítulo I. El Bosque Atlántico, sus paisajes y sus mayores depredadores**

### ***1.1. Las interacciones entre las especies y el paisaje como herramientas de conservación***

#### **1.1.1 La relación entre las especies y el paisaje**

Los cambios en los ambientes naturales por acción del hombre, incluyendo el cambio climático global, se encuentran entre los mayores responsables actuales de la pérdida de biodiversidad (Vitousek *et al.* 1997; Pimm y Raven 2000; Cardillo *et al.* 2004; Davies *et al.* 2006; Jetz *et al.* 2007; Pimm 2008). Las interacciones entre las especies y su ambiente son sumamente complejas, y a su vez estas interacciones varían según la escala espacial y temporal en que las analicemos (Milesi y Lopez de Casenave 2005; Begon *et al.* 2006). Si consideramos, por ejemplo, los condicionantes que determinan la ocurrencia de una especie en una región, al menos cuatro grandes grupos de factores están interactuando: 1) las condiciones abióticas (clima, suelo, etc.); 2) los factores bióticos, (presas, depredadores, parásitos, competidores, etc.); 3) las limitantes históricas o actuales que hacen que una región sea o no accesible para la existencia de la especie; y 4) el potencial evolutivo de la especie para adaptarse a nuevas condiciones (Soberon y Peterson 2005; Peterson 2006; Soberon 2007). Estos factores se relacionan de manera dinámica, y su importancia relativa varía de acuerdo a la escala de observación (Wiens 1989; Thomas y Kunin 1999; Soberon y Peterson 2005; Dumbrell *et al.* 2008). Simplificando aún más estos conceptos, asumiendo que los efectos evolutivos de estas interacciones son relativamente menores si analizamos períodos temporales cortos y especies longevas, podemos expresar los primeros factores como diagramas en donde su intersección determinará el área donde la especie estará presente (Fig. 1.1).



**Figura 1.1.** Esquema de algunos de los factores que intervienen en la distribución de las especies (modificado de Soberon y Peterson 2005; Soberon 2007). Los diagramas representan las condiciones ambientales abióticas (A), las condiciones biológicas (B) y la accesibilidad de la especie hacia las diferentes áreas (M). Las sub-poblaciones o poblaciones “fuente” (círculos negros) se encontrarán en las áreas de intersección de estas tres condiciones, mientras que el resto de las regiones accesibles pueden constituir potenciales sumideros (áreas donde la especie puede encontrarse pero tendrá tasa de crecimiento negativo debido a la falencia en las condiciones biológicas y/o ambientales; Pulliam 2000). Las áreas con condiciones ambientales y biológicas aptas pero que se encuentran inaccesibles por razones históricas o actuales, constituyen áreas de distribución potencial (P). La intervención humana (H), en este caso, se representa como una condición externa que puede afectar cualquiera de los factores y/o sus interacciones.

En este caso, el esquema de la Figura 1.1 representa diferentes poblaciones locales o subpoblaciones con tasa de crecimiento positivo en aquellas áreas donde los tres factores se combinan favorablemente (poblaciones fuente), mientras que en aquellas áreas accesibles para la especie donde las condiciones biológicas o ambientales no son adecuadas, la especie puede estar presente pero representada por presencias ocasionales o poblaciones sumidero (Hanski 1998; Pulliam 2000; Soberon y Peterson 2005; Soberon 2007). Por otro lado, algunas regiones pueden coincidir en condiciones ambientales y bióticas adecuadas, pero variados factores históricos o actuales pueden determinar que la especie no se encuentre presente (subpoblaciones temporalmente extintas y no recolonizables, áreas de distribución potencial en regiones aisladas, etc.;



Thomas y Kunin 1999; Soberon y Peterson 2005). Las intervenciones humanas actúan de diferentes maneras sobre estos factores y suman a la complejidad del análisis. Las acciones antrópicas pueden afectar las condiciones abióticas, como la contaminación de aire, agua y suelos, la erosión, el cambio climático, etc. Las condiciones biológicas por otro lado, también pueden verse alteradas por la acción del hombre a través de la introducción de especies invasoras, la reducción o extinción de las poblaciones de presas, los depredadores o los competidores, simbioses, polinizadores, etc. La accesibilidad o la capacidad de dispersión de una especie también puede verse afectada por la acción humana, por ejemplo mediante cambios en la conectividad del paisaje por alteraciones en la matriz, el transporte o dispersión antrópica de propágulos, entre otros (Dunning Jr *et al.* 2006).

La configuración que estas diferentes condiciones presenten en el paisaje, serán determinantes en la estructura espacial de las poblaciones, estableciendo desde poblaciones espacialmente continuas hasta poblaciones estructuradas en parches (Thomas y Kunin 1999). La fragmentación del hábitat es un claro ejemplo del efecto de la acción humana sobre todos estos factores en conjunto. El reemplazo del ambiente natural por usos antrópicos cambia tanto las condiciones físicas como biológicas del ambiente, reduciendo la superficie de áreas aptas para la especie tanto por su transformación directa como por el efecto de borde (Murcia 1995; Woodroffe y Ginsberg 1998; Davies *et al.* 2001; Davies *et al.* 2006; Laurance *et al.* 2007). Además, la fragmentación se asocia a un patrón espacial discontinuo de estas áreas, pudiendo incrementar el grado de aislamiento entre regiones aptas y alterar el patrón de dispersión entre ellas en función de las condiciones de la matriz que las separa (Davies *et al.* 2001). Así, la fragmentación y pérdida de hábitat puede interrumpir diversos procesos ecológicos, desde el funcionamiento de los ecosistemas hasta las interacciones entre las especies, influyendo tanto en el comportamiento como en los patrones de dispersión y en la genética de las poblaciones (Davies *et al.* 2001). El aislamiento de pequeñas poblaciones a partir de los procesos de fragmentación, incrementa el riesgo de extinciones locales, al hacerlas más vulnerables a procesos estocásticos, a posibles catástrofes naturales, a las amenazas humanas y a la pérdida de variabilidad genética (Frankham *et al.* 2002; Gaggiotti y Hanski 2004). De allí la relevancia de comprender la estructura espacial y la dinámica de las poblaciones espacialmente estructuradas (poblaciones continente-isla, metapoblaciones, etc; Thomas y Kunin 1999; Frankham *et*

al. 2002), cada vez más comunes a causa de las intervenciones humanas (Hanski 1998, 2004).

Este simplificado esquema de la Figura 1.1 nos muestra parte del desafío que se enfrenta al querer comprender los sistemas biológicos, pero, a su vez, la importancia que tiene generar conocimiento sobre estos aspectos para la conservación de la biodiversidad.

El eje de la ecología de paisajes es el estudio de la configuración espacial de los ambientes y sus efectos sobre los procesos ecológicos y la persistencia de las especies (Fortin y Agrawal 2005). La configuración espacial, desde este aspecto, puede interpretarse como la heterogeneidad espacial de un mosaico de ecosistemas y usos de la tierra que, en su conjunto, constituyen el paisaje, integrando tanto condiciones naturales como humanas (Matteucci *et al.* 2004; Fortin y Agrawal 2005; Turner 2005). La ecología de paisajes necesita de dos insumos principales para responder sus preguntas: por un lado, información sobre las especies o procesos biológicos a escala de paisaje, por el otro, la caracterización de la heterogeneidad del paisaje donde estas especies o procesos ocurren. Luego, son necesarias herramientas de análisis y conocimiento teórico que permita interpretar las relaciones entre estas condiciones.

### **1.1.2. Las herramientas**

#### ***Relevamiento de especies a escala de paisaje***

Las dificultades existentes para obtener datos sobre la presencia y distribución de las especies varían de acuerdo a los grupos biológicos y a los ambientes en los que se trabaja. Los grandes depredadores, por ejemplo, suelen presentar dificultades a la hora de obtener datos sobre su existencia en determinados ambientes (Wilson *et al.* 1996; Karanth y Nichols 2002). En general, estos animales presentan bajas densidades y son observados con muy poca frecuencia. Si además habitan ambientes estructuralmente complejos (ej. bosques), su detección se hace aún más difícil. Por ello, se utilizan técnicas indirectas de muestreo, a través de sus rastros e indicios, para confirmar su presencia y estimar su abundancia (Nowell y Jackson 1996; Wemmer *et al.* 1996; Karanth y Nichols 2002; White *et al.* 2005). Las huellas, heces y otro tipo de señales constituyen fuentes confiables de presencia de las especies, de gran utilidad cuando se trabaja en áreas muy amplias donde sería altamente costoso o técnicamente ineficiente utilizar otros métodos de detección (Karanth y Nichols 2002; Fernández *et al.* 2006).

Sin embargo, para poder utilizar estas fuentes de información es necesario implementar un sistema de recolección de datos a lo largo del paisaje a estudiar y contar con herramientas para la correcta identificación de los registros que se colecten.

Las técnicas de monitoreo participativo históricamente cumplen un rol importante en censos de biodiversidad, principalmente en países desarrollados (Bell *et al.* 2008). Recientemente, la implementación de este tipo de técnicas en países en vías de desarrollo comenzó a tomar gran relevancia debido al bajo costo relativo y a los beneficios que aporta la participación local, no sólo en el monitoreo, sino también en acciones de conservación y manejo (Danielsen *et al.* 2003; Danielsen *et al.* 2005a; Danielsen *et al.* 2009).

La identificación de rastros muchas veces queda a cargo de expertos, pero cuando dos especies similares habitan en una región a veces esto no es suficiente para tener absoluta confianza en la identificación de las mismas. Por ello, técnicas estadísticas, principalmente multivariadas, están cumpliendo un rol importante en la identificación más precisa de diferentes tipos rastros e indicios (Smallwood y Fitzhugh 1989; Sharma *et al.* 2003; Steinmetz y Garshelis 2008). Por otro lado, los avances recientes en las técnicas moleculares proveen herramientas esenciales para la identificación de heces y otro tipo de indicios que puedan contener restos de ADN de la especie estudiada (Farrell *et al.* 2000; Palomares *et al.* 2002; Fernández *et al.* 2006; Haag *et al.* 2009a). Estas técnicas, constituyen además mecanismos para obtener fuentes no invasivas de material genético que puede ser utilizado para analizar la estructura poblacional a nivel genético, los patrones de migración, etc. (Spong *et al.* 2000; Frankham *et al.* 2002; Ernest *et al.* 2003; Conner y Hartl 2004; Spong y Creel 2004; Haag *et al.* en prensa; Haag *et al.* en preparación).

### ***Análisis de la heterogeneidad del paisaje***

Los estudios a nivel regional se vieron favorecidos por el incremento de nuevas tecnologías para la obtención y el análisis de datos (August *et al.* 1996; Buzai 1998; Buzai y Sánchez 1998). El acceso a imágenes de satélite y los sistemas de información geográfica se potenciaron con herramientas de software y hardware más potentes que facilitan el análisis de un mayor cúmulo de información y áreas geográficas más amplias. Esto permite caracterizar la distribución de los usos de la tierra y los ecosistemas naturales, y explorar su configuración espacial (McGarigal y Marks 1995; McGarigal 2002; Matteucci *et al.* 2004). También es posible incorporar otro tipo de

elementos del paisaje, ya sean físicos (hidrografía, topografía, etc.), antrópicos (rutas, ciudades, población, etc.) e incluso elementos relacionados directamente con el manejo y la conservación (p. ej. áreas protegidas). Así, la heterogeneidad del paisaje a estudiar puede incorporar aspectos muy variados sobre su composición actual e incluso sobre sus características pasadas (Izquierdo *et al.* 2008).

### ***La integración entre la presencia de especies y la configuración del paisaje***

En las últimas dos décadas hubo un auge en el desarrollo de técnicas de análisis estadístico que permitieron relacionar las condiciones del paisaje con la ocurrencia de las especies (Guisan y Zimmermann 2000). Estos análisis, utilizan la información del paisaje asociada a los sitios donde se obtuvieron registros de una especie, para formular modelos que permitan detectar regiones donde la especie podría estar presente (Stockwell y Peters 1999; Guisan y Zimmermann 2000; Boyce *et al.* 2002; Hirzel *et al.* 2002; Phillips *et al.* 2004). Algunos modelos integran no sólo información sobre la presencia de la especie, sino también sobre las regiones donde la especie está ausente, obteniendo por lo general modelos más precisos y de mejor ajuste (Guisan y Zimmermann 2000; Engler *et al.* 2004; Chefaoui y Lobo 2008).

Estas técnicas de análisis, comúnmente llamadas “modelos de hábitat”, constituyen valiosas herramientas que permiten evaluar y ponderar la importancia de las variables del paisaje sobre la biología de las especies (Nielsen *et al.* 2002; Schadt *et al.* 2002b; Naves *et al.* 2003), describir áreas de distribución (Chefaoui *et al.* 2005; Elith y Leathwick 2007; Menke *et al.* 2009), comparar especies relacionadas (Chefaoui *et al.* 2005; Sattler *et al.* 2007; Traill y Bigalke 2007), y utilizar esta información para evaluar y elaborar medidas de conservación y manejo (Zielinski *et al.* 2006; Chefaoui y Lobo 2007; Kanagaraj *et al.* en revisión). Los avances en las técnicas de colecta de datos, de análisis en genética molecular y de ecología de paisajes, están permitiendo incluso abordar nuevas preguntas que integren estos campos, relacionando la distribución y estructura de las poblaciones con las características geográficas y ambientales del paisaje (Manel *et al.* 2003; Guillot *et al.* 2005).

Sin embargo, como se observó en la Figura 1.1, la presencia o ausencia de una especie puede ser resultado de una compleja combinación de factores (Soberon y Peterson 2005; Titeux 2006; Soberon 2007; Hirzel y Le Lay 2008). Por esto, estos modelos constituyen un método robusto para formular hipótesis (Johnson y Omland 2004; Hobbs y Hilborn 2006) acerca de la forma en que interactúan las especies con el paisaje y en que se

estructuran espacialmente las poblaciones, pero la complejidad de estos sistemas debe ser tomada en cuenta tanto en el proceso de construcción de los modelos (selección de los datos de presencias y ausencias, determinación de las variables a ser incorporadas, etc.), como en la interpretación y extrapolación de los resultados (Pulliam 2000; Soberon y Peterson 2005; Hirzel y Le Lay 2008).

Discutimos en esta sección sobre la importancia de entender las relaciones entre el paisaje y la ocurrencia de las especies con fines de conservación, y las herramientas con las que contamos para su análisis. Sin embargo, las preguntas a responder y las metodologías a ser utilizadas estarán sujetas a las características del paisaje y de las especies a ser estudiadas.

## **1.2. El paisaje: el Bosque Atlántico de Sudamérica**

El Bosque Atlántico (BA) es un complejo de ecorregiones de selva lluviosa que ocupaba originalmente alrededor de 1.700.000 km<sup>2</sup> en la región atlántica de Brasil, desde las áreas tropicales en los estados de Ceará y Río Grande do Norte hasta las regiones subtropicales en Río Grande do Sul, incluyendo hacia el oeste gran parte de la región oriental de Paraguay y la Provincia de Misiones en Argentina. Debido a su gran extensión latitudinal y a las diferentes condiciones geomorfológicas, el BA puede subdividirse en 15 diferentes ecorregiones boscosas que, en su conjunto, están relativamente aisladas de otras áreas boscosas de Sudamérica (Fig. 1.2; Olson *et al.* 2001a). Este aislamiento del BA y sus particularidades ambientales han favorecido la evolución de especies particulares, resultando en el alto porcentaje de especies endémicas que conforman su biota. A pesar de no ocupar más del 1% de la superficie cubierta por tierra en el planeta, el complejo de ecorregiones del BA cuentan con más del 7% de las especies descritas en el planeta (Tabla 1.1; Myers *et al.* 2000; Di Bitetti *et al.* 2003; Mittermeier *et al.* 2005).



**Figura 1.2.** Complejo de ecorregiones que componen el Bosque Atlántico de Sudamérica (modificado de Di Bitetti *et al.* 2003).

**Tabla 1.1.** Riqueza de especies y endemismos para diferentes grupos biológicos en el Bosque Atlántico (Conservation International 2008).

Grupo taxonómico	Total de especies	Especies endémicas	Porcentaje de endemismo
Plantas	20.000	8.000	40,0
Mamíferos	264	72	27,3
Aves	934	144	15,4
Reptiles	311	94	30,2
Anfibios	456	282	61,8
Peces	350	133	38,0

### 1.2.1. El Bosque Atlántico y su estado de conservación

Las particularidades biológicas y ecológicas del Bosque Atlántico son parte de las razones que motivan los esfuerzos de conservación en la región. Birdlife International, por ejemplo, categorizó gran parte del BA como una de las áreas de endemismo de aves (Endemic Birds Areas - EBAs, Stattersfield *et al.* 1998), y el Global Amphibians Assessment de la UICN también destaca la importancia del BA (IUCN 2006). Otra característica muy relevante del Bosque Atlántico es el alto grado de degradación y pérdida de sus ecosistemas naturales, ya que persiste entre el 7% y el 12% de su cobertura boscosa original y una gran proporción de sus especies se encuentran amenazadas de extinción (Tabla 1.2; Galindo-Leal y de Gusmão Câmara 2003a; Orme *et al.* 2005; Ribeiro *et al.* 2009). Por ello, el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) considera a las ecorregiones del Bosque Atlántico entre las áreas más amenazadas de las “Global 200”, regiones de biodiversidad excepcional y de prioridad mundial para su conservación (Fig. 1.3.a; Olson y Dinerstein 2002). Por razones similares, el BA también toma posición de relevancia entre los “biodiversity hotspots” (puntos calientes de biodiversidad), quedando entre los ocho puntos calientes “más calientes” en el análisis llevado adelante por Conservation International (Fig. 1.3.b; Myers *et al.* 2000; Mittermeier *et al.* 2005).

**Tabla 1.2.** Número de especies de mamíferos, aves y anfibios del Bosque Atlántico categorizadas como amenazadas por la UICN para los años 2003-2004: Vulnerable (VU), En peligro (EN) y En peligro crítico (CR) (Mittermeier *et al.* 2005).

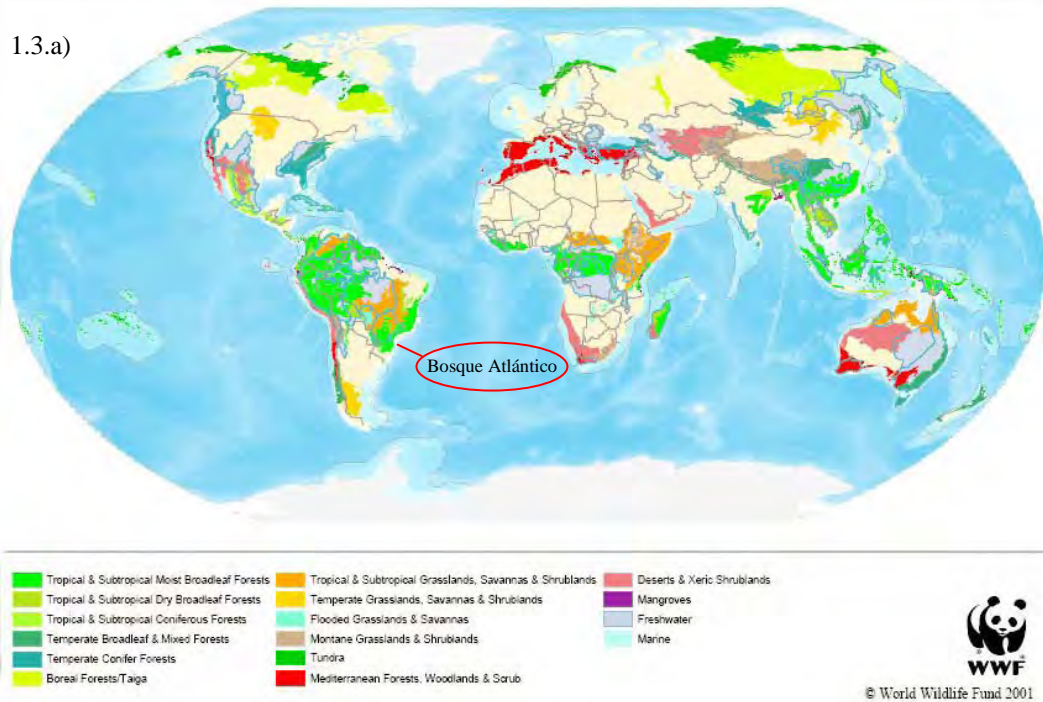
Mamíferos			Aves			Anfibios		
VU	EN	CR	VU	EN	CR	VU	EN	CR
20	10	7	41	31	14	21	22	15

Hasta la llegada de los portugueses y españoles en el siglo XVI, el área ocupada por el BA estaba cubierta casi completamente por bosque y, si bien estuvo habitado por el hombre por más de 10.000 años, se estima que el impacto y la degradación antes de la conquista europea eran relativamente bajos (Di Bitetti *et al.* 2003). Los quinientos años de conquista llevaron a una creciente demanda de recursos naturales y áreas para desarrollo agrícola, especialmente en toda la región atlántica brasileña. Allí se instalaron ciudades que hoy se encuentran entre las ciudades más pobladas del planeta (más de 25 millones de habitantes concentrados en ciudades como San Pablo y Río de Janeiro). La

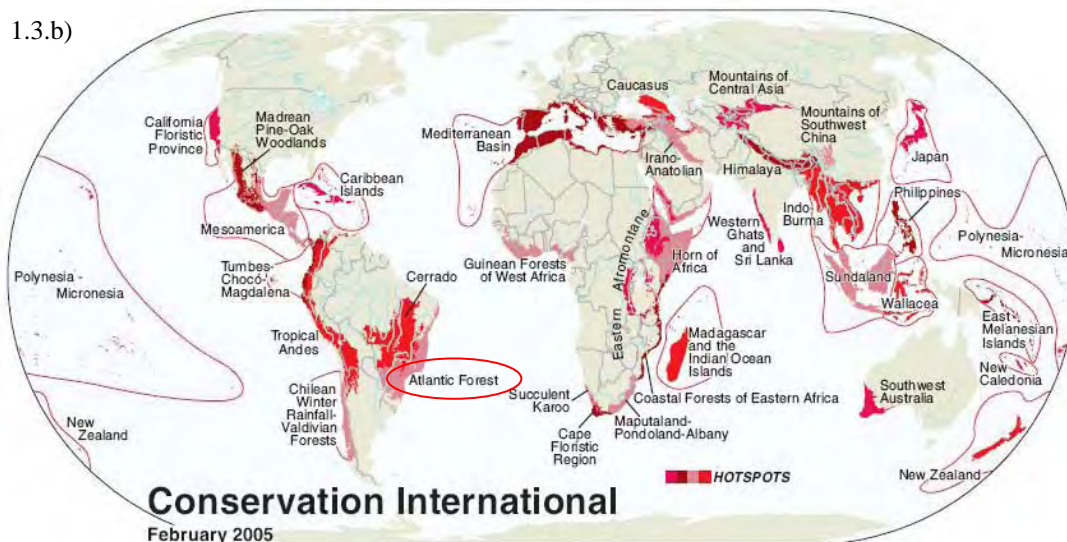


región constituyó el área de mayor desarrollo económico de este país que hoy es la economía más poderosa de Latinoamérica. La agricultura (de productos como cacao, caña de azúcar, café, etc.) en conjunto con la actividad ganadera fueron durante mucho tiempo los impulsores del reemplazo del bosque nativo. Este hecho fue más pronunciado durante todo el siglo XX en Brasil, pero siguió un camino similar en Paraguay hacia finales de ese siglo, con la expansión del cultivo de soja a gran escala en ambos países (Galindo-Leal y de Gusmão Câmara 2003a).

1.3.a)



1.3.b)



**Figura 1.3.** Ubicación del Bosque Atlántico entre: a) las “Global 200” del WWF (WWF 2001); y b) los “biodiversity hotspots” de Conservation International (Mittermeier *et al.* 2005).

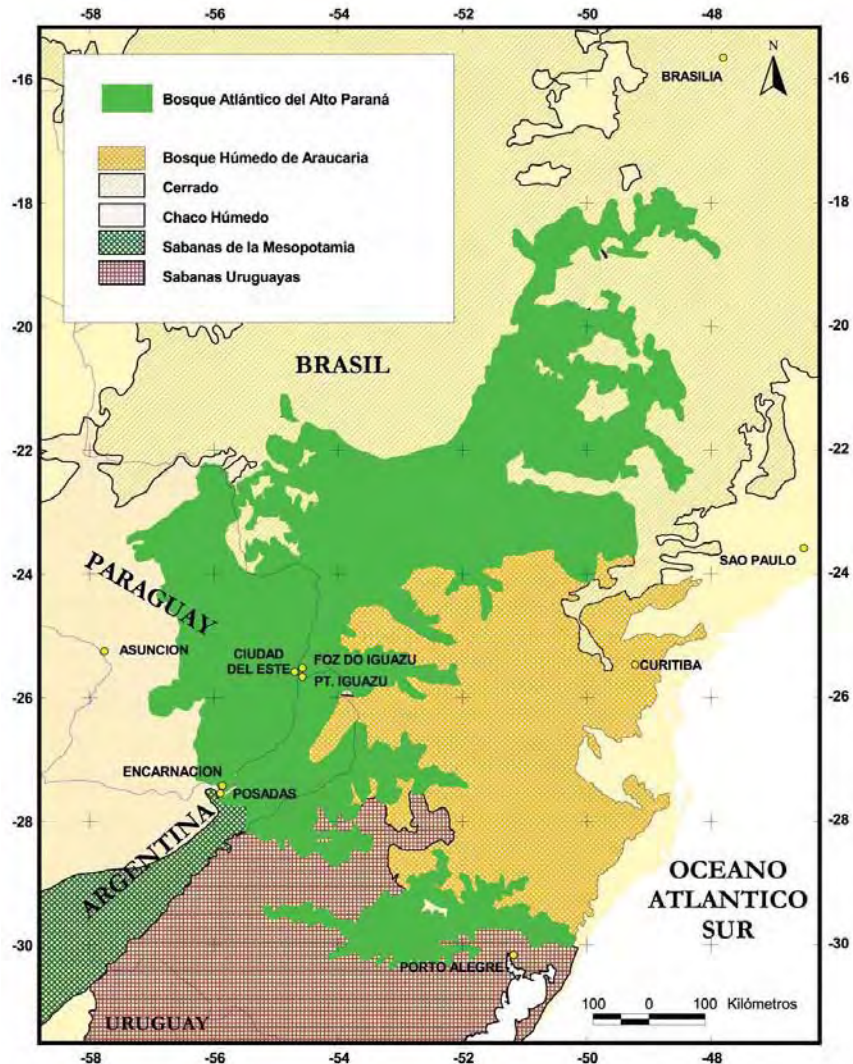


En la actualidad, más de 120 millones de personas habitan en el BA, con tasas de crecimiento poblacional muy por encima de la media mundial (Cincotta *et al.* 2000; Galindo-Leal y de Gusmão Câmara 2003a; Jacobsen 2003). La creciente población del BA conjuntamente con el desarrollo industrial continúan demandando numerosos recursos (materias primas, agua potable, energía, madera, etc.) que incrementan no sólo la deforestación sino también las presiones sobre los escasos remanentes boscosos, que se ven sometidos en su mayoría a altas presiones de caza y explotación forestal. De esta manera, los procesos de pérdida de biodiversidad (especies, poblaciones, variabilidad genética, etc.) asociados con la pérdida de hábitat y fragmentación, se ven potenciados por el empobrecimiento de los hábitats naturales remanentes (Galindo-Leal y de Gusmão Câmara 2003a), llevando a un cambio en la composición de especies y dinámica de los ecosistemas del BA (Chiarello 1999; Cullen Jr. *et al.* 2000; Giraudo *et al.* 2007; Di Bitetti *et al.* 2008b; Vieira *et al.* 2009).

### **1.2.2. El Bosque Atlántico del Alto Paraná**

De las 15 ecorregiones en las que se subdivide al Bosque Atlántico, la ecorregión más extensa es el Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP), también llamada Bosque Atlántico Interior (Galindo-Leal y de Gusmão Câmara 2003b) o Selva Paranaense (Burkart *et al.* 1999), que ocupaba originalmente alrededor de 471.200 km<sup>2</sup> (Fig. 1.2; Di Bitetti *et al.* 2003). Se ubica en la porción sur occidental del BA y es la que se encuentra más alejada de la costa oceánica, factores que determinan un clima subtropical con gran variación estacional, principalmente en las temperaturas (veranos muy cálidos e inviernos fríos con presencia de heladas principalmente en las regiones más altas) y en las precipitaciones (fundamentalmente en el norte de esta ecoregión). La temperatura media anual ronda los 16-22 °C, y las precipitaciones varían entre los 1000 y los 1200 mm anuales (Di Bitetti *et al.* 2003).

Su situación de conservación no es una excepción dentro del Bosque Atlántico. Se calcula que sólo persiste alrededor del 7,8% del bosque original que cubría la región (Holz y Placci 2003). En Brasil, el BAAP se extendía mayormente por el noroeste de Río Grande do Sul, oeste de Santa Catarina, toda la región oriental del estado de Paraná, abarcando incluso parte de los estados de Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Goias y Sao Paulo en el extremo norte. En Paraguay se extendía en la mayor parte de la región oriental (al este del río Paraguay), mientras que en la Argentina aún ocupa una parte importante de la Provincia de Misiones (Figura 1.4).



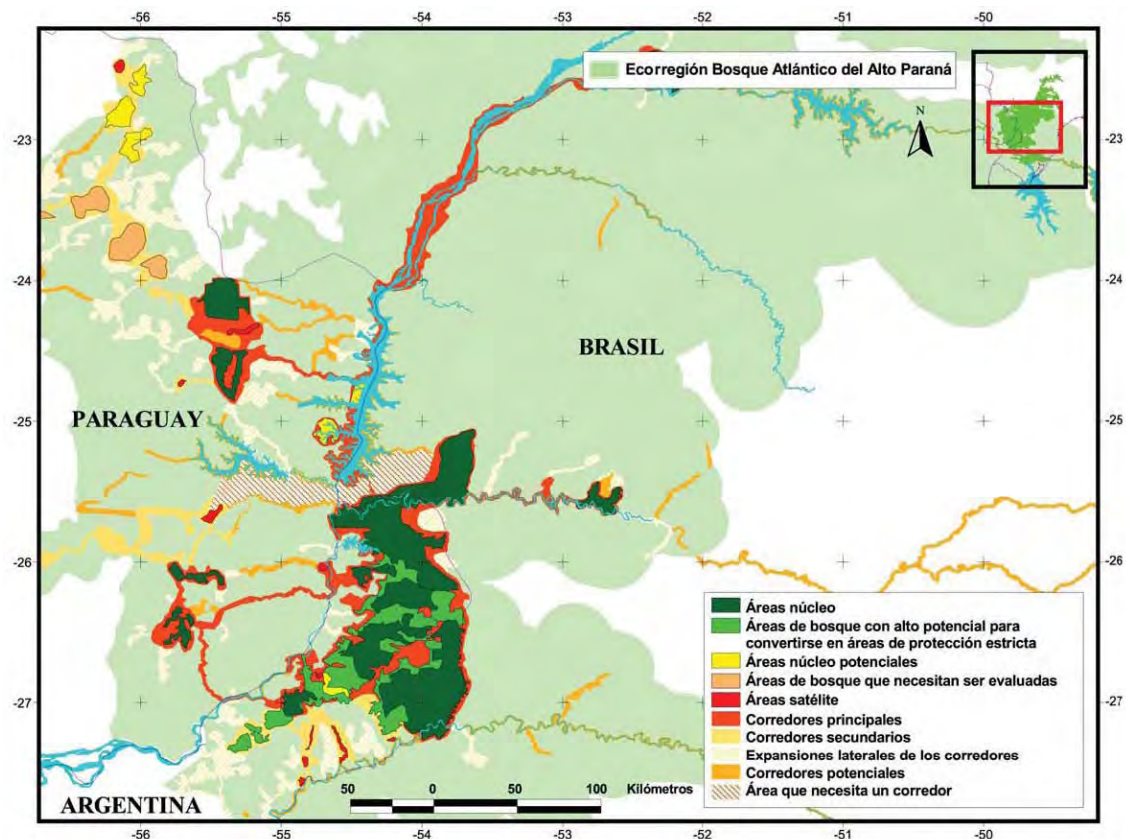
**Figura 1.4.** Superficie original ocupada por el Bosque Atlántico del Alto Paraná y las ecorregiones con las que limita (Di Bitetti *et al.* 2003).

En el límite sur de su distribución, el BAAP da lugar a ambientes de sabanas, mientras que hacia el oeste limita con la ecorregión del Chaco Húmedo (Fig. 1.4). Sobre los 700-900 msnm, la ecorregión del BAAP da lugar al Cerrado en el norte y al Bosque de Araucarias en el este (Fig. 1.4; Di Bitetti *et al.* 2003). Estos bosques dominados por la araucaria (*Araucaria angustifolia*), componen otra de las ecorregiones del BA, pero a veces es difícil determinar sus límites con el BAAP (Di Bitetti *et al.* 2003).

La vegetación predominante en el BAAP es el bosque subtropical semi-deciduo, que se ve representado por diferentes comunidades vegetales que no siempre son claramente diferenciables, y suelen caracterizarse por las especies arbóreas predominantes de mayor porte: p. ej. los bosques de guatambú (*Balfourodentrum riedelianum*) y laurel

(*Nectandra* spp.); y los bosques de palo rosa (*Apidosperma polyneuron*) y palmito (*Euterpe edulis*) (Cartes 2003; Giraudo *et al.* 2003b). Todos estos bosques presentan una marcada estacionalidad en la disponibilidad de alimentos para los consumidores primarios y secundarios, ya que, por ejemplo, las hojas nuevas, los frutos y los insectos son más abundantes durante la primavera (Placci *et al.* 1994; Di Bitetti y Janson 2001; Di Bitetti en prensa).

A partir del llamado de alerta sobre la urgente necesidad de tomar acciones para detener y revertir el fuerte proceso de degradación que sufre todo el Bosque Atlántico, diferentes instituciones toman iniciativas de procesos de planificación para la conservación de las “Global 200” y los “biodiversity hotspots”. Para el BAAP, el Fondo Mundial para la Naturaleza lideró una red de instituciones de Argentina, Brasil y Paraguay con el fin de diseñar una estrategia de conservación ecorregional: la “Visión de Biodiversidad para el Bosque Atlántico del Alto Paraná” (Di Bitetti *et al.* 2003). Este trabajo fue el resultado de un proceso participativo de análisis de oportunidades y amenazas para la conservación de la ecorregión, utilizando como herramienta para el proceso de planificación a especies “paraguas” (Noss *et al.* 1996). Las especies “paraguas” son especies que necesitan de una gran superficie de hábitat en buenas condiciones para sobrevivir, como es el caso del jaguar, el tapir y los pecaríes labiados en el BAAP. El resultado de este trabajo fue la definición de un “paisaje para la conservación de la biodiversidad” para el BAAP (Fig. 1.5) sobre el que se delinearon los objetivos y metas de conservación para la ecorregión. Entre las metas y acciones propuestas, diferentes aspectos tienen que ver con el relevamiento de campo de las unidades de paisaje propuestas y con la puesta en marcha de programas de conservación, investigación y monitoreo de las especies “paraguas” en el paisaje ecorregional. El monitoreo del paisaje y de las especies paraguas es importante para validar este paisaje de conservación y utilizar la información para un manejo adaptativo de este plan (Di Bitetti *et al.* 2003).



**Figura 1.5.** Paisaje para la conservación de la biodiversidad del BAAP, resultante del trabajo de la Visión de Biodiversidad utilizando al jaguar como especie paraguas (Di Bitetti *et al.* 2003).

### 1.3. Las especies: el puma y el jaguar

El puma (*Puma concolor* Linnaeus 1771) y el jaguar (*Panthera onca* Linnaeus 1758), son los dos mayores felinos que habitan en el Continente Americano, y conviven con otras 10 especies de felinos (Sunquist y Sunquist 2002). Las dos especies de lince (*Lynx canadensis* Kerr 1792 y *Lynx rufus* Schreber 1777) habitan exclusivamente en la región Neártica (Estados Unidos y Canadá), mientras que las otras especies se distribuyen principalmente a lo largo del Neotrópico, con la excepción del puma que habita ambas regiones. El ocelote (*Leopardus pardalis* Linnaeus 1758) y el margay (*Leopardus wiedii* Schinz 1821) ocupan principalmente áreas boscosas tropicales y subtropicales de Centro y Sudamérica, mientras que el tirica (*Leopardus tigrinus* Schreber 1775) habita sólo estos ambientes en Sudamérica. El gato del pajonal (*Leopardus colocolo* Molina 1782), ocupa áreas más abiertas y áreas montañosas en el centro y sur de Sudamérica, compartiendo muchas regiones con el gato montés (*Leopardus geoffroyi* d'Orbigny y Gervais 1844) que tiene una distribución similar. Dos especies con distribución más restringida son el gato güiña (*Leopardus guigna* Molina 1782), que habita casi

exclusivamente en los bosques subandinos en la Patagonia de Argentina y Chile, y el gato andino (*Leopardus jacobita* Cornalia 1865) que es exclusivo de los altos Andes. De los felinos pequeños el que presenta la distribución más amplia es el yaguarundí (*Puma yagouaroundi* Lacépède 1809), que se extiende a lo largo de diversos ambientes desde el Sur de Estados Unidos hasta el norte de la Patagonia argentina (Sunquist y Sunquist 2002).

El puma y el jaguar también presentan una amplia distribución en el continente, y en toda el área de distribución del jaguar, estas dos especies son simpátricas. La coexistencia de estas dos especies en América data del Plioceno Tardío o comienzos del Pleistoceno (alrededor de un millón de años atrás, Arroyo-Cabrales 2002; Johnson *et al.* 2006), cuando una rica diversidad de grandes mamíferos habitaba los paisajes americanos. Entre ellos, también habitaban otras especies de felinos de gran tamaño como el guepardo americano (*Miracynonyx trumani*), el “verdadero” león americano (*Panthera atrox*) y el tigre dientes de sable (*Smilodon fatalis*) (Culver *et al.* 2000; Eizirik *et al.* 2001). Sin embargo, estos otros grandes felinos se extinguieron hace ya más de 10.000 años, mientras que el puma y el jaguar coexistieron desde esos tiempos en gran parte de su distribución.

El jaguar se extendía originalmente desde el sudoeste de Estados Unidos hasta el norte de la Patagonia argentina en la Provincia de Río Negro, excluyendo la región de Chile (Sanderson *et al.* 2002c; Zeller 2007). Sin embargo, hay registros fósiles de jaguares de mayor tamaño que los actuales tanto en el extremo norte (llegando hasta Canadá) como en el extremo sur (incluyendo todo el sur de Chile) que corresponden con mediados del Pleistoceno. Estos antiguos registros se relacionan a subespecies que se extinguieron con los cambios ambientales asociados a las glaciaciones y a la extinción del resto de la megafauna americana (Arroyo-Cabrales 2002).

Durante los dos últimos siglos la distribución del jaguar ha sufrido una dramática retracción, sobre todo en sus extremos norte y sur, hecho que se asocia directamente a la alteración humana de los ambientes donde habitaba y a su persecución directa (Taber *et al.* 2002). Actualmente ha desaparecido de al menos el 39% de su área de ocurrencia original, teniendo a las áreas selváticas de Argentina como límite de distribución sur (Perovic 2002b; Di Bitetti *et al.* 2006a; Di Bitetti *et al.* en prensa) y a los matorrales del sur de Estados Unidos como el límite norte (Zeller 2007; McCain y Childs 2008).

El puma es el mamífero terrestre nativo con la distribución más amplia del Nuevo Mundo. Para el siglo XIX ocupaba toda la porción sur de Canadá y todos los Estados

Unidos de Norteamérica y de México en América del Norte, y toda la región continental de Centro y Sudamérica, llegando hasta el Estrecho de Magallanes en su extremo sur de distribución (Currier 1983). El puma aún persiste en gran parte del área original. Las zonas con mayor desarrollo humano son aquellas en donde ha desaparecido y esto incluye el centro y este de los Estados Unidos y Canadá (en donde el retroceso ha sido más abrupto), algunas regiones más desarrolladas de Centroamérica, parte de la costa pacífica de Sudamérica, y el sudeste brasileño (Sunquist y Sunquist 2002), desapareciendo además de gran parte de Uruguay y parte de la Región Pampeana argentina (Parera 2002; Perovic 2002b).

### **1.3.1. El jaguar (*Panthera onca*)**

El jaguar es el mayor de los felinos vivientes de América, y pertenece al género *Panthera* que reúne a las especies más grandes de la familia de los félidos, como el tigre asiático (*Panthera tigris* Linnaeus 1758), el león (*Panthera leo* Linnaeus 1758), el leopardo (*Panthera pardus* Linnaeus 1758) y el leopardo de las nieves (*Panthera uncia* Schreber 1775) (Sunquist y Sunquist 2002). El nombre jaguar proviene de una deformación del vocablo “yaguará” de origen Tupi-guaraní que significa “la bestia salvaje que domina a su presa de un salto” (Hoogesteijn y Mondolfi 1992). En muchas regiones de América es llamado “tigre” porque los primeros conquistadores lo encontraron similar al tigre asiático. En Argentina y Paraguay es conocido también como “yaguareté”, vocablo que también proviene del guaraní y es traducido como “la verdadera fiera”, mientras que en Brasil el nombre más común es el de “onça pintada”.

El jaguar posee un cuerpo musculoso, de aspecto robusto, caracterizado por una cabeza relativamente grande y patas proporcionalmente cortas (Sunquist y Sunquist 2002). Su dentición y musculatura mandibular están muy desarrolladas, lo que le permite capturar y matar presas de gran tamaño (Seymour 1989). Los machos son más grandes y corpulentos que las hembras, pero el tamaño es variable a lo largo de su distribución. El peso promedio de los jaguares machos en Centroamérica ronda los 56 kg y las hembras alrededor de los 41 kg, contrastando con los 102 y 72 kg promedio en los pesos de machos y hembras de jaguares en el Pantanal brasileño y los Llanos venezolanos (Sunquist y Sunquist 2002). Si bien la variación de tamaños sigue un patrón latitudinal, disminuyendo hacia los trópicos (Iriarte *et al.* 1990), el tamaño de la especie parece estar también correlacionado positivamente con el tamaño de las presas disponibles y

las condiciones del ambiente, siendo de mayor tamaño los jaguares de áreas abiertas que de áreas selváticas densas (Hoogesteijn y Mondolfi 1992).

El pelaje es variable entre individuos, el fondo puede variar de pardo amarillento hasta rojizo y está cubierto por manchas, llamadas rosetas, las cuales pueden contener en su interior pequeñas manchas (Seymour 1989). El melanismo es común entre los jaguares, y su frecuencia es variable dependiendo de las regiones (Eizirik *et al.* 2003; Haag *et al.* en prensa).

Basados en caracteres morfométricos se describieron unas ocho subespecies para toda su distribución, siendo *P. o. paraguensis* la que ocuparía la región sur de Sudamérica (Seymour 1989). Sin embargo, estudios recientes utilizando técnicas moleculares no encontraron una importante separación geográfica en la especie y sólo reconocen cuatro grupos filogeográficos, con la mayor división marcada por dos grandes grupos, uno al norte y otro al sur del río Amazonas (Eizirik *et al.* 2001). Estos grupos no llegarían a considerarse subespecies, pero sí podrían tenerse en cuenta para su manejo, como Unidades Evolutivamente Significativas (ESU; Eizirik *et al.* 2001).

Debido a su amplia distribución, el jaguar puede encontrarse en ambientes muy diversos, aunque en general es una especie asociada a ambientes con abundante cobertura boscosa (Seymour 1989; Sunquist y Sunquist 2002). A diferencia de otros felinos, nada con mucha facilidad y existen registros de individuos que han cruzado grandes ríos como el Paraná o el Iguazú en varias oportunidades (Crawshaw Jr. 1995). Si bien es un buen trepador, no sube frecuentemente los árboles (Hoogesteijn y Mondolfi 1992). Es un depredador de tipo generalista, con una dieta variable a lo largo de su distribución en función de la disponibilidad de presas, llegando a consumir ganado doméstico (de Oliveira 2002; Sunquist y Sunquist 2002). Sus fuertes mandíbulas le permiten usar una técnica de cacería poco usual entre los grandes felinos al enfrentar presas de gran tamaño, que consiste en matar al animal mediante una mordida en la región de la nuca, perforando la parte posterior del cráneo (Hoogesteijn 2007).

Los hábitos de esta especie son variables, pudiendo estar activa tanto de día como de noche (Sunquist y Sunquist 2002), aunque en general suele ser predominantemente nocturna (Paviolo en preparación). Los jaguares son en general solitarios, reuniéndose machos y hembras sólo en la época reproductiva. Es una especie territorial, donde los territorios de los machos son usualmente de mayor tamaño y pueden contener el territorio de varias hembras en su interior (Sunquist y Sunquist 2002). El tamaño de los



territorios y las densidades poblacionales de esta especie a lo largo de su distribución son aún más variables que su tamaño corporal (Crawshaw Jr y Quigley 1991; Crawshaw Jr. 1995; Sunquist y Sunquist 2002; Maffei *et al.* 2004; Silveira 2004; Silver *et al.* 2004; Soisalo y Cavalcanti 2006; Paviolo *et al.* 2008). Las hembras pueden parir entre 1 y 3 (raramente 4) cachorros cada dos años. Los cachorros permanecen con su madre hasta el año y medio a dos años de vida. A esta edad, comienzan a alejarse de su madre e inician la dispersión y búsqueda de territorio. Normalmente los machos dispersan a mayores distancias, mientras que las hembras establecen su territorio junto o cercano al de sus madres (Seymour 1989). La madurez sexual se alcanza alrededor de los 2 años y medio en las hembras y entre los 3 y los 4 años en los machos. Se estima que en estado silvestre los adultos rara vez superan los 11 años, teniendo actualmente como principales causas de mortalidad las relacionadas con la intervención humana (Seymour 1989).

A nivel internacional, la UICN cataloga a la especie como Casi Amenazada ("Near Threatened"; IUCN 2008). Sin embargo, su estado de conservación es variable a lo largo de su distribución, encontrándose todavía poblaciones con bajo grado de amenaza en regiones como la amazónica, que contrastan con numerosas poblaciones de esta especie que han desaparecido o están en serio riesgo, principalmente en las áreas de mayor impacto humano y en los extremos norte y sur de su distribución (Sanderson *et al.* 2002a; Sanderson *et al.* 2002c). La necesidad de grandes territorios y una importante base de presas hacen del jaguar una especie particularmente sensible a las presiones humanas y a la modificación del hábitat. A esto se le suman los conflictos entre jaguares y humanos, normalmente relacionados a la depredación de ganado doméstico que incita la persecución de la especie en algunas regiones (Taber *et al.* 2002; Inskip y Zimmermann 2009). Por otro lado, la especie fue históricamente cazada como trofeo y por el valor de su piel, por lo que el CITES la cataloga en su Apéndice I, restringiendo el tránsito de la especie o sus "productos o subproductos" a no ser con fines científicos (CITES 2006). En febrero del año 1999 la Wildlife Conservation Society (WCS) coordinó un importante encuentro en México, que congregó a especialistas que trabajan en investigación y conservación de la especie en toda América. A partir de esta reunión se elaboró un documento llamado "El Jaguar del Nuevo Milenio" (Medellín *et al.* 2002) en donde se dejan sentadas las bases del conocimiento sobre la especie hasta esa fecha y se plantea un plan estratégico de conservación para la misma a escala continental ([www.savethejaguar.org](http://www.savethejaguar.org)).



### 1.3.2. El puma (*Puma concolor*)

A pesar de que ecológicamente se lo considera parte del grupo de los grandes gatos, el puma presenta algunas características que recuerdan a los gatos pequeños, como un cráneo chico con hocico corto, un cuerpo delgado y grácil, y la capacidad de ronronear, por lo que por mucho tiempo se lo ubicó en el género *Felis* (Currier 1983). Sin embargo, los estudios genéticos más recientes ubican al puma en un grupo filogenético conformado por tres felinos vivientes: el puma y el yaguarundí como representantes americanos, y el guepardo (*Acinonyx jubatus* Schreber 1776) como representante africano (Culver *et al.* 2000; Johnson *et al.* 2006).

Aunque desde la llegada de Cristóbal Colón a América fue nombrado como “león” por su parecido con la especie africana, el nombre de “puma” es posiblemente el más usado actualmente para esta especie, e incluso su género toma este nombre (Sunquist y Sunquist 2002). Existe además una enorme lista de nombres para llamar a esta especie, entre los que se encuentran: “león americano”, “león bayo” y “león de montaña” en español; “onça parda”, “suçuarana” y “onça vermelha” en portugués; y “mountain lion”, “painter” y “cougar” en inglés (Sunquist y Sunquist 2002).

Si bien en algunos aspectos morfológicos puede parecerse a los gatos más pequeños, por su tamaño el puma se encuentra entre las 6 especies de felino más grandes (Sunquist y Sunquist 2002). Al igual que el jaguar, el puma presenta una importante variación en el tamaño corporal a lo largo de su distribución, siendo mayor en áreas de menores temperaturas y presas más grandes, y menor en las zonas más cálidas y de presas más pequeñas (Iriarte *et al.* 1990). Los machos son de mayor tamaño y más corpulentos que las hembras, con un rango que va desde 20 a más de 80 kg para individuos adultos. Su cola y patas son relativamente largas en relación al cuerpo (Sunquist y Sunquist 2002).

Si bien se han descrito unas 36 subespecies de puma, a través de técnicas de genética molecular sólo se sustentaron 6 grupos filogeográficos o subespecies: *P. concolor cougar* (que engloba todas las “subespecies” norteamericanas), *P. concolor costaricensis* (Centroamérica), *P. concolor concolor* (norte de Sudamérica), *P. concolor cabrae* (centro de Sudamérica), *P. concolor puma* (sur de Sudamérica) y *P. concolor capricorniensis* que se distribuye en el este de Sudamérica, incluyendo todo el Bosque Atlántico (Culver *et al.* 2000).

Sus hábitos son principalmente terrestres, aunque nada y trepa con facilidad, especialmente cuando se ve perseguido. Los pumas presentan actividad tanto de día

como de noche, pudiendo variar este patrón según la región, la época del año y la presencia de gente y el nivel de protección del área (Sunquist y Sunquist 2002; Paviolo *et al.* 2009). Los hábitos de vida y la estructura social son similares a los del jaguar, siendo también solitarios y territoriales, con territorios de tamaño variable según la región. Los machos tienen territorios de mayor tamaño y pueden superponerse con los territorios de varias hembras (Sunquist y Sunquist 2002). Las hembras paren de 1 a 6 cachorros y, al igual que en los jaguares, las crías permanecen junto a su madre hasta pasado el año y medio de vida. Los juveniles dispersan a esta edad y, si bien llegan a la madurez sexual entre los 2 y los 3 años, posiblemente en estado silvestre la reproducción no comienza hasta que llegan a establecer su propio territorio (Currier 1983).

Es un depredador generalista, con una dieta tan variada como los ambientes en los que habita (Iriarte *et al.* 1990; de Oliveira 2002). En muchas regiones el puma es considerado peligroso o perjudicial por depredar sobre los animales domésticos y ha sido foco de una gran persecución (Inskip y Zimmermann 2009). Los datos más impactantes se muestran para los Estados Unidos en donde, teniendo en cuenta sólo los datos oficiales provenientes del Servicio de Vida Silvestre y Pesca, las cifras marcan un mínimo de 66.665 pumas muertos entre 1907 y 1978 dentro de un programa de control de la especie (Sunquist y Sunquist 2002).

En la actualidad, el puma es una especie protegida total o parcialmente en gran parte del continente, aunque su protección real o efectiva sólo se restringe a algunas áreas. Su rango de distribución no se ha visto tan reducido como el de otros felinos (Sunquist y Sunquist 2002). Sin embargo, en las regiones más degradadas y con más intervención humana el puma, al igual que otras especies, tiende a desaparecer rápidamente porque allí se conjugan la escasez de recursos con una mayor persecución por parte del hombre (Currier 1983; Sunquist y Sunquist 2002; Paviolo *et al.* 2009). Para el libro rojo de la UICN su categoría de conservación es de "Preocupación Menor" ("Least Concern"; IUCN 2008). Aunque rara vez es perseguida para la venta de su piel, en algunas regiones el puma es una especie de interés cinegético, por lo que está catalogado en el Apéndice II de CITES (comercio controlado por CITES pero sólo por el país exportador; CITES 2006), con excepción de dos subespecies que se encuentran en el Apéndice I por ser consideradas en mayor riesgo (*P. c. costaricensis* y *P. c. cougar*; CITES 2006).

### **1.3.3. Los jaguares y pumas en el Bosque Atlántico del Alto Paraná**

Las dos especies se distribuían históricamente de manera continua a lo largo de todo el Bosque Atlántico del Alto Paraná, junto a otras cuatro especies de felinos menores: el ocelote, el margay, el tigrice y el yaguarundí (Di Bitetti *et al.* en revisión). Los pumas y los jaguares eran los depredadores de mayor tamaño del BAAP, cumpliendo el rol de depredadores tope en este ecosistema. Esta es una de las características que realzan la importancia de la conservación de estas especies en la región (Miller *et al.* 2001; Miller y Rabinowitz 2002). Los depredadores tope cumplen un papel clave en los ecosistemas mediante el proceso que se conoce como regulación de “arriba hacia abajo”, a través del impacto directo e indirecto de los depredadores sobre la abundancia y comportamiento de sus presas, y la propagación de estos efectos sobre los otros componentes de las cadenas tróficas (Miller *et al.* 2001; Terborgh *et al.* 2001; Di Bitetti 2008). Por otro lado, la demanda de grandes territorios y abundancia de presas convierten a los depredadores tope en especies particularmente vulnerables a la pérdida y modificación del hábitat (Weber y Rabinowitz 1996; Crooks 2002; Miller y Rabinowitz 2002; Gittleman y Gompper 2005; Karanth y Chellam 2009). A esto se suma la persecución directa de los grandes depredadores, normalmente motivada por el miedo o por los conflictos con el ganado doméstico (Mazzolli 1997; Zimmermann *et al.* 2005; Inskip y Zimmermann 2009; Karanth y Chellam 2009). Los grandes carnívoros han desaparecido de numerosos ambientes del planeta, y las consecuencias a nivel de ecosistemas recién han comenzado a evaluarse (Terborgh *et al.* 2001; Ripple y Beschta 2006, 2008).

Los jaguares se consideran bajo algún grado de amenaza y reciben protección legal en los tres países que componen el BAAP. En Brasil la especie está catalogada como “Vulnerable” (VU – A4c; Chiarello *et al.* 2008), mientras que en Argentina se considera “En Peligro” (Díaz y Ojeda 2000) y en Paraguay “En Peligro Crítico” (CDC: N1; Esquivel 2001; [www.seam.gov.py](http://www.seam.gov.py)). Los pumas, en cambio, se consideran como especie de “Preocupación Menor” en Argentina (Díaz y Ojeda 2000), pero están catalogados con el mismo grado de amenaza que el jaguar en Paraguay (CDC: N1; Esquivel 2001; [www.seam.gov.py](http://www.seam.gov.py)) y en Brasil, donde la subespecie que habita en el Bosque Atlántico se considera como “Vulnerable” (VU – A4c; Chiarello *et al.* 2008). La cacería de estas especies está prohibida en los tres países en la región del BAAP, y el mayor grado de protección legal lo recibe el jaguar en la Argentina, donde es declarado Monumento Natural Nacional (Ley 25.463/01) y Monumento Natural Provincial en la Provincia de

Misiones (Ley 2589/88). Sin embargo, la protección efectiva es variable y depende mucho del grado de implementación de las áreas protegidas. Brasil cuenta con un Centro Nacional de Investigación para la Conservación de los Depredadores Naturales (CENAP; [www.icmbio.gov.br/cenap](http://www.icmbio.gov.br/cenap)) que interviene en los conflictos entre los depredadores y el hombre, y en Argentina desde el año 2004 existe una ley para la Provincia de Misiones que busca mitigar esta problemática (Ley 4137/04) pero que aún no ha sido completamente implementada.

La investigación relacionada a estos depredadores en el BAAP es relativamente reciente. Los primeros trabajos con jaguares fueron realizados por Peter Crawshaw Jr entre 1990 y 1995, en un estudio comparativo sobre la ecología del jaguar y el ocelote en el Parque Nacional do Iguaçu en Brasil e Iguazú en Argentina (Crawshaw Jr. 1995). Su trabajo no solamente aportó valiosa información sobre las áreas de acción sino que brindó las primeras estimaciones de densidad para estas especies en la región, y también detectó las principales presiones que el jaguar estaba sufriendo en aquel momento, como la fuerte presión de cacería directa por parte del hombre y la disminución de sus presas naturales. En 1997, Karina Schiaffino, de la Administración de Parques Nacionales de Argentina (APN), comenzó un proyecto para evaluar los daños causados por la depredación de ganado doméstico por parte del jaguar en los alrededores del Parque Nacional Iguazú (Schiaffino *et al.* 2002), tarea complementada por la iniciativa del Ministerio de Ecología del Gobierno de la Provincia de Misiones de comenzar con una base de registros de conflictos entre felinos y humanos en todo Misiones. Asociado a este proyecto de la APN, entre el año 2001 y 2002 se realizaron las primeras comparaciones sobre la disponibilidad de presas para el jaguar entre el Parque Nacional Iguazú (una de las áreas con mejor protección en el BAAP) y áreas no protegidas cercanas, encontrándose un fuerte efecto de la cacería sobre su abundancia (Paviolo 2002). En el Parque do Iguaçu, las tareas del proyecto de Crawshaw fueron continuadas a través del Projeto Carnívoros do Iguaçu hasta fines de los años '90 y principios del 2000 (Crawshaw Jr. *et al.* 2004). Fernando Azevedo y Valéria Conforti desarrollaron diferentes tareas dentro de este proyecto, especialmente en relación a estudios de dieta de pumas y jaguares, y al monitoreo de los conflictos con los vecinos del Parque (Crawshaw Jr. 2002; Conforti y Azevedo 2003; Crawshaw Jr. *et al.* 2004; Azevedo 2008). El Instituto Brasileiro de Medio Ambiente (IBAMA) y el actual Instituto Chico Mendez de Conservación de la Biodiversidad ([www.icmbio.gov.br](http://www.icmbio.gov.br)) mantuvieron diferentes programas de monitoreo relacionados a estas especies en el Parque do Iguaçu.

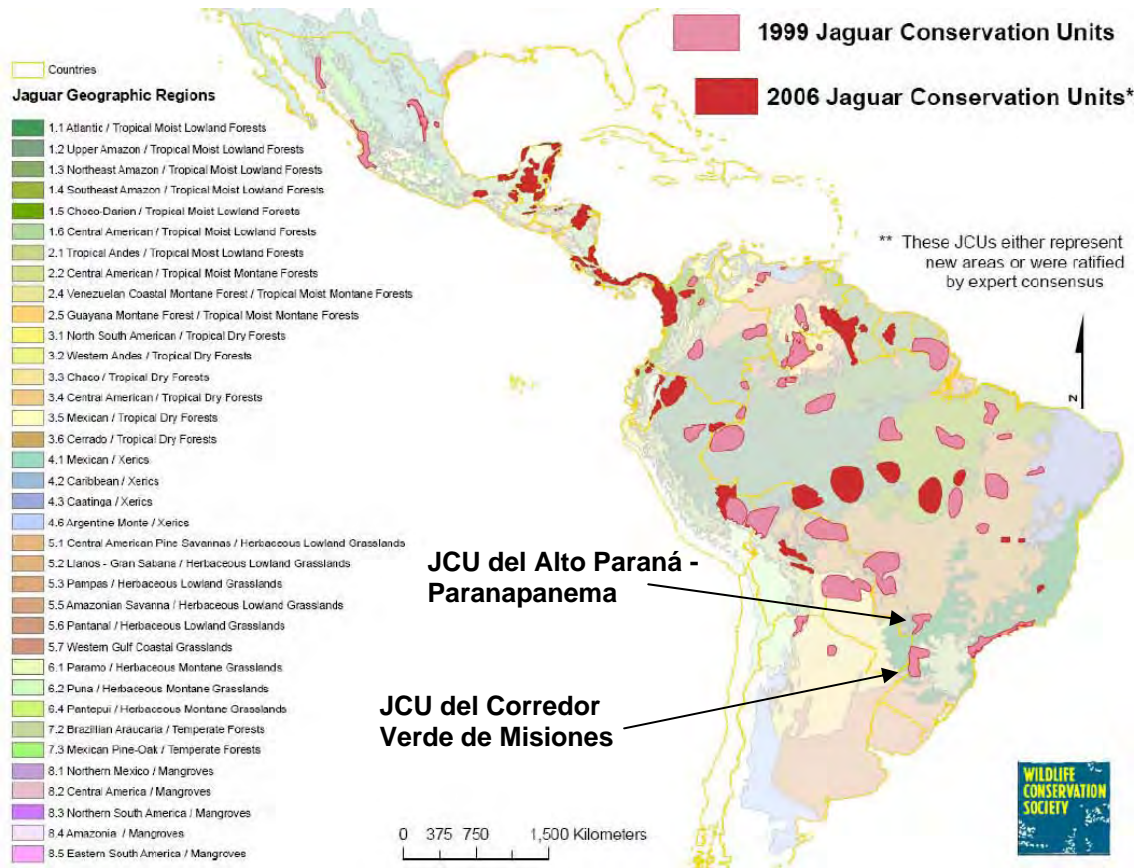
Recientemente, la Bióloga Anne-Sophie Bertrand comenzó un proyecto de monitoreo de pumas y los efectos de los disturbios antrópicos sobre la especie en la región (<http://reservabrasil.org.br/EN/ENannesophie.html>). Los Parques Nacionales Iguazú de Argentina y do Iguaçu de Brasil constituyen el extremo norte del Corredor Verde de Argentina y Brasil, que se extiende a lo largo del norte y centro de la Provincia de Misiones en Argentina y contiene el remanente continuo del BAAP de mayor tamaño en la ecorregión. En el extremo sudeste de este Corredor se encuentra el Parque Estadual do Turvo en el Estado de Río Grande do Sul (Brasil), donde también desde los años '90 se desarrollaron algunos relevamientos de carnívoros por parte de personal de la Universidad Federal de Río Grande do Sul y el Instituto Pro Carnívoros ([www.procarnivoros.org.br](http://www.procarnivoros.org.br)). Fruto de estos trabajos, entre los años 2006 y 2007 se desarrollaron monitoreos con trampas cámaras liderados por Carlos Benhur Kasper (Kasper 2007; Kasper *et al.* 2007), que en un trabajo conjunto con investigadores argentinos, encontraron enorme macho de jaguar con su territorio distribuido a ambos lados de la frontera entre Argentina y Brasil (Paviolo *et al.* 2006a).

En Paraguay, las tareas de investigación sobre carnívoros estuvieron principalmente centradas en la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú. Para principios del milenio, el Dr. Gerald Zuercher, con el apoyo de la Fundación Moisés Bertoni (FMB), realizó trabajos de dieta y uso de hábitat de los carnívoros en esta región incluyendo a pumas y jaguares (Zuercher 2001; Zuercher *et al.* 2001; Zuercher *et al.* 2003). Desde ese momento la FMB continúa con diferentes trabajos de monitoreo de fauna en la región y en otras áreas protegidas del este Paraguay.

En la región del Alto Paraná y Pontal do Paranapanema en el norte del BAAP, también inicialmente coordinado por Peter Crawshaw, se inició, a mediados de los '90, un monitoreo de jaguares a partir de la construcción de la represa hidroeléctrica de Porto Primavera (Crawshaw Jr. 2006). Esta tarea fue continuada por el Biol. Dênis Sana del Instituto Pró-Carnívoros ([www.procarnivoros.org.br](http://www.procarnivoros.org.br)) que prosigue el trabajo de monitoreo de jaguares y pumas en la región. En áreas cercanas y en colaboración con Denis Sana, desde 1997 se desarrolla un trabajo de investigación con jaguares liderado por el Dr. Laury Cullen Jr. (Projeto Detetives Ecológicos – IPE - [www.ipe.org.br](http://www.ipe.org.br)). El trabajo de Cullen y colaboradores, ha brindado cuantiosa información sobre la situación de los jaguares en el Parque Estadual Morro do Diabo y el Parque Estadual Ivinhema, los dos principales reservorios de jaguares en esa región (Cullen Jr *et al.* 2005a; Cullen Jr. 2006). A este trabajo se le suman otras actividades del IPE para el monitoreo de los

conflictos entre los felinos y los ganaderos de esta región, incluyendo las áreas aledañas al Parque Nacional Ilha Grande en la región sur de los Parques Estadales mencionados (Abreu *et al.* 2009).

Como resultado del trabajo de “El jaguar en el Nuevo Milenio” (Medellín *et al.* 2002) se identificaron las áreas prioritarias para la conservación del jaguar (Jaguar Conservation Units – JCU), entre las que se delimitan dos áreas dentro del BAAP (Sanderson *et al.* 2002c): la región del Alto Paraná y Pontal do Paranapanema, y el llamado Corredor Verde de Argentina y Brasil (Fig. 1.6). Las JCU conforman áreas con poblaciones ecológicamente importantes de jaguares (por su representatividad en el rango de distribución) y con potencial de ser sostenidas en el tiempo. Se evaluaron las posibilidades de supervivencia de los jaguares en las diferentes poblaciones del Bosque Atlántico (Eizirik *et al.* 2002; Leite *et al.* 2002). Eizirik *et al.* (2002) realizaron un análisis de viabilidad poblacional usando la información disponible hasta ese momento, concluyendo que la población de jaguares del Corredor Verde era la que presentaba mayor viabilidad para su conservación a largo plazo en todo el BA. Estiman una población de entre 550 y 830 individuos adultos, pero advierten que los parámetros usados para correr el modelo y en particular los datos de densidad y área usados pueden ser optimistas y que es necesaria mayor información para corroborar estos datos (Eizirik *et al.* 2002).



**Figura 1.6.** Áreas prioritarias para la conservación del jaguar en todo su rango de distribución (Jaguar Conservation Units: JCU, Sanderson *et al.* 2002c; actualizado por Zeller 2007).

### 1.4. Sobre esta tesis doctoral

En el año 2002, desde la ONG de conservación Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA) surge la iniciativa de profundizar sobre el conocimiento de las poblaciones de jaguar del BAAP, considerando la necesidad de información demandada tanto para validar la planificación realizada por la Visión de Biodiversidad (Di Bitetti *et al.* 2006b) como para conocer el estado de conservación de los jaguares en estas JCUs (Sanderson *et al.* 2002a). De allí surge el Proyecto Yaguareté, dirigido por uno de mis directores, el Dr. Mario Di Bitetti. El objetivo de este Proyecto es evaluar el estado de las poblaciones de jaguares del BAAP y conocer cuáles son sus amenazas a escala local y regional. Desde este Proyecto se delinearón dos áreas principales de investigación. Una de estas líneas fue definida a escala local, donde a través de censos con trampas cámara en diferentes áreas del Corredor Verde se está estimando la densidad de jaguares y pumas, y evaluando los diferentes factores que afectan la densidad de estas especies. Este proyecto es parte de la tesis doctoral del Biólogo Agustín Paviolo. La otra línea de

investigación fue planteada a escala regional y es la que da origen a la presente tesis doctoral.

#### **1.4.1. Objetivos y estructura general del trabajo**

El objetivo principal de esta tesis es conocer cómo afecta el proceso de cambio y fragmentación del paisaje del BAAP a la persistencia de los dos depredadores tope de este ambiente: el puma y el jaguar. Para esto, fue necesario primeramente describir la configuración del paisaje del BAAP y desarrollar mecanismos para obtener información de estas especies a escala ecorregional, lo que describo a lo largo de los capítulos II a IV. Luego, utilicé diferentes herramientas de análisis para combinar la información del paisaje con los datos de las especies, comparando la respuesta de estos dos depredadores y poniendo a prueba diferentes hipótesis sobre el modo en que interactúan las especies y el paisaje. Esto se detalla en los capítulos finales (capítulos V y VI) que culminan con una evaluación y con recomendaciones de manejo sobre el paisaje de conservación de la Visión de Biodiversidad (Fig. 1.5; Di Bitetti *et al.* 2003) y las Unidades de Conservación de Jaguares de la WCS (Fig. 1.6; Sanderson *et al.* 2002c).

En el Capítulo II utilizo un análisis de imágenes satelitales y diferentes bases de datos para caracterizar la historia de usos de la tierra del BAAP y comprender cómo se relaciona esta historia con los diversos factores socio-económicos que encontramos en los tres países que comparten esta ecorregión. La historia y configuración del paisaje, incluyendo sus condiciones naturales, físicas y humanas, conformaron la base de variables ecogeográficas que fueron utilizadas en los capítulos finales.

El Capítulo III tiene como objetivo principal desarrollar una técnica precisa de identificación de huellas de pumas y jaguares. En base a la medición de huellas de animales de zoológico y al análisis de funciones discriminantes desarrollé una metodología de diferenciación multivariada y claves dicotómicas para la identificación de huellas de estas especies. Esta herramienta fue fundamental para la identificación de las muestras colectadas como se describe en el capítulo siguiente.

El Capítulo IV está enfocado hacia la obtención de mapas de presencia de pumas y jaguares a lo largo del BAAP. Para ello, establecí una red de monitoreo participativo a escala ecorregional para recolectar información confiable sobre la ocurrencia de pumas



y jaguares. Este esfuerzo permitió coleccionar datos de huellas, heces y otros, como avistajes y casos de depredación de ganado. El método descrito en el capítulo III fue utilizado para identificar las huellas de manera confiable. La extracción y el análisis molecular de ADN mitocondrial fue utilizado para la identificación de las heces recolectadas. La red participativa constituyó, no sólo una herramienta de monitoreo, sino que también tuvo protagonismo en diferentes acciones de conservación. Los datos recolectados constituyeron el insumo de información sobre las especies en la región que utilicé en los análisis de los capítulos siguientes.

En el Capítulo V comparo la respuesta del puma y el jaguar a los cambios en el paisaje del BAAP. La descripción del paisaje del segundo capítulo y la información coleccionada en el trabajo del capítulo anterior se combinaron en un análisis factorial de nicho ecológico (ENFA). Este análisis fue utilizado para caracterizar la aptitud relativa del paisaje actual del BAAP para las dos especies, y comparar la respuesta de estos dos grandes depredadores a los cambios ocurridos en el paisaje.

En el Capítulo VI exploro diferentes hipótesis sobre las interacciones entre los elementos del paisaje y la presencia del jaguar. El análisis del capítulo anterior fue usado como base para determinar “pseudo-ausencias”, utilizadas para constituir la variable respuesta “presencia/ausencia” que permite usar Modelos Lineales Generalizados (GLM). Mediante la selección de modelos alternativos en dos ejes (un eje de paisaje y un eje de disturbio antrópico) condensé la información generada en un mapa para proponer hipótesis sobre la estructura espacial de la población de jaguares en la región, validar la Visión de Biodiversidad desarrollada para la ecorregión y sugerir medidas puntuales de manejo para las distintas áreas.

Desde el comienzo de mi doctorado he trabajado en conjunto con otros grupos de investigación, de manera de incrementar la aplicación de la información generada. Por esto, muchos de los resultados obtenidos en esta tesis se ven reflejados en estas colaboraciones. Entre ellas se encuentra el trabajo conjunto con Agustín Paviolo en la otra línea de investigación de este Proyecto, el desarrollo de un Análisis de Viabilidad Poblacional y de Hábitat para el jaguar en el Corredor Verde de Misiones elaborado por el Dr. Eric Lonsdorf y la Dra. Joanne Earnhardt del Lincoln Park Zoo de Chicago, y la colaboración con la Dra. Taiana Haag y el Dr. Eduardo Eizirik de la Universidad

Federal y la Pontificia Universidad Católica de Río Grande do Sul en un proyecto de genética de la conservación del jaguar en toda la ecorregión ([http://www.pucrs.br/fabio/genoma/index\\_arquivos/page0002.htm](http://www.pucrs.br/fabio/genoma/index_arquivos/page0002.htm)). En el comienzo de cada capítulo menciono las publicaciones que son resultado directo del trabajo de esta tesis, y del aporte de mis resultados y de mi colaboración con otros investigadores y proyectos de trabajo estrechamente relacionados.

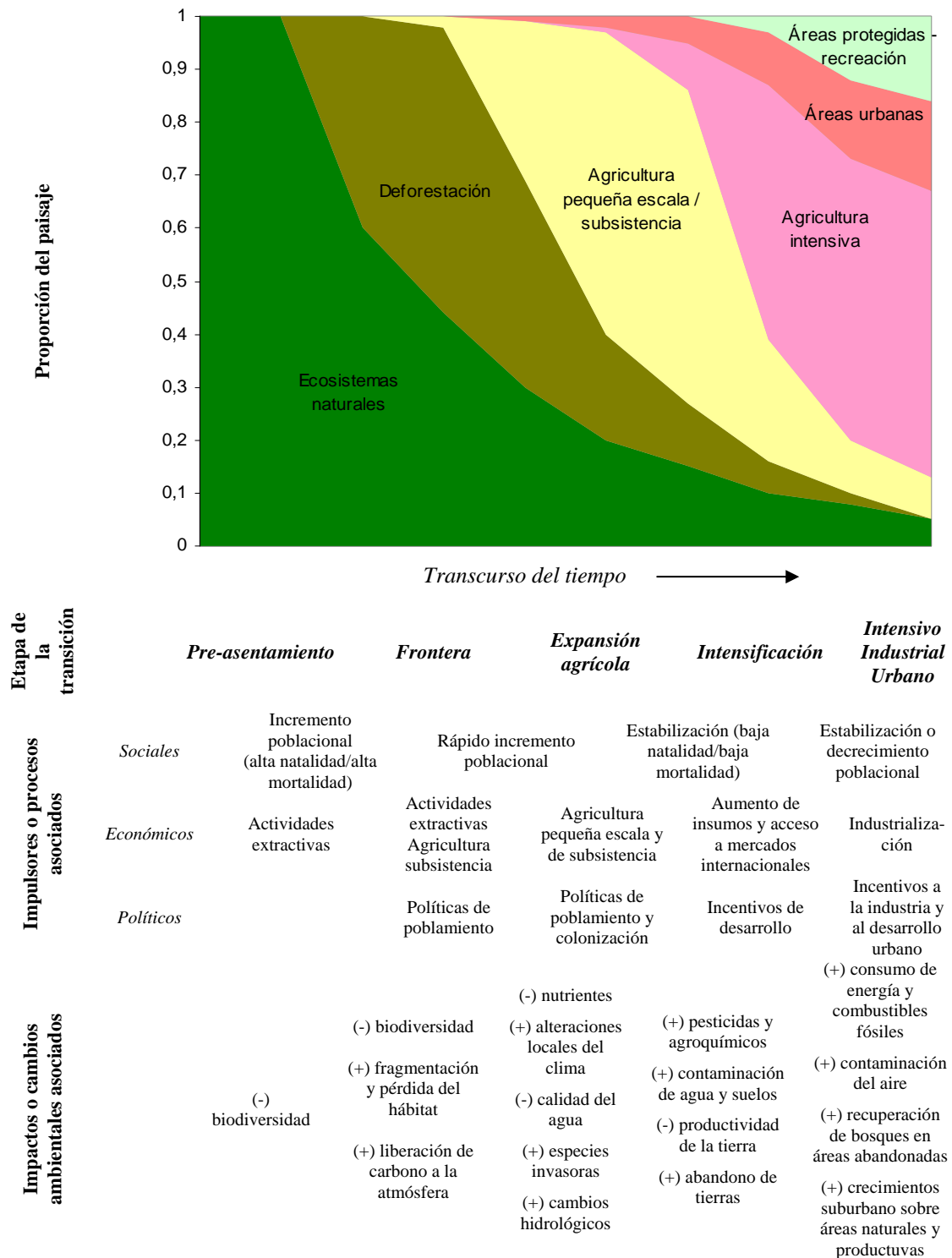
## Capítulo II. El Bosque Atlántico del Alto Paraná, configuración de su paisaje en el espacio y en el tiempo<sup>1</sup>

### 2.1. Introducción

Gran parte de la superficie terrestre está siendo afectada por las actividades humanas, ya sea mediante la extracción de recursos (cacería, tala selectiva, etc.) o a través de la transformación de los ecosistemas naturales en otros dominados por usos antrópicos (transformación o “cambios de uso de la tierra”; Vitousek *et al.* 1997; Sanderson *et al.* 2002b). Los patrones de uso y de cambios en el uso de la tierra tienen estrecha relación tanto con las características físicas y ecológicas del paisaje, como con las condiciones de desarrollo socioeconómico y político de una región (DeFries *et al.* 2004; DeFries *et al.* 2006). A pesar de la complejidad que existe detrás de estos procesos (Lambin *et al.* 2001), se han encontrado patrones generales en la trayectoria de transición entre los diferentes usos de la tierra, partiendo de ambientes dominados por ecosistemas naturales hacia paisajes en los que prevalecen las actividades humanas de uso intensivo, y en donde los ambientes naturales quedan reducidos a áreas de manejo, recreación o conservación (DeFries *et al.* 2004; Mustard *et al.* 2004; Foley *et al.* 2005; ver Esquema 2.1). Si bien esta trayectoria de cambio varía a lo largo de escalas espaciales y temporales, se encuentran ejemplos de las etapas de transición a lo largo de los distintos ambientes del planeta (Mustard *et al.* 2004). Además, esta trayectoria de cambio no sólo caracteriza a los usos de la tierra, sino también a las condiciones socioeconómicas y a las alteraciones ambientales implicadas en el traspaso de las diferentes etapas (Foley *et al.* 2005; ver Esquema 2.1). Los cambios en la población humana, por ejemplo, se encuentran estrechamente relacionados con los cambios en el paisaje y la biodiversidad (Cardillo *et al.* 2004; Wright y Muller-Landau 2006), pero estas relaciones son complicadas y varían en las diferentes regiones, por lo que, en cada caso, son necesarios estudios detallados (Lambin *et al.* 2001; Laurance 2006; Sloan 2007).

---

<sup>1</sup> Parte del desarrollo metodológico de este capítulo fue publicado en: Izquierdo, A., C. De Angelo y M. Aide. 2008. Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: a test of the forest transition model. *Ecology & Society* 13 (2):3.



**Esquema 2.1.** Trayectoria general de los cambios en el uso de la tierra y ejemplos de algunos conductores y procesos socioeconómicos y naturales asociados (modificado de DeFries *et al.* 2004; Mustard *et al.* 2004; Foley *et al.* 2005).

Como describimos en el capítulo anterior, la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP) es un caso extremo de la capacidad del hombre de modificar ambientes naturales. Su particular distribución a lo largo de tres países ha generado diferentes

historias políticas y socioeconómicas que gobernaron el cambio en el uso de la tierra en este ambiente, determinando que hoy en día encontremos paisajes muy diferentes detrás de cada frontera (Cartes 2003; de Gusmão Câmara 2003; Di Bitetti *et al.* 2003; Frickmann Young 2003; Holz y Placci 2003; Matteucci *et al.* 2004; Huang *et al.* 2007; Izquierdo *et al.* 2008; Ribeiro *et al.* 2009). Por ello, el BAAP se convierte en un escenario muy interesante para explorar su historia de usos de la tierra y observar de qué manera las distintas regiones se ajustan o no a las trayectorias generales de cambio.

Conocer los patrones y cambios de usos de la tierra, el proceso de fragmentación de ambientes naturales y sus vínculos con los conductores socio-económicos e impactos ambientales, son esenciales para la planificación y discusión de las vías y políticas de desarrollo y conservación a nivel regional (DeFries *et al.* 2004; Matteucci *et al.* 2004). A su vez, esto nos permite caracterizar un paisaje no sólo en su configuración actual, sino en su historia y dinámica, lo que es fundamental para comprender las interacciones entre el paisaje y la biodiversidad, y predecir estados futuros (Vitousek *et al.* 1997).

El objetivo de este capítulo es caracterizar la historia de usos de la tierra y cambios demográficos en el paisaje del BAAP, enmarcándolos dentro de la trayectoria general de cambios en los usos de la tierra y comparando la situación en los tres países que lo componen.

## **2.2. Materiales y métodos**

### **2.2.1. Área de estudio**

Este trabajo está enfocado en la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP), porción del Bosque Atlántico que comparten Argentina, Brasil y Paraguay<sup>2</sup>. Como área de estudio para todo el análisis espacial de esta tesis, seleccioné la región del BAAP que comprende todas las áreas identificadas como “núcleo” en la Visión de Biodiversidad (Di Bitetti *et al.* 2003; ver Fig. 2.1.a y Fig. 1.4). Incorporé también en el área de estudio regiones aledañas al BAAP que, por razones geográficas o políticas, están inmersas dentro del área seleccionada (Fig. 2.1.a): 1) la porción del Bosque de Araucarias que ingresa desde el este a los estados brasileños y a la Provincia de Misiones (12,8% del área de estudio, eco-región que también pertenece al Bosque Atlántico); 2) la porción de la ecorregión de los “Campos” en el sur de la Provincia de Misiones (1% del área de estudio); y 3) pequeñas porciones de ambiente de “Cerrado”

---

<sup>2</sup> Para más detalles sobre las características de esta ecorregión ver la descripción realizada en el Capítulo I

que están inmersos dentro del BAAP en la región noreste de Paraguay y noroeste de Brasil (3,9% del área de estudio). El área estudiada ocupa, en Brasil, la región sur del estado de Mato Grosso do Sul, rincón sudoeste del estado de Sao Paulo, todo el occidente del estado de Paraná, la porción oeste de Santa Catarina y el extremo noroeste de Rio Grande do Sul. En Paraguay, la totalidad de los departamentos de Canindeyú y Alto Paraná, la mayor parte de los departamentos de Caazapá, Guairá, Caaguazú, San Pedro y Amambay; y una pequeña porción al oriente de Concepción y Cordillera. En Argentina, este estudio comprende la totalidad de la Provincia de Misiones (Fig. 2.1.b; Anexo digital 9.1). La superficie total del área de estudio fue de 276.843 km<sup>2</sup>, un 11% en Argentina, un 58% en Brasil y el 31 % restante en Paraguay.

Fig. 2.1.a)



**Figura 2.1.** a) Delimitación del área de estudio, en relación a los límites del Bosque Atlántico del Alto Paraná utilizados en la Visión de Biodiversidad (Di Bitetti *et al.* 2003). b) División política del área de estudio. Ver más detalles en el Anexo digital 9.1.

## 2.2.2. Usos de la tierra y demografía a lo largo del tiempo

### *Imágenes de satélite*

Se utilizaron imágenes de satélite Landsat 1 (MSS) y Landsat 5 (TM) obtenidas de la base datos del Global Land Cover Facility de la Universidad de Maryland (GLCF 2008), del Instituto de Pesquisas Espaciales de Brasil (INPE 2008) y de la Comisión Nacional de Asuntos Espaciales de Argentina ([www.conae.gov.ar](http://www.conae.gov.ar)), esta última a través de convenios con la Fundación Vida Silvestre Argentina y la Administración de Parques Nacionales. Construí una base de 49 imágenes para cubrir el área de estudio en tres períodos de tiempo: 1972-1975, 1988-1989 y 2001-2007. La mayor parte de las imágenes utilizadas corresponden a los meses de invierno-primavera de los años 1973, 1988 y 2004 (ver listado completo en Tabla 9.1 del apéndice). Las imágenes se transformaron a una resolución de 120 x 120 m por píxel para facilitar su procesamiento. La serie de imágenes “2004” fue corregistrada con los mapas utilizados para la Visión de Biodiversidad (Di Bitetti *et al.* 2003), y éstas se usaron como base para el corregistro del resto de las imágenes de períodos anteriores. El corregistro fue realizado mediante sistema de puntos de control, con un error promedio menor a 1 píxel. Toda la base de imágenes y mapas fue transformada y analizada en el sistema de coordenadas Universal Transverse Mercator (UTM) para la faja 21 región Sur. Una vez corregistradas, las imágenes de áreas de bordes fueron cortadas con los límites del área de estudio y en el caso de imágenes que tuvieran regiones con alta proporción de nubes, utilicé fragmentos de imágenes accesorias para reemplazar el área nublada (ver uso “parcial” en Tabla 9.1 del apéndice). Este análisis fue realizado con Envi© Versión 4.2 (Research Systems, Inc. 2005, USA).

### *Clasificación de imágenes y usos de la tierra*

Para la clasificación de imágenes utilicé el mismo método descrito por Izquierdo *et al.* (2008). Debido a las diferencias en la fecha de adquisición y a la amplitud de la región (con consecuentes variaciones en las condiciones atmosféricas y fenológicas de la vegetación), cada imagen fue analizada por separado para que no fueran necesarias correcciones radiométricas (Song *et al.* 2001). Se realizó una clasificación supervisada utilizando el método de máxima verosimilitud, con un límite de exigencia de 0,95 para todas las clases. Las descripciones y mapas de Matteucci *et al.* (2004), Guerrero Borges (2004), Huang *et al.* (2007) y de Izquierdo *et al.* (2008), se usaron como referencia para

el reconocimiento de la reflectancia espectral de los diferentes tipos de uso de la tierra para tomar las muestras para la clasificación. En cada imagen se tomaron muestras de las diferentes clases de uso del suelo con las que se desarrolló el modelo de clasificación. Como primer paso, se subdividieron las clases para una clasificación preliminar (Izquierdo *et al.* 2008), y luego se combinaron las subclases para el procesamiento post-clasificación (Tabla 2.1). Como correcciones post-clasificación utilicé las funciones “Sieve” y “Clump” para disminuir el efecto de granulado y eliminar píxeles sueltos de las diferentes clases. En las clases “Áreas urbanas” y “Plantaciones forestales” se aplicaron funciones de clasificación más exigentes para evitar los efectos de confusión que ocurrían entre estas clases y la “Agricultura intensiva” y “Bosque en áreas de pendientes” respectivamente. Finalmente, cada imagen clasificada fue transformada a una resolución de 330 x 330 m por píxel (10 ha) para construir los mosaicos completos del área de estudio en cada período de tiempo.

Debido a la amplitud del área de estudio, la resolución utilizada y la escala temporal, no fue posible validar las clasificaciones usadas en este capítulo con datos de campo. Por ello, las clasificaciones fueron evaluadas a diferentes niveles. Primero, cada imagen fue evaluada durante el proceso de clasificación supervisada, que permite realizar correcciones a partir de un proceso de prueba y error entre las muestras tomadas en la imagen y la clasificación resultante (Huang *et al.* 2007). Para realizar estos ajustes y correcciones durante el proceso de clasificación, se utilizaron como referencias el conocimiento previo de algunas porciones del área de estudio y trabajos realizados a diferentes escalas y en diferentes épocas en la región (Di Bitetti *et al.* 2003; Guerrero Borges 2004; Matteucci *et al.* 2004; The Global Land Cover Facility 2006; Huang *et al.* 2007; Izquierdo *et al.* 2008; SOS Mata Atlântica e INPE 2008; UMSEF 2008; Ribeiro *et al.* 2009).

Por otro lado, se creó una grilla de círculos ubicados cada 10 km para toda el área de estudio, y la misma grilla fue superpuesta a las imágenes disponibles en GoogleEarth (<http://earth.google.com/>). Cada círculo cubrió una superficie de 1 km<sup>2</sup> de superficie, es decir, equivalente a 9 celdas de las imágenes clasificadas. De la grilla completa, fueron seleccionados sólo los círculos que se ubicaran sobre las imágenes de GoogleEarth de mayor resolución<sup>3</sup> y que más de un 50% del círculo estuviera cubierto por una misma

---

<sup>3</sup> Imágenes Quickbird de 2,4 m de resolución, obtenidas para la región en diferentes fechas entre 2003 y 2008 (fecha de acceso 12 de Febrero de 2009).



clase de uso de la tierra correspondiente a los usados en la clasificación (Tabla 2.1). Para las clases menos representadas en el área de estudio (agua, plantaciones forestales y áreas urbanas) se determinaron círculos extras de manera de contar con un número mínimo de 50 círculos control sobre las imágenes Quickbird para cada clase. Un total de 790 círculos control seleccionados fueron comparados con los círculos correspondientes en la clasificación del año 2004 (contrastando las clases predominantes en ambos casos). Se utilizaron círculos en lugar de puntos para obtener una aproximación general de los errores de clasificación, reduciendo las fuentes de error causadas por las diferencias de resolución o fechas de adquisición de las imágenes usadas en la clasificación y las de GoogleEarth y/o variaciones debidas al correregistro entre éstas.

Mediante este método, el mapa de usos del año 2004 mostró una precisión global de clasificación de un 87% respecto a las clases identificadas en los círculos control de las imágenes de alta resolución (índice de Kappa = 0,811; ver la matriz de confusión en la Tabla 9.2 de los apéndices). Los mayores errores fueron detectados en las “Pasturas” (precisión del 69%) y en la “agricultura intensiva” (precisión del 77%), donde en ambos casos la mayor fuente de error fueron su clasificación como “agricultura a pequeña escala”.

Niveles de precisión similares fueron obtenidos por Izquierdo *et al.* (2008) usando la misma metodología de clasificación para la porción Argentina del BAAP para el año 2006 (pero con mayor detalle en resolución y clases), y por Huang *et al.* (2007) para la clasificación de bosques en la región paraguaya del BAAP para el año 2000. En ambos casos la validación también fue realizada utilizando las imágenes Quickbird. Sin embargo, el uso de círculos de control en lugar de puntos posiblemente implique una subestimación de los grados de error ya que no se tienen en cuenta los errores de clasificación en superficies pequeñas (menores a 1 km<sup>2</sup>).

Considerando que la misma metodología utilizada para la clasificación de las imágenes en los tres períodos, es esperable que los niveles de precisión de clasificación para 1973 y 1988 sean similares a los estimados para el año 2004 (Huang *et al.* 2007; Izquierdo *et al.* 2008).

**Tabla 2.1.** Clases y subclases usadas para la clasificación supervisada de imágenes para la descripción de los usos de la tierra en los tres periodos. Los tipos de usos resultan de una simplificación de las clases realizada para el análisis del patrón de cambios (ver Figura 9.2 de los anexos).

Clase	Subclases	Descripción	Tipo de uso
<i>Agua</i>		Cuerpos de agua lóticos y lénticos.	-
<i>Bosque nativo</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Bosque de áreas bajas o bañados naturales</li> <li>- Bosque de pendientes</li> <li>- Bosque de áreas altas</li> <li>- Otros bosques</li> </ul>	Distintos tipos áreas boscosas diferenciables en las imágenes. Se incluyó también como “bosque” a las áreas bajas de vegetación natural, áreas inundables y bosques de ribera.	<i>Bosque</i>
<i>Plantaciones forestales</i>		Plantaciones forestales de pino ( <i>Pinus</i> spp.), eucaliptus ( <i>Eucalyptus</i> sp.) y araucaria ( <i>Araucaria angustifolia</i> ). Se tomaron muestras en plantaciones forestales de diferentes edades, pero plantaciones forestales muy jóvenes y áreas deforestadas para plantación no fueron muestreadas en esta clase por lo que algunas de estas áreas fueron clasificadas como “Agricultura intensiva”.	<i>Intensivo</i>
<i>Agricultura intensiva</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Cultivos anuales</li> <li>- Suelo desnudo</li> <li>- Cultivos perennes</li> </ul>	Áreas de cultivo homogéneas con superficie mayor a 10 ha. Se incluyeron “muestras” en áreas con suelo totalmente descubierto, cultivos anuales (soja, trigo, maíz, etc.) y cultivos perennes (yerba mate, té, etc.) reconocibles a esta escala.	<i>Intensivo</i>
<i>Agricultura de subsistencia o de pequeña escala</i>		Corresponde con áreas en donde, en una superficie pequeña (menor a 10 ha), no se reconoce una actividad predominante. Es variable a lo largo de la región pero, en general, son áreas de agricultura o ganadería a pequeña escala, pudiendo incluir pequeñas plantaciones forestales, pequeñas porciones de bosque nativo, zonas periurbanas, entre otras.	<i>Pequeña escala o extensivo</i>
<i>Pasturas y campos</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Pasturas</li> <li>- Campos</li> </ul>	Se consideraron en estas categorías las áreas homogéneas de pasturas y “campos naturales”.	<i>Pequeña escala o extensivo</i>
<i>Áreas urbanas</i>		Área central de las ciudades y pueblos.	<i>Urbano</i>
<i>No clasificados</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- No clasificado</li> <li>- Otros</li> </ul>	Áreas marginales de la imagen, áreas no clasificadas y áreas con nubes o falladas.	-

Con los mosaicos finales, estimé la superficie de los diferentes usos de la tierra en cada período de tiempo para toda el área de estudio y para cada país en particular. Utilicé dos índices de fragmentación (tamaño promedio de fragmento y el índice de proximidad promedio entre fragmentos) para describir los cambios en la estructura general del bosque nativo remanente en los tres países a través del tiempo (usando Patch Grid 0.9.8 para ArcGis 9.1, © Ontario Ministry of Natural Resources, Febrero 2008). Mientras que el índice de tamaño promedio de fragmento es un indicador del grado de fragmentación (fragmentos más pequeños caracterizan paisajes más fragmentados), el índice de proximidad media cuantifica el contexto espacial de un parche de hábitat en relación a sus vecinos de la misma clase, brindando una estimación del grado de conectividad del paisaje. Este índice se incrementa cuando el paisaje está ocupado por parches de la misma clase y éstos están más cercanos y continuos (McGarigal 2002). Describí además en forma cuantitativa el patrón de reemplazo de bosque por otros usos en el tiempo y la distribución espacial de las áreas deforestadas y el bosque recuperado entre el período 1973 – 2004 utilizando las funciones específicas de Envi 4.2.

### ***Demografía y áreas protegidas a través del tiempo***

Los datos demográficos fueron obtenidos de los censos poblacionales y trasladados a los mapas de las unidades políticas de cada país (departamentos en Misiones, distritos en Paraguay y municipios en Brasil; Fig. 2.1.b). Para Argentina los censos correspondieron a los años 1970, 1980, 1991 y 2001 (INDEC 2001), para Brasil para los años 1970, 1980, 1991 y 2000 (IGBE 2000), y para Paraguay a los años 1972, 1982, 1992 y 2002 (DGEEC 2002).<sup>4</sup> Se observó el proceso de cambio de población urbana, rural, total y densidad de población rural para cada país y en general en los períodos mencionados (“1970”, “1980”, “1990” y “2000”). Utilicé las bases de datos y mapas de diferentes fuentes para describir la historia de creación de áreas protegidas en el área de

---

<sup>4</sup> Existen diferencias en las determinaciones de población rural y urbana en los tres países, ya que en Argentina se utiliza la dimensión demográfica (población urbana es toda aglomeración de más de 2000 habitantes), mientras que en Brasil y Paraguay criterios político-administrativos (Comunidad Europea y Mercosur 2000). Sin embargo, las comparaciones entre los datos de los tres países han sido aceptadas, pero teniendo en cuenta que pueden existir algunos sesgos derivados de estas diferencias tendientes a una mayor proporción relativa urbana/rural en Brasil y Paraguay por considerar como “urbanas” a poblaciones de menos de 2000 habitantes que sean reconocidas administrativamente (Comunidad Europea y Mercosur 2000).

estudio (Chalukian 1999; Di Bitetti *et al.* 2003; Giraudó *et al.* 2003a; Lairanda 2003; MERNRyT 2004).

### **2.2.3. Etapas de la transición en el uso de la tierra**

La información obtenida de los análisis de usos en los distintos períodos fue utilizada para analizar el proceso de cambio y poner a prueba el modelo de la trayectoria global de cambios de usos de la tierra del Esquema 2.1 (DeFries *et al.* 2004; Mustard *et al.* 2004; Foley *et al.* 2005). Un enfoque particular de esta trayectoria de cambios en los usos de la tierra es la “transición forestal” (Mather 1992; Mather y Needle 1998), que se refiere principalmente al cambio en la cobertura forestal (bosques nativos e implantados) en relación a los procesos de desarrollo económico, industrial y a la urbanización (Rudel *et al.* 2005). Este fenómeno puede ser interpretado dentro del esquema general de la trayectoria en los cambios de uso de la tierra (DeFries *et al.* 2006), con la particularidad de que en los análisis de “transición forestal” las plantaciones forestales son analizadas como parte de la cobertura forestal (junto a los bosques nativos) y no como actividades de uso intensivo. Los procesos de cambio relacionados específicamente a la “transición forestal” han sido discutidos en profundidad para la región argentina del BAAP (Izquierdo *et al.* 2008) y para algunas regiones del Bosque Atlántico brasileño (Baptista y Rudel 2006). Por esto, en este capítulo me referiré a la “transición” o trayectoria de cambio desde un aspecto más amplio (ver Esquema 2.1), incluyendo a los diferentes usos de la tierra e incorporando a las plantaciones forestales como un tipo de uso intensivo (Tabla 2.1).

Las distintas clases en las que se caracterizaron los usos de la tierra fueron agrupadas en cuatro tipos de uso: bosque nativo, uso intensivo, uso extensivo o de pequeña escala y urbano (ver Tabla 2.1). El área de estudio fue dividida en una grilla de celdas de 10 km de lado y para cada celda se calcularon las siguientes variables: 1) proporción ocupada por cada “tipo de uso” en 1988 y 2004; 2) proporción legalmente protegida en 1988 y 2004; 3) cambio en la proporción de cada tipo de uso entre el año analizado y el anterior. De esta manera, se combinaron las informaciones de usos de la tierra en los períodos 1988 y 2004, con los cambios ocurridos entre períodos sucesivos (cambios entre 1973 - 1988 con los usos de 1988, y cambios entre 1988 – 2004 con los usos de 2004). Con estos datos (2718 celdas y 8 variables por período) se realizó un análisis de componentes principales (PCA) y se observaron los pesos (“loadings”) de las variables originales en cada uno de los componentes generados por el análisis. Las correlaciones

entre variables y factores fueron usadas para clasificar a cada celda en las diferentes etapas de la trayectoria de transición de usos de la tierra. Se exploraron además las relaciones entre las etapas de la transición de uso del suelo con las condiciones del terreno, superponiendo mapas de pendientes del terreno con la grilla de categorías de transición. Para observar los cambios demográficos asociados a cada etapa descripta, se categorizó a cada unidad política de la región (departamentos, municipios y distritos) con la etapa de transición predominante (moda) en cada período y esto fue asociado a los cambios en la población total de cada distrito. Finalmente, se graficó la proporción de celdas dentro del área de cada país que se corresponde con cada etapa de la trayectoria de transición para caracterizar de manera global lo ocurrido en los tres países en los períodos analizados.

## **2.3. Resultados**

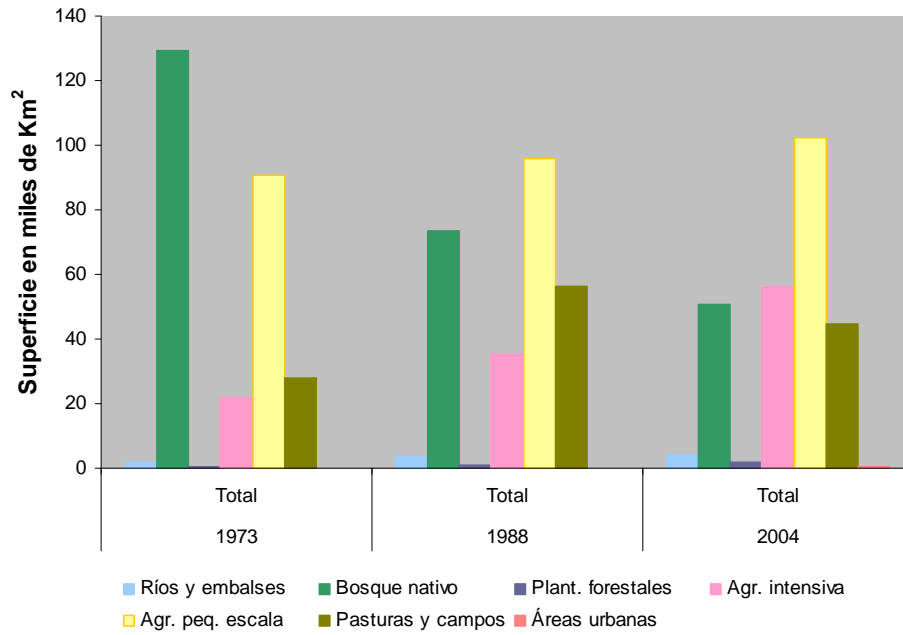
### **2.3.1. Usos de la tierra y demografía a lo largo del tiempo**

#### ***Usos de la tierra, pérdida y fragmentación del bosque nativo***

Del total del área de estudio, 129.628 km<sup>2</sup> correspondían a bosque nativo en 1973 (46,8%), constituyendo la principal cobertura del terreno, con una matriz<sup>5</sup> constituida principalmente por agricultura de pequeña escala y en menor medida por pasturas y agricultura intensiva (Fig. 2.2 y 2.3.a). La superficie boscosa total se reduce casi en un 50% en el período 1973 a 1988 (a 73.500 km<sup>2</sup> de bosque remanente, Fig. 2.2), con incrementos importantes en áreas destinadas a pasturas y agricultura intensiva (Fig. 2.2 y 2.3.b). La pérdida de bosque continúa a una tasa similar en el período 1988 a 2004, reduciéndose la superficie boscosa ahora a unos 50.000 km<sup>2</sup> (39% de la cobertura de 1973, Fig. 2.3.c). La conformación de la matriz en el 2004 es similar a 1988 en escala global, aunque con un aumento en la superficie destinada a agricultura intensiva y una reducción en las pasturas (Fig. 2.2 y 2.3.c).

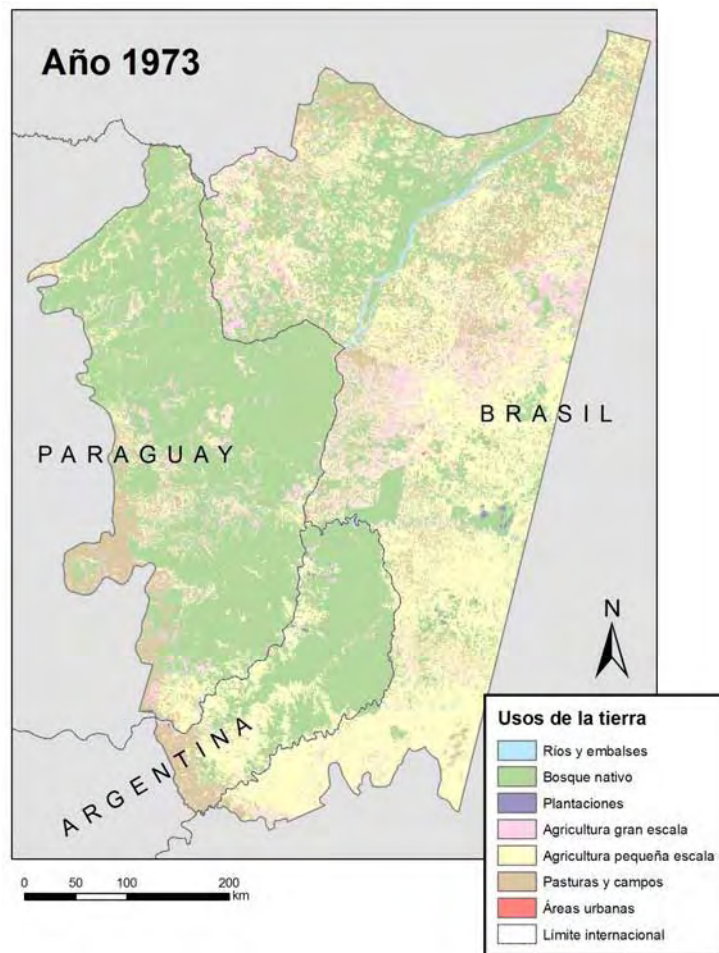
---

<sup>5</sup> Por definición, la matriz es el componente mayoritario del paisaje (Forman 1995). Debido a que esto es variable en las diferentes regiones y años analizados, en este trabajo me referiré a la matriz como el paisaje que separa a los fragmentos de bosque nativo.



**Figura 2.2.** Superficies ocupadas por los distintos usos a través del tiempo en el área de estudio.

Fig. 2.3.a)



**Figura 2.3.** Mapas de cobertura de los usos de la tierra para los tres períodos considerados: a) 1973; b) 1988 (página siguiente); y c) 2004 (página siguiente). Ver detalles en Anexo digital 9.2.

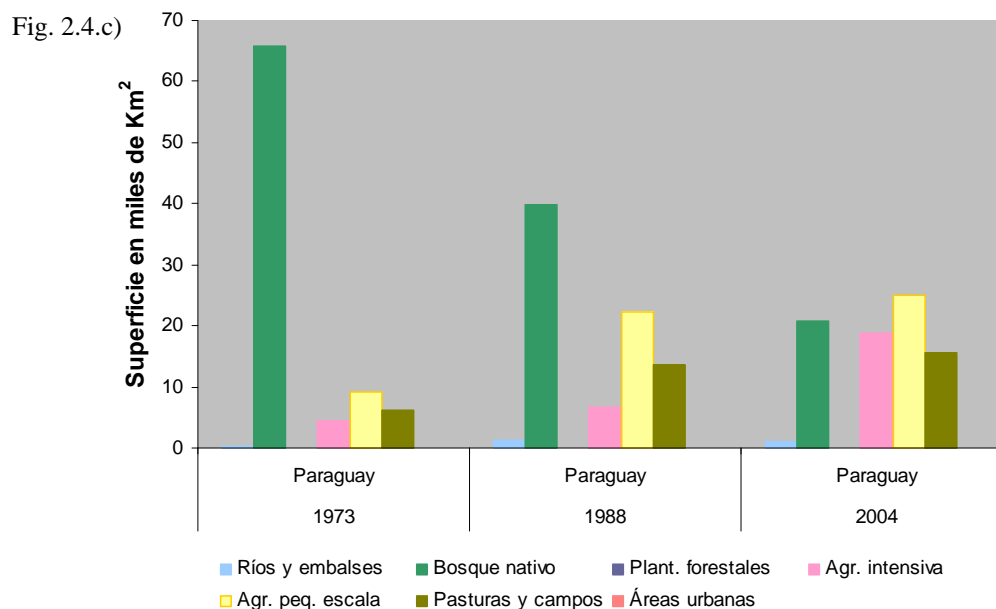
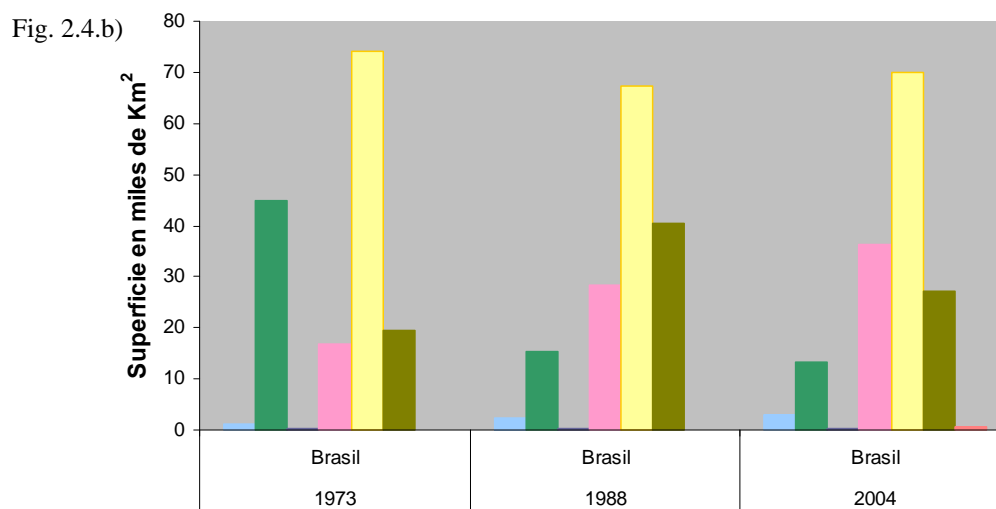
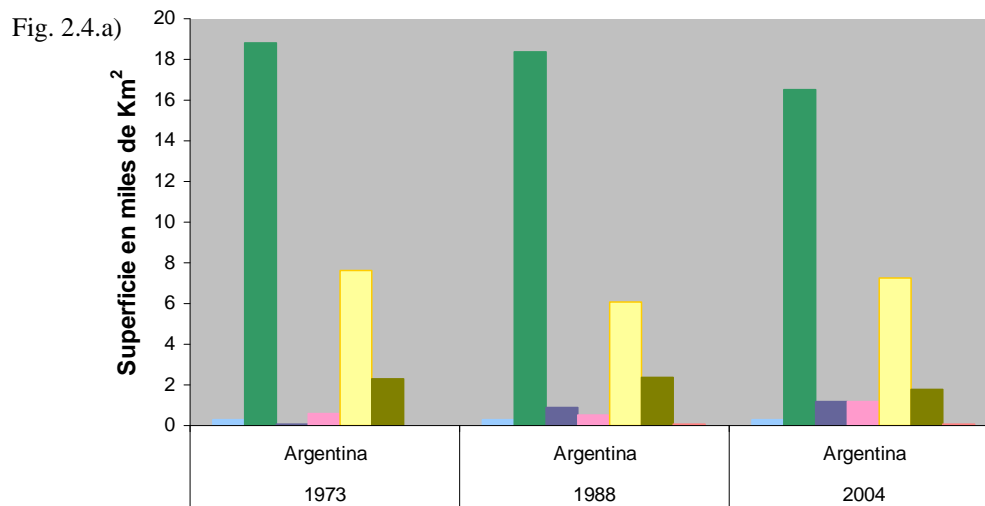
Fig. 2.3.b)



Fig. 2.3.c)



**Figura 2.3.** Mapas de cobertura de los usos de la tierra para los tres períodos considerados: a) 1973 (página anterior); b) 1988; y c) 2004. Ver detalles en Anexo digital 9.2.



**Figura 2.4.** Superficies ocupadas en cada país por los distintos usos de la tierra en los diferentes períodos:  
a) Argentina; b) Brasil; y c) Paraguay.



La superficie total de bosque remanente en cada país siempre es mayor en Paraguay, pero la importante pérdida de bosque ocurrida en Brasil entre 1973 y 1988 hace que Argentina tome el segundo lugar en importancia en 1988. Para el año 2004 se reducen las diferencias en las superficies remanentes de bosque entre los tres países: Paraguay con 20.846 km<sup>2</sup>, Argentina con 16.542 km<sup>2</sup> y Brasil con 13.221 km<sup>2</sup> (Fig. 2.4 y 2.5).

Los patrones de distribución y pérdida de bosque se ven resaltados al observar las áreas deforestadas en el período estudiado (Fig. 2.5.d). Brasil presenta la mayor tasa de deforestación promedio en el período 1973-1988 (1972 km<sup>2</sup>/año), pero esta tasa se reduce notablemente en el segundo período (128 km<sup>2</sup>/año). Paraguay presenta altas tasas de deforestación en los dos períodos (1973-1988: 1731 km<sup>2</sup>/año; 1988-2004: 1190 km<sup>2</sup>/año; ver Huang *et al.* 2007), mientras que, en Argentina, se describen las tasas más bajas para esta región (1973-1988: 28 km<sup>2</sup>/año; 1988-2004: 113 km<sup>2</sup>/año). La recuperación del bosque nativo es mínima en proporción a las áreas deforestadas, y se observan las mayores superficies de bosque recuperado en el sur de la Provincia de Misiones. La configuración espacial del bosque en los distintos períodos en cada país es diferente (Fig. 2.5 y 2.6), y no necesariamente se refleja en el total de la superficie boscosa. El tamaño de los fragmentos de bosque disminuye en los tres países (Fig. 2.6.a), pero mientras que Brasil y Paraguay presentan fragmentos cada vez más distantes, el bosque remanente en Argentina parece concentrarse en fragmentos menos aislados para el año 2004 (Fig. 2.6.b). A pesar de tener mayor superficie boscosa que Argentina, en 1973 la región brasileña presenta fragmentos más pequeños (Fig. 2.6.a) y aislados (Fig. 2.6.b). Encontramos el mismo patrón para la región paraguaya a partir de 1988 (Fig. 2.6) y, consecuentemente, la porción menos fragmentada del BAAP para el año 2004 se encuentra en la Argentina (Fig. 2.5.c y 2.6).

Fig. 2.5.a)

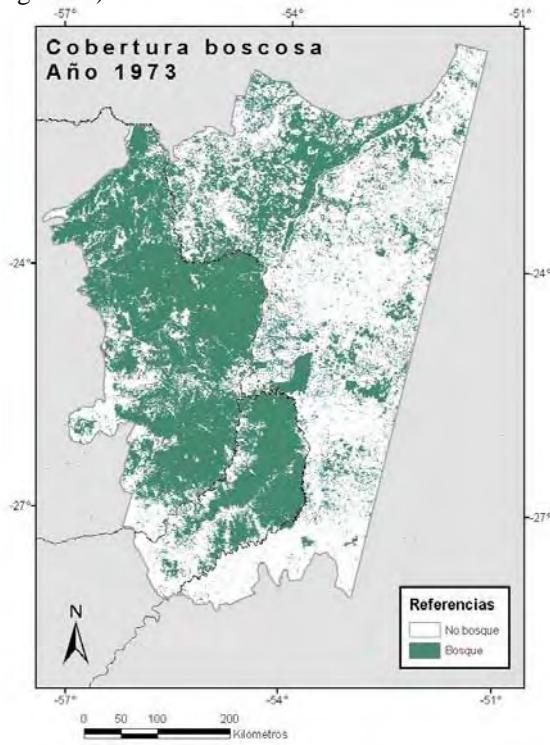


Fig. 2.5.b)

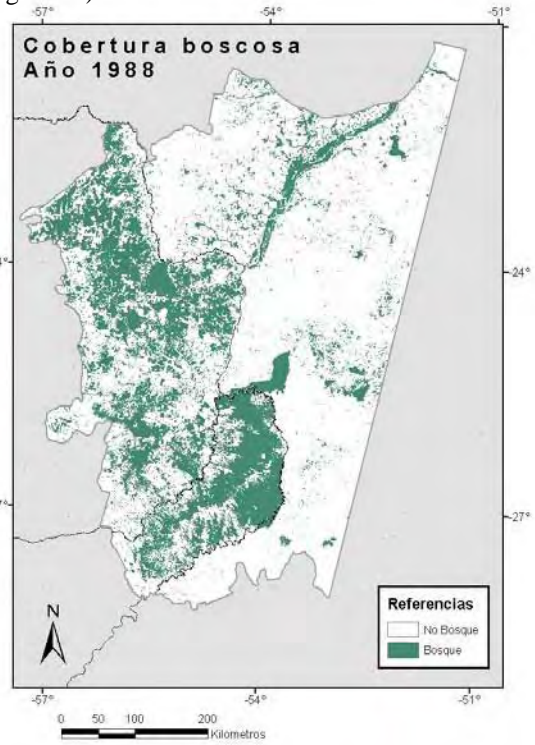


Fig. 2.5.c)

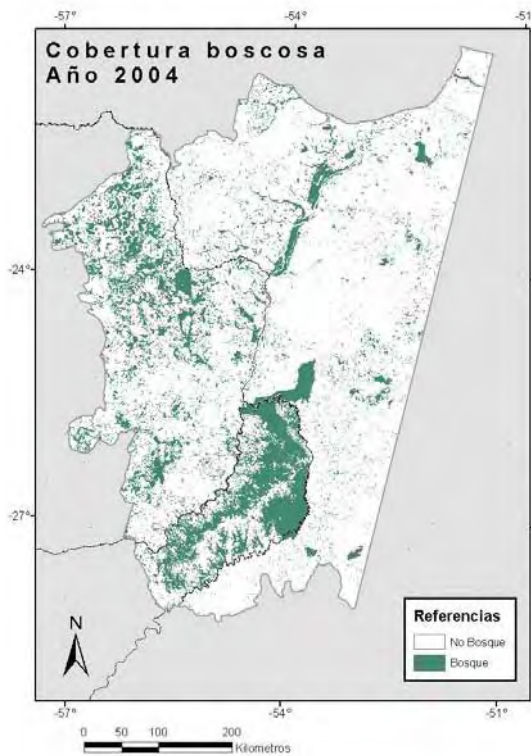
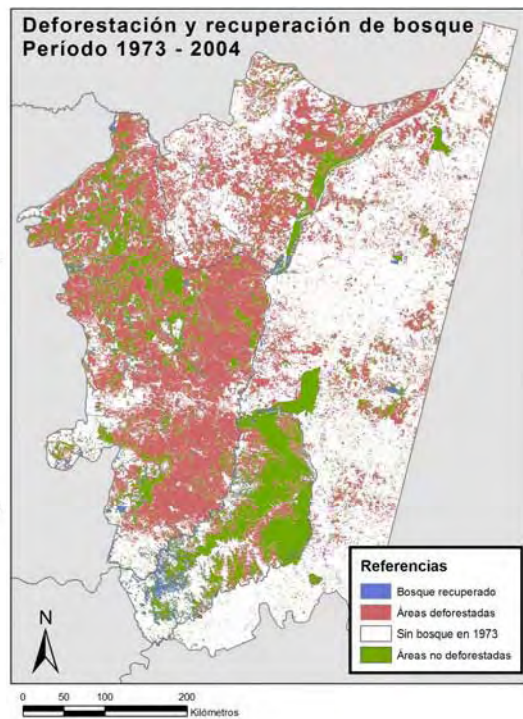


Fig. 2.5.d)



**Figura 2.5.** Cobertura de bosque nativo: a) 1973; b) 1988; c) 2004; d) Áreas deforestadas (en rojo) y bosque recuperado (en verde oscuro) en el período estudiado.

Fig. 2.6.a)

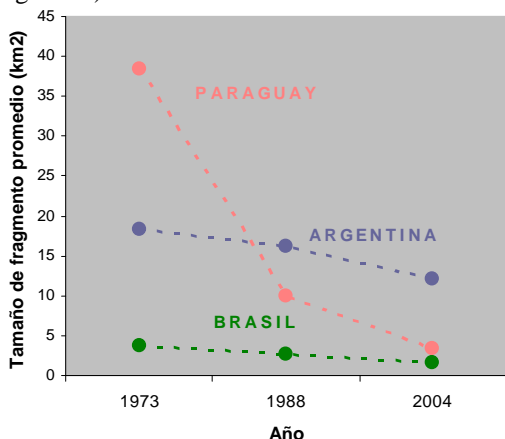
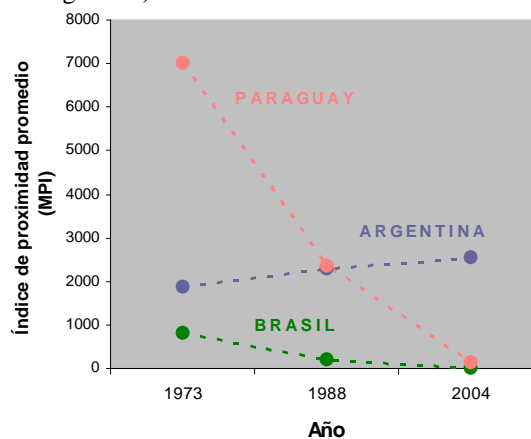


Fig. 2.6.b)



**Figura 2.6.** Variación en dos índices básicos de fragmentación a lo largo del tiempo en el bosque remanente en los tres países: a) Promedio de tamaño de los fragmentos (en km<sup>2</sup>); b) Índice de proximidad promedio entre fragmentos (este índice se incrementa cuando el paisaje está más ocupado por fragmentos de la misma clase y éstos están más cercanos y continuos o menos fragmentada su distribución).

Tanto en el período 1973-1988 como en el período 1988-2004 las mayores superficies de bosque fueron reemplazadas por agricultura a pequeña escala (que incluye también actividades ganaderas y forestales a pequeña escala; Tabla 2.2). En el primer período le siguen en importancia las pasturas, mientras que en el segundo la agricultura intensiva toma mayor relevancia como propósito de las áreas deforestadas. Tanto ríos y embalses como plantaciones forestales tienen una importancia relativa menor a escala de toda la región analizada.

**Tabla 2.2.** Superficie y porcentaje de bosque transformado en los distintos períodos y uso al que fue destinada el área deforestada <sup>a</sup>

Destino	Transformación de bosque a otros usos entre 1973 y 1988		Transformación de bosque a otros usos entre 1988 y 2004	
	Porcentaje	Superficie (km <sup>2</sup> )	Porcentaje	Superficie (km <sup>2</sup> )
No clasificado	3	4.068	5	3.504
Río y embalses	1	1.566	1	982
Plantaciones forestales	1	650	1	694
Agricultura intensiva	9	11.078	12	8.576
Agricultura pequeña escala	25	32.755	23	16.942
Pasturas y campos	12	16.026	7	5.412
Áreas urbanas	0	8	0	23
<b>Bosque mantenido</b>	<b>49</b>	<b>63.476</b>	<b>51</b>	<b>37.445</b>
<b>Bosque reemplazado</b>	<b>51</b>	<b>66.151</b>	<b>49</b>	<b>36.133</b>

<sup>a</sup> Las superficies finales no coinciden completamente con los valores descriptos anteriormente porque en este caso sólo se consideran los cambios de bosque a otro uso y no se tienen en cuenta los otros usos que cambian a bosque.

## Evolución demográfica

La cantidad de habitantes en el área de estudio aumentó de 6,5 a cerca de 9 millones de personas entre comienzos de los '70 y el año 2000 (Fig. 2.7.a). La porción brasileña es proporcionalmente la más poblada en todo el período, seguida por la argentina y finalmente la paraguaya, tanto en población total como urbana (Fig. 2.7.b). El principal crecimiento poblacional en número de habitantes es producto del crecimiento de la población urbana en los tres países (Fig. 2.7.c), y sólo en Paraguay la población rural muestra un crecimiento importante concluyendo, para el año 2000, con la mayor densidad de población rural (Fig. 2.7.d). En Argentina el número de pobladores rurales es relativamente estable, mientras que en Brasil presenta un fuerte decrecimiento (Fig. 2.7.d).

Fig. 2.7.a)

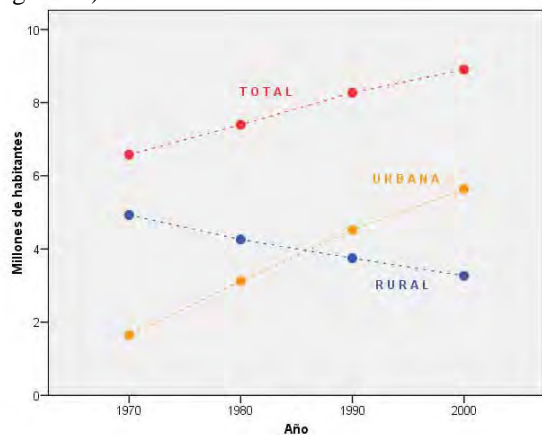


Fig. 2.7.b)

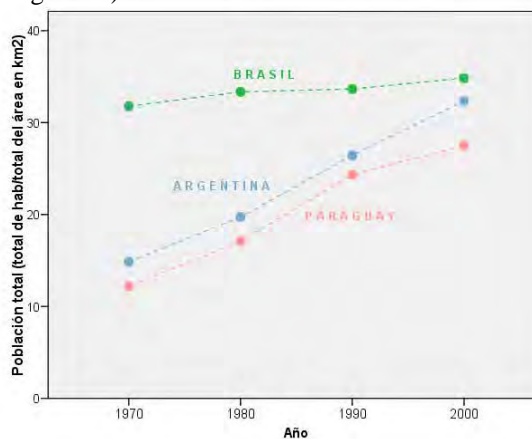


Fig. 2.7.c)

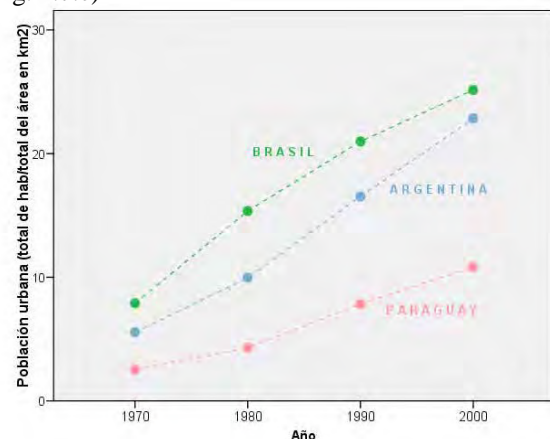
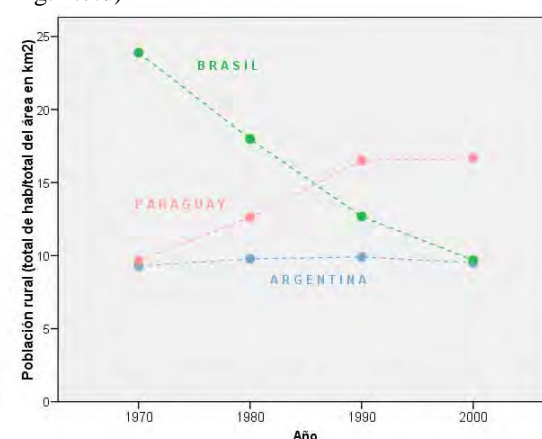
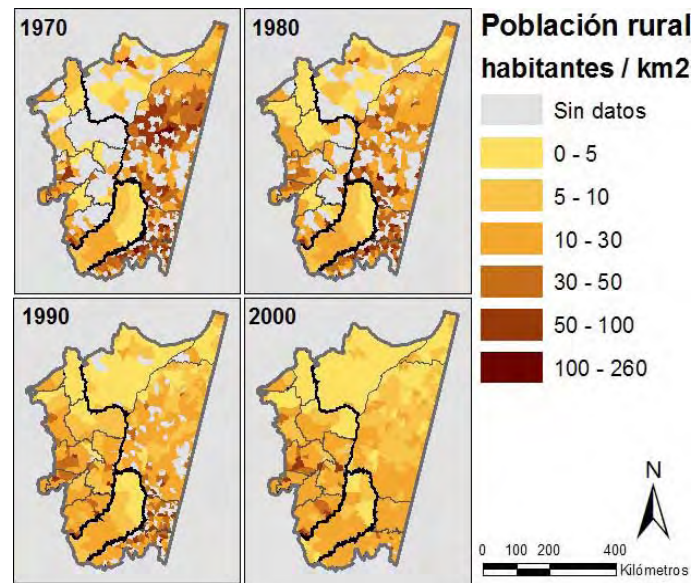


Fig. 2.7.d)

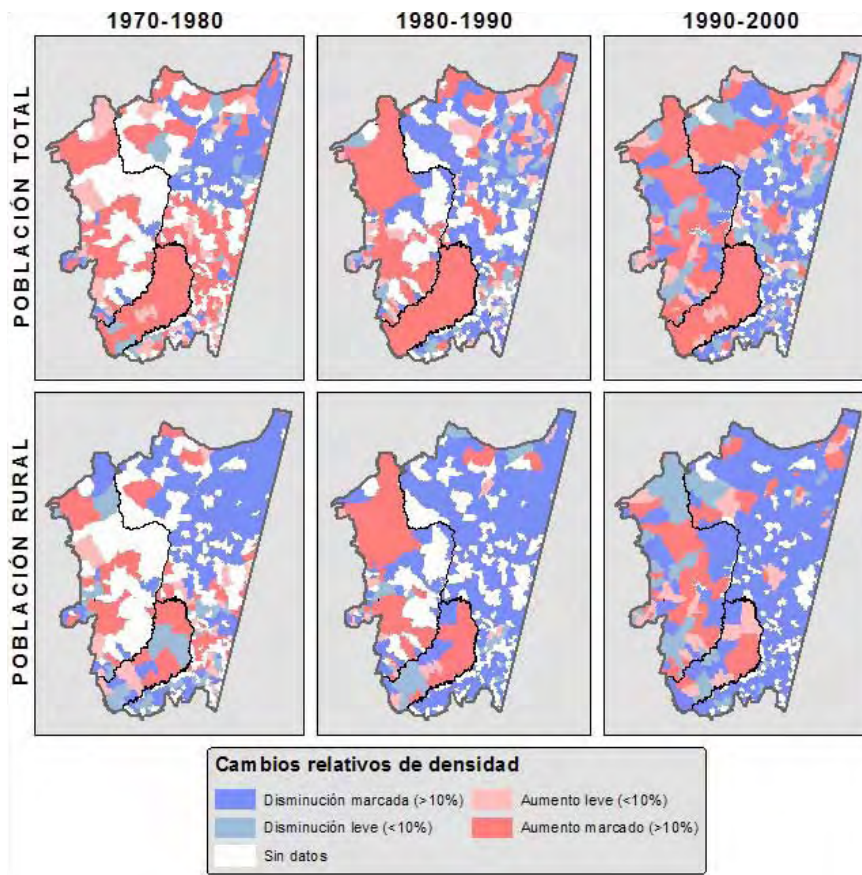


**Figura 2.7.** Cambios demográficos en la región del BAAP en Argentina, Paraguay y Brasil para el período 1970-2000. a) Población en millones de habitantes en el área de estudio (total, urbana y rural); b) Población total por país; c) Población urbana por país; d) Población rural por país. En estos últimos tres casos la población está expresada en total de habitantes corregido por el área total en km<sup>2</sup> correspondiente a cada país dentro del área de estudio.





**Figura 2.8.** Distribución de la población rural en la región a lo largo del tiempo.



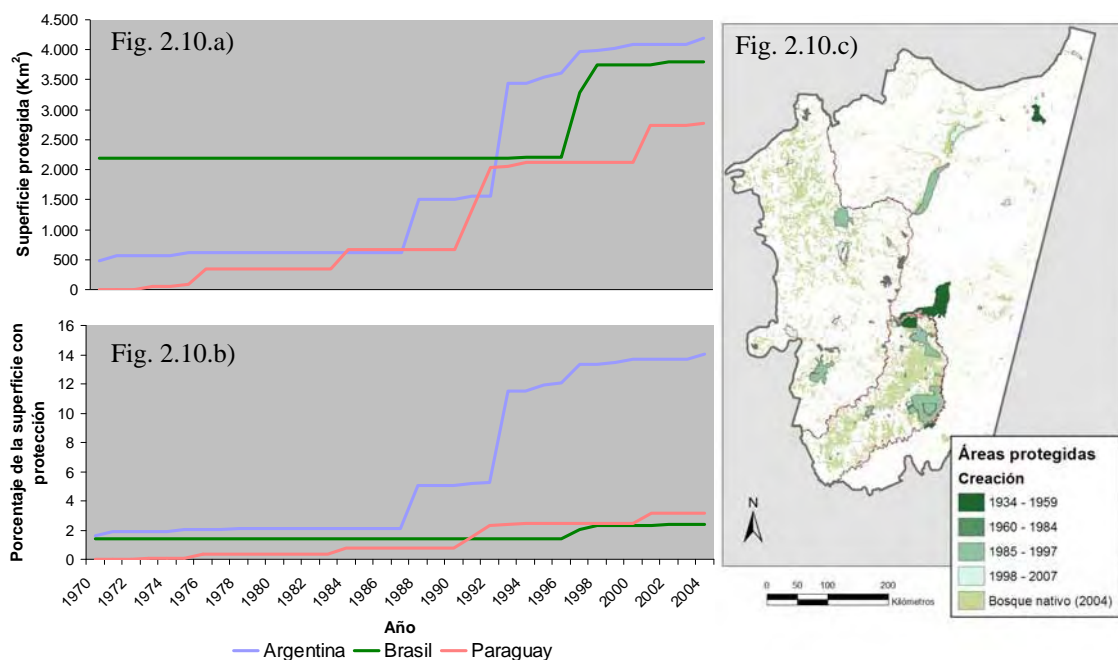
**Figura 2.9.** Distribución espacial de los cambios relativos en las densidades poblacionales totales (ver Fig. 2.7.b) y de población rural (ver Fig. 2.8) entre 1970 y 2000.

Comparando la densidad de pobladores rurales (Fig. 2.7.d y 2.8), se observa que las áreas rurales brasileñas eran las más pobladas en los años '70, pero para el fin del milenio las densidades descienden a los valores de Argentina y quedan muy por debajo

de los valores promedios paraguayos que mantuvieron un importante aumento en los 30 años analizados. Mientras que este decrecimiento de población rural en Brasil es relativamente homogéneo, en Argentina y Paraguay existe una amplia variabilidad que manifiesta una mayor heterogeneidad en los procesos demográficos en las diferentes regiones (Fig. 2.8 y 2.9).

### **Protección del BAAP en el tiempo**

La región argentina del BAAP presenta desde fines de los años '80 una superficie protegida mayor que sus países vecinos (más de 4200 km<sup>2</sup> protegidos en el 2008; Fig. 2.10; ver detalles en la Tabla 9.3 de los apéndices). Si bien Brasil tiene una superficie importante protegida desde los años '40 con la creación del Parque Nacional do Iguaçu, en proporción a la superficie total analizada en cada país la región argentina siempre presenta valores más elevados que culminan en el 14% de la Provincia de Misiones bajo algún nivel de protección legal (Fig. 2.10.a). Las áreas protegidas de Brasil, cubren el 28.8% del bosque remanente en ese país en el año 2004 (Fig. 2.5.c), mientras que el porcentaje en Argentina oscila alrededor del 25% de los bosques de Misiones y es de sólo el 13,3% en la región paraguaya.



**Figura 2.10.** a) Evolución de la superficie protegida en el área de estudio en el período estudiado (1970 – 2004). b) Porcentaje del territorio de cada país dentro del área de estudio bajo niveles legales de protección (1970 – 2004). c) Distribución y época de creación de las áreas protegidas en los tres países que componen el BAAP (1934 – 2007). Ver detalles en la Tabla 9.3 de los apéndices y en el Anexo digital 9.1.

### 2.3.2. Etapas de la transición en el uso de la tierra

El análisis de componentes principales encontró patrones similares para los dos períodos analizados, tanto en la correlación entre variables y factores como en el orden de importancia de los componentes principales (Tablas 2.3 y 2.4). Los 3 componentes extraídos en ambos casos explican más del 70% de la variación, con el primer componente correlacionado positivamente con la proporción y cambio de actividades intensivas y negativamente con los usos extensivos o de pequeña escala. El segundo factor se relaciona positivamente con la proporción de bosque y en menor medida con la protección en las celdas, con una correlación negativa con los usos extensivos o de pequeña escala. El tercer componente explica principalmente los cambios en el bosque nativo, y se relaciona negativamente con el cambio en la agricultura a pequeña escala.

**Tabla 2.3.** Matriz de componentes rotados para el análisis de 1988 (método de rotación por normalización Equamax con Kaiser, 5 iteraciones). Componentes extraídos con autovalores > 1 explican el 73,5% de la variación.

Variables (tipos de uso y cambio)	Componentes (autovalor)		
	1 (2,393)	2 (2,064)	3 (1,420)
<i>% Bosque 1988</i>	-0,215	<b>0,940</b>	-0,019
<i>% Intensivo 1988</i>	<b>0,937</b>	-0,132	-0,015
<i>% Pequeña escala 1988</i>	<b>-0,361</b>	<b>-0,894</b>	0,011
<i>% Urbano 1988</i>	-0,045	-0,078	0,172
<i>% Protegido 1988</i>	-0,093	<b>0,475</b>	0,033
<i>Cambio bosque (1973-1988)</i>	-0,103	0,177	<b>0,964</b>
<i>Cambio uso intensivo (1973-1988)</i>	<b>0,949</b>	0,003	-0,044
<i>Cambio uso pequeña escala (1973-1988)</i>	<b>-0,518</b>	-0,171	<b>-0,823</b>

**Tabla 2.4.** Matriz de componentes rotados para el análisis de 2004 (método de rotación por normalización Equamax con Kaiser, 4 iteraciones). Componentes extraídos con autovalores > 1 explican el 71,5% de la variación.

Variables (tipos de uso y cambio)	Componente (autovalor)		
	1 (2,375)	2 (1,925)	3 (1,422)
<i>% Bosque 2004</i>	-0,138	<b>0,903</b>	-0,150
<i>% Intensivo 2004</i>	<b>0,857</b>	-0,152	0,068
<i>% Pequeña escala 2004</i>	<b>-0,586</b>	<b>-0,715</b>	0,067
<i>% Urbano 2004</i>	0,023	-0,020	0,238
<i>% Protegido 2004</i>	-0,124	<b>0,725</b>	0,081
<i>Cambio bosque (1988-2004)</i>	-0,228	0,012	<b>0,936</b>
<i>Cambio uso intensivo (1988-2004)</i>	<b>0,889</b>	-0,028	-0,030
<i>Cambio uso pequeña escala (1988-2004)</i>	<b>-0,592</b>	0,021	<b>-0,753</b>

Cada celda del área de estudio fue categorizada en función de su valor positivo o negativo en cada factor ( $2^3 = 8$  combinaciones posibles; Tabla 2.5). De esta manera, se integró la información de los tres componentes principales para establecer diferentes “sub-etapas” dentro de las etapas del proceso de transición descrito en el Esquema 2.1 (Tabla 2.5) y clasificar las diferentes celdas del área de estudio en estas sub-etapas.

**Tabla 2.5.** Interpretación de las categorías o sub-etapas del proceso de transición determinadas a partir de la relación positiva o negativa de las distintas variables con los componentes principales (CP) extraídos en el análisis (ver Tablas 2.3 y 2.4).

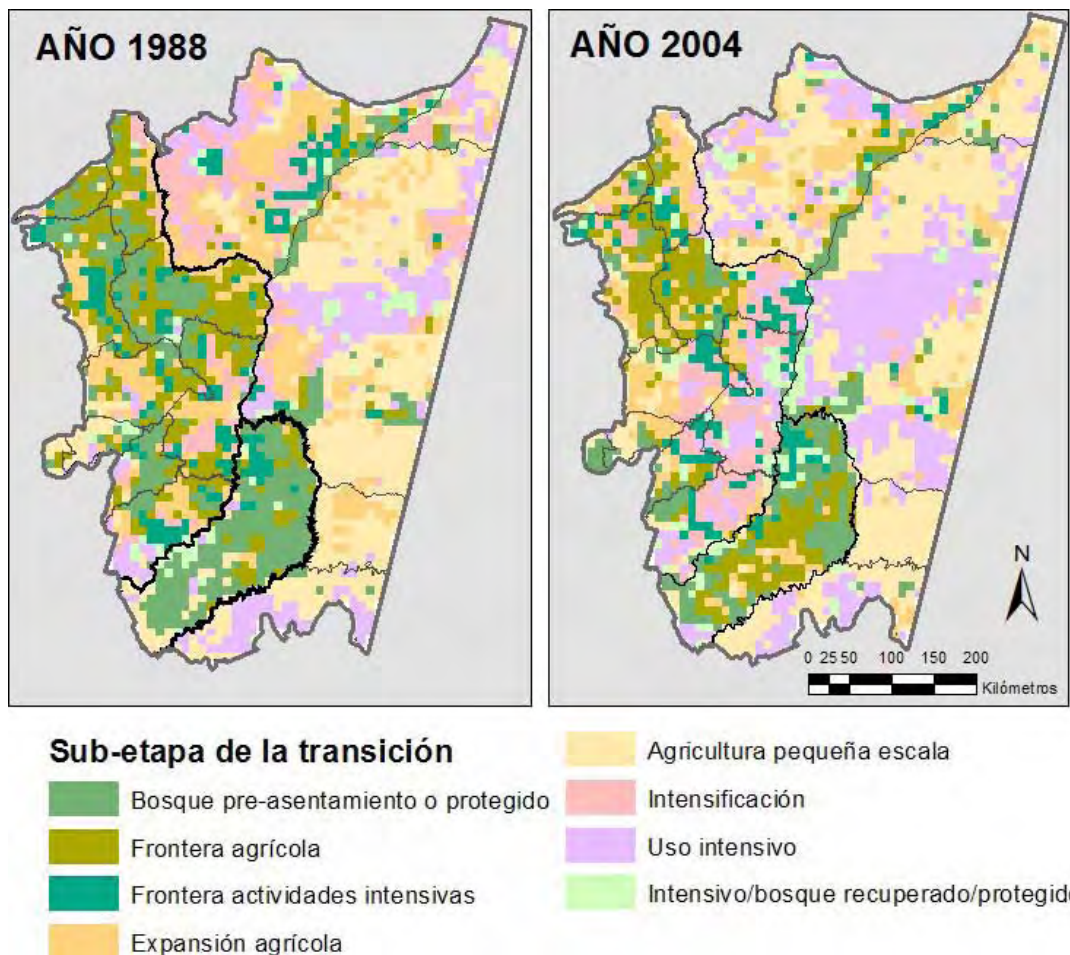
CP1	CP2	CP3	Interpretación	Sub-etapa de la transición
-	+	+	Celdas con bosque predominante que no sufren deforestación importante y presentan baja proporción de actividad intensiva.	1- Bosque pre- asentamiento/prote- gido
-	+	-	Celdas con alta proporción de bosque pero que presentan alta deforestación y crecimiento en las actividades agrícolas a pequeña escala o extensivas.	2- Frontera agrícola
+	+	-	Celdas con alta proporción de bosque y actividades intensivas, que presentan alta deforestación y crecimiento en las actividades principalmente intensivas.	3- Frontera uso intensivo
-	-	-	Celdas con alta proporción y crecimiento de la actividad agrícola a pequeña escala (poca superficie boscosa pero continúa la deforestación).	4- Expansión agrícola
-	-	+	Celdas con alta proporción de la actividad agrícola a pequeña escala (poca superficie boscosa pero sin cambios o aumento en la proporción de bosque).	5- Áreas agrícolas
+	-	-	Celdas con alta proporción y crecimiento de la actividad intensiva (poca superficie boscosa pero con deforestación).	6- Intensificación
+	-	+	Celdas con alta proporción de la actividad intensiva (con poca superficie boscosa pero con mantenimiento o recuperación del bosque).	7- Uso intensivo
+	+	+	Celdas con alta proporción de actividad intensiva y de bosque, con mantenimiento o recuperación del bosque.	8- Intensivo / bosque recuperado / protegido

La distribución espacial de las sub-etapas varía en las diferentes regiones y a lo largo del tiempo (Fig. 2.11), pero presenta regiones claramente dominadas por una etapa de la transición. En la región central del estado de Paraná en Brasil, por ejemplo, predomina un proceso de intensificación en los dos períodos, mientras que la frontera primero y la intensificación después, dominan la región sudeste de la porción paraguaya. Observando lo ocurrido a través del tiempo, el 34% de las celdas se mantuvieron en la misma sub-etapa entre los dos períodos y el 45% se transforman en sub-etapas más “avanzadas” en la trayectoria de la transición. Las celdas restantes corresponden principalmente a



regiones catalogadas en “intensificación” en 1988, que fueron clasificadas como áreas agrícolas en el 2004 en la región noroeste de Brasil (Mato Grosso do Sul; Fig. 2.11).

En ambos períodos analizados la pendiente promedio del terreno es mayor en las regiones boscosas “pre-asentamiento o protegidas” y “frontera agrícola” que en las regiones categorizadas en las otras sub-etapas. En 1988 las áreas ocupadas por el bosque “pre-asentamiento” son las de mayor pendiente” (sub-etapa 1 vs. 2-8:  $n = 2718$ ,  $U = 379.599$ ,  $p < 0.01$ ), seguidas por las regiones de “frontera agrícola” también con pendientes elevadas respecto al resto de las regiones (sub-etapa 2 vs. 3-8:  $n = 2279$ ,  $U = 282.546$ ,  $p < 0.01$ ). En el 2004, el bosque “pre-asentamiento” continúa ocupando áreas con mayor pendiente que las demás regiones (sub-etapa 1 vs. 3-8:  $n = 2435$ ,  $U = 242.229$ ,  $p < 0.01$ ), pero la “frontera agrícola” aquí ocupa las áreas con mayor pendiente (sub-etapa 2 vs. 1-8:  $n = 2718$ ,  $U = 241.779$ ,  $p < 0.01$ ).



**Figura 2.11.** Sub-etapas de la transición en los usos de la tierra en el BAAP en 1988 y en el 2004. Las sub-etapas representan tanto el patrón de usos de ese año como el cambio en los usos de la tierra desde el período anterior analizado en celdas de 100 km<sup>2</sup> (ver Tabla 2.5).

El patrón de cambio poblacional asociado a las sub-etapas de transición fue similar para los períodos analizados (Fig. 2.12). Las áreas de frontera presentaron un mayor incremento poblacional (más del 20% en el primer período y alrededor del 20% en el segundo), mientras que en las áreas categorizadas en las sub-etapas siguientes la población total se mantuvo más estable o decreciente (Fig. 2.12).

Fig. 2.12.a)

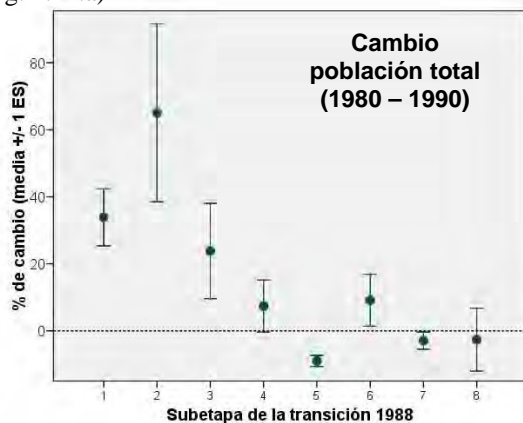
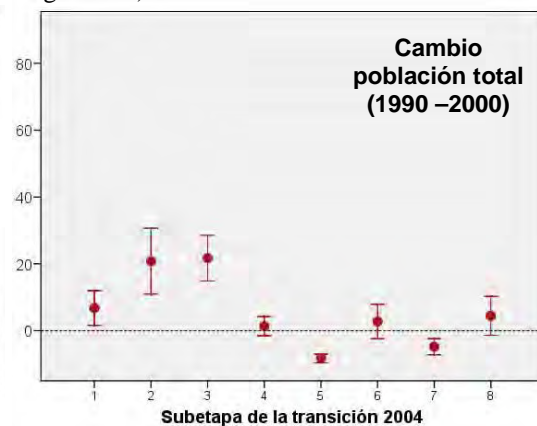
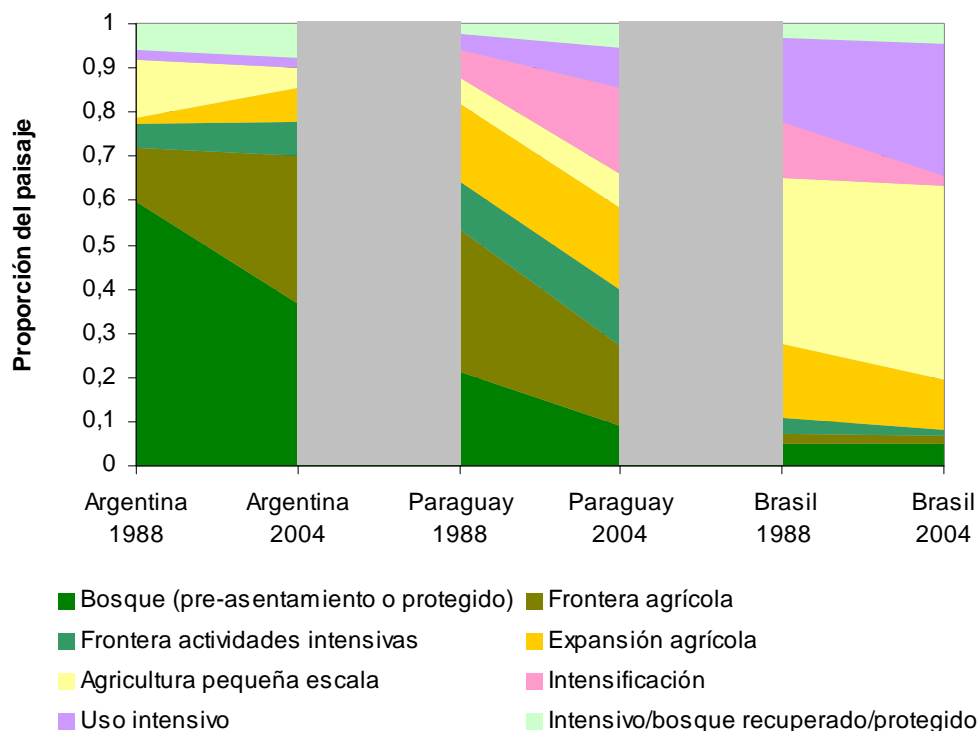


Fig. 2.12.b)



**Figura 2.12.** Cambio relativo de la población total (en %) para las regiones categorizadas en las diferentes sub-etapas de la transición en los usos de la tierra (datos por departamento/municipio/distrito clasificados por la sub-etapa dominante en cada territorio). a) Cambio en la población entre 1980 y 1990 en las sub-etapas de 1988 ( $n = 325$ ). b) Cambio en la población entre 1990 y 2000 en las sub-etapas de 2004 ( $n = 425$ ).



**Figura 2.13.** Resumen de la proporción del paisaje del BAAP de Argentina, Brasil y Paraguay ocupado por las distintas etapas de la transición de usos de la tierra siguiendo el Esquema 2.1.

Cada país presentó una combinación diferente en la proporción de su paisaje ocupada por las distintas etapas de la transición de usos de la tierra (Fig. 2.13). La reducción de la proporción de bosque “pre-asentamiento” y el crecimiento de las áreas de frontera agrícola caracterizan a la región argentina entre 1988 y el 2004. En Paraguay, la reducción de la proporción de bosque “pre-asentamiento” es también importante y se condice con la alta proporción de áreas de “frontera” que ocupan la región en el año '88, pero también es muy significativo el simultáneo proceso de intensificación que ocupa una importante proporción del paisaje para el 2004. Brasil muestra paisaje dominado por las áreas agrícolas y de uso intensivo muy similar entre 1988 y 2004, con un incremento significativo en la proporción de áreas de uso netamente intensivo.

## **2.4. Discusión**

### **2.4.1. Los usos de la tierra y su análisis en el espacio y el tiempo**

Estudios como el desarrollado en este capítulo, implican un dilema en cuanto a las definiciones de las escalas de análisis, las que tanto espacial como temporalmente limitan el detalle del análisis o su poder de generalización (Wiens 1989). En este trabajo, la escala espacial y temporal estuvo sujeta a poder describir adecuadamente los patrones de uso y cambios de uso analizados (p. ej. para diferenciar entre actividades intensivas y de pequeña escala) y a las limitantes metodológicas de trabajar con un área geográfica tan amplia. Tanto los tipos de usos de la tierra como la determinación de sub-etapas de la transición de uso del suelo son relativos al área de estudio, la escala de análisis y el período de tiempo estudiado (1970-2000). Esto debe ser tenido en cuenta al comparar estos resultados con trabajos en la misma región pero de diferente escala, o con estudios en otras regiones.

La determinación del tamaño de celda (resolución) implica que los procesos que ocurren a escalas espaciales o temporales menores no se perciben y pueden causar ruido en la interpretación de los resultados (Wiens 1989; Dumbrell *et al.* 2008). Lo mismo ocurre al vincular datos demográficos con los patrones geográficos. Las diferentes unidades muestrales y de análisis entre estos datos generan problemas a la hora de comprender sus relaciones (Liverman y Cuesta 2008). Sin embargo, cuando los patrones buscados son suficientemente claros, se hacen evidentes a pesar de las dificultades mencionadas. Esto lo observamos, por ejemplo, al haber encontrado resultados similares en los procesos que dominan los patrones de uso y cambios en los dos años utilizados para el análisis de transición en el uso de la tierra (1988 y 2004, Tablas 2.2 y 2.4). Del mismo modo, el patrón hallado en los cambios demográficos en cada sub-etapa en el período 1980-1990 fueron

muy similares a los del período 1990-2000 (Fig. 2.13), respaldando la aproximación utilizada para el análisis de estos datos.

Otra limitante puede estar dada por la definición y correcta identificación de los usos de la tierra en las imágenes de satélite en diferentes regiones y tiempos. En este trabajo, por ejemplo, probablemente hay una subestimación en las áreas destinadas a plantaciones forestales (debido a la dificultad para reconocer plantaciones forestales jóvenes), y en las áreas ganaderas (ya que tanto la ganadería bajo cubierta como la ganadería intensiva en siembra de forrajes posiblemente no hayan sido reconocidas como áreas de pastizales destinadas a la ganadería). Sin embargo, la validación con círculos de control hecha para la clasificación del año 2004 (Tabla 9.2 de los apéndices) mostró valores relativamente altos de precisión, por lo menos en la determinación de áreas donde el uso predominante ocupa superficies cercanas a 1 km<sup>2</sup>, aunque las áreas con pasturas fueron precisamente las que mostraron mayores niveles de error. La simplificación utilizada en este capítulo para diferenciar tipos generales de uso (intensivo vs. extensivo o de pequeña escala) ayuda a reducir el grado de error ya que agrupa en una sola categoría algunas de las clases que pueden confundirse entre sí (p. ej. plantaciones jóvenes y agricultura intensiva son agrupadas en actividades intensivas). Por otro lado, si bien los períodos y escalas de análisis son diferentes, las proporciones de los usos y cambios descritos aquí para la región de Misiones son comparables al trabajo de Izquierdo *et al.* (2008), al igual que las proporciones y cambios de bosques nativos con el trabajo de Huang *et al.* (2007) para la región paraguaya, y la composición de la superficie boscosa en la región brasileña con el estudio de Ribeiro *et al.* (2009).

#### **2.4.2. El proceso de transformación de la tierra en el BAAP**

Un mismo paisaje, el del Bosque Atlántico del Alto Paraná, posee una diversidad histórica y socioeconómica que derivó en una variada gama de escenarios (Di Bitetti *et al.* 2003). En el período de 30 años analizado, encontramos regiones que sufrieron un proceso completo de transformación hacia un uso intensivo, mientras que otras porciones aún permanecen cubiertas por bosques nativos. Al mismo tiempo que algunas regiones sufrían tasas de deforestación que se ubicaban entre las más altas del planeta, otros rincones del paisaje eran abandonados y el bosque comenzaba a recuperar superficie. Sin embargo, al observar estos procesos desde una perspectiva más amplia se pueden reconocer diferentes aspectos que permiten enmarcarlos dentro de la trayectoria general de transición de uso de la tierra descrita en el Esquema 2.1.

### ***Patrones generales***

El análisis de componentes principales destacó los elementos comunes que caracterizaron a la región a lo largo del tiempo: el principal factor se concentra en la proporción y el cambio de las actividades agrícolas e intensivas (en direcciones opuestas), y en segundo y tercer término aparecen la cobertura de bosque nativo y los procesos de deforestación (Tablas 2.3 y 2.4). La reducción de la superficie de bosque y el aumento en el grado de fragmentación, acompañados por un incremento de las actividades intensivas, constituyeron eventos de importancia en los tres países en este período (Fig. 2.2, 2.4 y 2.5). La frontera agrícola-ganadera es la que domina la primera transformación del bosque nativo, pero un cambio directo de bosques nativos hacia usos intensivos también toma relevancia, principalmente en el último período analizado (1988-2004; Tabla 2.4). Los cambios demográficos que sufre la región son diversos (Fig. 2.7 a 2.9), pero al ubicarlos en relación a las diferentes etapas del Esquema 2.1, encontramos el patrón predicho en la trayectoria de la transición en los dos períodos analizados (Fig. 2.12.a y 2.12.b): un mayor crecimiento poblacional en las primeras etapas y condiciones demográficas más estables en las etapas siguientes. La Figura 2.13 resume las trayectorias del uso de la tierra de los últimos 20 años en los tres países, y presenta a la región argentina como la que se encuentra en las “primeras” etapas del proceso de transición (con alta proporción de su territorio pasando de bosque a condiciones de “frontera”). Paraguay en cambio, expone un rápido avance entre la frontera, el crecimiento agrícola y la intensificación, mientras que Brasil se encuentra en las etapas más avanzadas, donde el crecimiento del uso intensivo domina el patrón general del cambio en los usos de la tierra, pero manteniendo una importante proporción de agricultura extensiva o de pequeña escala.

La frontera agrícola, sólo se encuentra en pequeñas porciones en el norte brasileño (principalmente en 1988), pero domina buena parte del este paraguayo ya en 1988 y en Misiones se ve acentuada en el 2004 sobre toda la región central y el este de la provincia (Fig. 2.11). Si bien se puede asociar la frontera agrícola a planes de colonización (Holz y Placci 2003; Matteucci *et al.* 2004), parte de estas fronteras coinciden en el BAAP con procesos de invasión de áreas boscosas por parte de campesinos sin tierra (Cartes 2003; Di Bitetti *et al.* 2003; Frickmann Young 2003; Holz y Placci 2003; Cullen Jr *et al.* 2005b). Muchos pobladores rurales no son dueños de sus tierras y desarrollan ciclos de invasión de tierras boscosas fiscales o privadas,

deforestación, uso económicamente no sustentable, migración y abandono (Frickmann Young 2003). Esto se asocia estrechamente a la falta de políticas de desarrollo para los pequeños productores y a la desigualdad en la distribución de la tierra (alta proporción de grandes propiedades en manos de pocos propietarios) que caracterizan a la región (Cartes 2003; Di Bitetti *et al.* 2003; Huang *et al.* 2007). El desplazamiento de estos productores de las tierras ocupadas, se ve muchas veces forzado por el avance de las actividades intensivas, pero también por la rápida pérdida de productividad de sus tierras. La asociación encontrada entre la frontera agrícola con áreas de pendiente más pronunciada, posiblemente se explique por este proceso. La expansión de actividades intensivas ha ido ocupando las áreas más aptas (de menor pendiente) quedando las áreas boscosas reducidas principalmente a las superficies con mayor declive, hacia donde los campesinos sin tierra se ven obligados a desplazarse. Este ciclo demográfico y de transformación de la tierra trasciende fronteras internacionales y, por ejemplo, buena parte de la población rural de la región este de la Provincia de Misiones se compone de inmigrantes brasileños que se han sumado a los migrantes de otras regiones de la provincia y han ocupado tierras (Holz y Placci 2003; Jacobsen 2003; Fig. 2.8 y 2.9).

Otro tipo de “frontera”, no presentada en el esquema de Mustard *et al.* (2004) pero mencionada en trabajos relacionados (DeFries *et al.* 2006; Laurance 2006; Sloan 2007), es la “frontera por actividades intensivas”. En nuestro análisis, encontramos que estas “fronteras” dominan el oeste de Misiones y varias porciones del este paraguayo, principalmente en el último período (Fig. 2.11). El cambio directo de bosque nativo por actividades intensivas constituye una parte importante del proceso de fragmentación del bosque en la región y se presenta tanto por el impulso de las plantaciones forestales de pino en Misiones como por la actividad “sojera” en Paraguay. Ejemplos de procesos similares de reemplazo de bosques nativos por usos intensivos caracterizaron la segunda mitad del siglo XX en numerosas regiones de América Latina (Pengue 2005; Sloan 2008). Incentivos a estas actividades otorgados por los gobiernos y entidades de crédito de los distintos países (subsidios y rutas en ambos países, aceiteras y puertos en Paraguay y papeleras en Argentina) favorecieron su rápida expansión en forma directa sobre el bosque (Matteucci *et al.* 2004; Izquierdo *et al.* 2008). En Misiones, las áreas deforestadas para plantaciones forestales con especies exóticas se estiman en más de 35.000 ha para el período 1999-2006 (UMSEF 2008). En Paraguay, el proceso de desmonte mecanizado y acordonado para liberar tierras para actividades intensivas fue muy marcado en muchas de las grandes propiedades que ocupan el este de la región

(Matteucci *et al.* 2004). Huang *et al.* (2007) estiman que alrededor del 80% de las áreas deforestadas en Paraguay entre 1989 y 2000 ocurrieron en grandes latifundios y por expansión de la agricultura intensiva y sólo un 20% por asentamientos campesinos. La expansión de una frontera de usos intensivos tampoco escapa a las interacciones entre los tres países. Gran parte de los inversores y actuales propietarios de grandes extensiones “sojeras” del este paraguayo están constituidos por capitales brasileños y argentinos (Macedo y Cartes 2003; Matteucci *et al.* 2004).

La “intensificación” es otro proceso importante que ocurre en la región y que, para la escala analizada, se manifiesta principalmente en Paraguay y Brasil (Fig. 2.13). La región brasileña tiene una larga historia agrícola, que fue estimulada por la construcción de rutas y otorgamiento de subsidios al transporte desde los '80, favoreciendo el traslado de la producción a las grandes ciudades costeras y su ingreso a los mercados internacionales (Frickmann Young 2003). A esto se le suma la construcción de numerosas obras hidroeléctricas, entre ellas la de la represa binacional de Itaipú (construida entre 1975 y 1984) que fomentó el desarrollo de infraestructura y servicios, y además fue un polo atractor de mano de obra e industria (de Gusmão Câmara 2003; Frickmann Young 2003). En Paraguay, el impulso que las represas hidroeléctricas dieron al proceso de crecimiento en la región fue aún más marcado. La transformación de tierras y la rápida intensificación ocurrida alrededor de las represas de Itaipú y Acaray entre los años '70 y '80 es muy evidente (Fig. 2.3.a, y 2.3.b; ver Anexos digitales 9.1 y 9.2). El crecimiento en infraestructura y población asociado a las represas, en conjunto con las mejoras en las vías de comunicación con los países vecinos (con Brasil por vía terrestre y con Argentina por vía terrestre y fluvial) dio un enorme empuje para un acelerado crecimiento de las actividades intensivas, principalmente de la agricultura trigo-soja (Fig. 2.3 y 2.4.c; Cartes 2003; Macedo y Cartes 2003; Matteucci *et al.* 2004). Si bien en el Esquema 2.1 las áreas de protección y recreación aparecen al final del proceso de transición, el BAAP presenta en este sentido características particulares. Algunas áreas protegidas del BAAP siguen este patrón y fueron creadas en los relictos o remanentes boscosos rodeados de áreas de uso intensivo. Pero en muchas regiones, la creación de áreas protegidas no fue en un contexto de urbanización y uso intensivo sino que tuvo un origen externo a la región. Los Parques Nacionales Iguazú y do Iguazu creados a fines de los años '30 fueron resultado de políticas nacionales en áreas dominadas por bosques nativos y actividades extractivas y, en particular, por la necesidad de proteger la belleza escénica de las Cataratas del Iguazú. Del mismo modo,

el Parque Nacional Cerro Corá, en el noreste paraguayo, fue creado para la protección de un sitio histórico del país. Sin embargo, tanto en Brasil como en Paraguay muchas de estas áreas están hoy rodeadas de tierras transformadas e inmersas en una matriz de uso intensivo o en intensificación (Fig. 2.3.c y 2.11.b; Huang *et al.* 2007; Ribeiro *et al.* 2009). La región argentina tuvo políticas más marcadas y tempranas en el establecimiento de áreas protegidas desde fines de los años '80 y esto se observa claramente en la amplia proporción de su territorio con diferentes niveles de protección (Fig. 2.10; Cinto y Bertolini 2003; Giraudo *et al.* 2003a).

### **Argentina**

La Provincia de Misiones en Argentina se caracteriza por ser la región del BAAP que mantiene hasta el presente la mayor proporción de su superficie cubierta de bosque nativo y con menores niveles de fragmentación (Fig. 2.5.a. y 2.6). Un análisis detallado sobre los patrones de cambio de uso de la tierra y demografía de esta región fue realizado por Holz y Placci (2003) e Izquierdo *et al.* (2008).

A pesar de que tiene una antigua historia de poblamiento, Misiones constituyó una de las últimas fronteras agrícolas de Argentina y se mantuvo por largo tiempo con baja cantidad de población, con sus habitantes y actividades económicas concentradas en la región sur (ganadería, producción de yerba mate, etc.; Fig. 2.3.a; Holz y Placci 2003; Izquierdo *et al.* 2008). La gran proporción de tierra cubierta por bosque nativo, mantuvo una intensa actividad de explotación de maderas nativas que constituyó, y todavía constituye, una actividad de gran importancia económica para muchas regiones. Estas condiciones explican por qué la región argentina del BAAP todavía conserva una alta proporción de tierras en condiciones de “bosque pre-asentamiento” en 1988 (Fig. 2.13).

A partir de incentivos para el desarrollo de las forestaciones con especies exóticas en los años '70 y la posterior instalación de plantas de procesamiento de celulosa, esta actividad crece como la principal actividad intensiva que comienza a ocupar las tierras más fértiles de la vertiente oeste (Fig. 2.3.b y 2.11; Holz y Placci 2003; Izquierdo *et al.* 2008). Simultáneamente, en el altiplano central de la provincia y la vertiente este comienza a manifestarse un rápido crecimiento de la población rural vinculado al proceso de expansión agrícola a pequeña escala que mencioné anteriormente (Fig. 2.9, 2.11 y 2.12; Holz y Placci 2003; Izquierdo *et al.* 2008). Al mismo tiempo en que estas dos fronteras se expanden, el sur de la provincia presenta características de las etapas más avanzadas del proceso de transformación en los usos de la tierra: actividades



intensivas (forestales y cultivos perennes), un importante crecimiento urbano, y la recuperación de superficies boscosas (Fig. 2.5.d, 2.9 y 2.12; Izquierdo *et al.* 2008).

Como mencioné, las relativamente tempranas políticas de creación de áreas protegidas llevadas adelante en esta región también han cumplido un rol muy importante en la configuración de su paisaje. A pesar de los problemas de planificación e implementación de estas áreas (Cinto y Bertolini 2003; Giraudó *et al.* 2003a), la Provincia de Misiones mantiene hoy dos grandes bloques de conservación (Iguazú-Urugua-í al norte y Yabotí al este). Si bien el poblamiento tardío retrasó el proceso de deforestación en Misiones, se observa un gran avance del mismo en las áreas de las “fronteras agrícola y forestal” en el último período analizado (Fig. 2.8, 2.9 y 2.11) y estos dos bloques de áreas protegidas han servido de importantes “barreras” a estas fronteras. Además, estos dos bloques “rescatan” del aislamiento a dos de las más importantes áreas protegidas del BAAP brasileño: el Parque Nacional do Iguazú y el Parque Estadual do Turvo. Estos bloques de áreas protegidas están sirviendo también como impulsores de actividades eco-turísticas que, correctamente planificadas e implementadas, pueden tener un importante impacto positivo en la conservación de la biodiversidad y el desarrollo económico regional. Sin embargo, el avance de las áreas de fronteras de usos antrópicos (Fig. 2.11) y el reciente incremento de obras viales, amenazan firmemente a la conectividad entre estas regiones y destacan la urgente necesidad de implementar un ordenamiento en el uso del territorio en Misiones según lo previsto por la reciente Ley Nacional de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos (Ley N° 26.331). Leyes existentes como la del Corredor Verde (Ley provincial N° 3631, aún no adecuadamente implementada) e iniciativas como el “pago por servicios ambientales”, son elementos clave que deben ser impulsados para disminuir los efectos de la transformación del paisaje (Cinto y Bertolini 2003).

### ***Brasil***

La región brasileña es la que presenta la menor proporción de bosque, y ya desde los años '70 los remanentes boscosos brasileños se encontraban inmersos en una matriz agrícola. La historia de desarrollo socio-económico del Brasil explica por qué encontramos a esta región como la más avanzada en el proceso de la transición (Fig. 2.13). Desde principios del siglo XX, Brasil presenta un alto crecimiento poblacional y gran parte de la población se concentra en la región del Bosque Atlántico en donde el

país centra su desarrollo económico agrícola-ganadero e industrial (de Gusmão Câmara 2003). Las políticas e incentivos para el crecimiento de la agricultura favorecieron que la región continuara su proceso de expansión agrícola luego de los '70, y como mencionamos anteriormente, la construcción de mayores obras de infraestructura fomentaron la intensificación de la agricultura con epicentro en el estado de Paraná, donde también se encuentran las mayores ciudades del BAAP (Fig. 2.3; Frickmann Young 2003). Sin embargo, aún persiste en la región una amplia superficie destinada a la agricultura a pequeña escala y ganadería extensiva (Fig. 2.4.b), principalmente en áreas más inaccesibles o con condiciones menos favorables (regiones de serranías en el sudeste o áreas con estación seca en el norte; Fig. 2.3.c). La superficie boscosa remanente de Brasil se encuentra ampliamente fragmentada y los pocos fragmentos de mayor tamaño que persisten tienen algún grado de protección (Fig. 2.5.c, 2.6 y 2.10; Lairanda 2003; Ribeiro *et al.* 2009). El proceso de urbanización y disminución de la población rural en esta región podría generar pronósticos optimistas en cuanto a una menor presión sobre estos remanentes boscosos (Wright y Muller-Landau 2006). Baptista y Rudel (2006) describen incluso cierto grado de recuperación de cobertura forestal en el estado de Santa Catarina, al este del área de estudio, asociado a un proceso de “transición forestal” relacionado con las últimas etapas de la trayectoria en los cambios en el uso de la tierra (DeFries *et al.* 2006). Sin embargo, buena parte de esta cobertura forestal corresponde a plantaciones exóticas, y a pesar de que la población rural ha disminuido en la mayor parte del BAAP brasileño desde los años '70, aún no hay fuertes indicios de recuperación en la cobertura forestal en la mayor parte del territorio analizado (Fig. 2.5.d). Las desigualdades sociales y la continua presión de las actividades intensivas parecen ser importantes barreras en este aspecto (Rudel *et al.* 2005), y en algunas regiones la disminución de población rural parece estar asociada a un proceso de “extensificación” de las actividades agrícolas (p. ej. ganadería extensiva) y no al abandono total de las tierras (Frickmann Young 2003; Sloan 2007). Por ello, las mayores oportunidades para conservar la biodiversidad están concentradas en la región del Pontal do Paraná-Panema (Cullen Jr. 2006) y en las áreas protegidas que limitan con la Argentina (Parque Nacional do Iguacú y Parque Estadual do Turvo). El incremento en los esfuerzos de protección y el mantenimiento o incremento de la conectividad entre estas áreas (que en muchos casos demandan restauración de ecosistemas), se convierten en las acciones prioritarias de conservación en estas regiones (Cullen Jr. 2006; Paviolo *et al.* 2006a; Ribeiro *et al.* 2009).

### ***Paraguay***

Paraguay presenta el paisaje con mayores cambios dentro del área estudiada (Fig. 2.2; Huang *et al.* 2007). De ser la región con la superficie boscosa más grande y continua, en pocos años convirtió a otros usos una superficie de bosque que iguala al total remanente del lado argentino y brasileño (Fig. 2.3, 2.4 y 2.6). Como se mencionó anteriormente, la construcción de la represa de Itaipú y las interacciones con los países vecinos fueron los principales conductores de los procesos demográficos y del uso de la tierra en Paraguay (Cartes 2003; Macedo y Cartes 2003; Matteucci *et al.* 2004). Al igual que en Brasil, gran parte de la población del Paraguay habita en la región del Bosque Atlántico, pero a diferencia del primero, la población paraguaya, tanto urbana como rural, aumentó notablemente en los últimos 30 años (Fig. 2.7 y 2.8). Las obras hidroeléctricas favorecieron el poblamiento de la región y atrajeron fuertes inversiones que impulsaron la expansión e intensificación de la actividad agrícola. Por otro lado, el avance de la frontera agrícola por campesinos sin tierra tuvo un doble impacto en la región. A la deforestación de las áreas ocupadas se sumó la amenaza que ejercían sobre los grandes latifundios cuyos propietarios se vieron presionados para transformar sus tierras para evitar que fueran invadidas (Cartes 2003; Huang *et al.* 2007). En ambos casos, la situación fue fomentada y aprovechada por inversionistas que se encargaron luego de llevar las actividades intensivas a estas tierras (Cartes 2003). Si bien Paraguay aún mantiene una superficie boscosa importante, este bosque se encuentra en alto riesgo de ser transformado a otros usos. La porción boscosa remanente presenta altos niveles de fragmentación (Fig. 2.5.c y 2.6; Huang *et al.* 2007), una escasa proporción del bosque está protegida (Fig. 2.10; Huang *et al.* 2007) y existe una rápida dinámica de crecimiento de las “fronteras agrícolas” e “intensivas” (Fig. 2.11). En el año 2004, el gobierno paraguayo luego de una importante gestión de ONGs ambientalistas, dictaminó la “Ley de Deforestación Cero” (Ley 2524/04) que establece la suspensión de la conversión de superficies de bosque en toda la región oriental. En la misma línea, en el año 2006 el Congreso paraguayo aprueba la Ley N° 3001/06 de “Valoración y Retribución de los Servicios Ambientales”, y más recientemente la “Ley de Deforestación Cero” fue prorrogada por cinco años más para todo el oriente del país (Ley N° 3663/08). Si bien la implementación y fiscalización de estas leyes es una difícil tarea, brindan un panorama alentador frente al castigado paisaje del BAAP en Paraguay.

### **2.4.3. Usos de la tierra, fragmentación y biodiversidad**

Mustard *et al.* (2004) presentan varios ejemplos del proceso de transición en el uso de la tierra en diferentes ambientes del planeta. La Selva Amazónica constituye un claro ejemplo de áreas dominadas por paisajes “pre-asentamiento” y de “frontera”, mientras que regiones como Nueva Inglaterra en los Estados Unidos presentan paisajes de una etapa post-industrial (Mustard *et al.* 2004; Esquema 2.1). El Bosque Atlántico del Alto Paraná ofrece, en el período estudiado, diferentes patrones de uso y cambios en el uso de la tierra que representan buena parte de toda esta trayectoria de transición. Posiblemente en los años '70 no existían regiones del BAAP inalteradas, ni tampoco se manifestaron, en la escala trabajada, áreas netamente urbanizadas o industrializadas. Sin embargo, hallamos en el BAAP una importante fracción de las situaciones intermedias de los patrones de cambio, desde áreas dedicadas principalmente a la explotación de ambientes nativos hasta amplias áreas de uso intensivo. El esquema que presentamos al comienzo, sintetiza algunos de los impactos ambientales asociados al proceso de cambio en el uso de la tierra. Al enmarcar las diferentes regiones del BAAP dentro de las etapas de transición, podemos comprender cuáles son los principales impactos inmediatos que los cambios de uso de la tierra producen sobre el ambiente.

La pérdida de la biodiversidad aparece como uno de los impactos que surgen desde las primeras etapas de la trayectoria (DeFries *et al.* 2004; Foley *et al.* 2005). Diferentes trabajos han documentado cómo el proceso de explotación del bosque nativo afecta a la biodiversidad del BAAP y muchos de sus procesos ecológicos (Brown Jr. y Freitas 2000; Cullen Jr. *et al.* 2000; Cullen Jr. *et al.* 2001; Campanello 2004; Di Bitetti *et al.* 2008a; Di Bitetti *et al.* 2008b; Paviolo *et al.* 2008; Paviolo *et al.* 2009). La mayor parte de los remanentes boscosos del BAAP han sufrido o están sufriendo algún tipo de explotación.

La desaparición y fragmentación del hábitat es un impacto estrechamente asociado a la pérdida de biodiversidad y está vinculado directamente al avance de las fronteras agrícolas. Son muchas las regiones del BAAP descritas como “fronteras” y es muy notable el proceso de fragmentación y pérdida del hábitat. Los efectos de la fragmentación del hábitat y los usos de la tierra sobre la biodiversidad del BAAP han comenzado a explorarse recientemente y ya existen resultados evidentes para diferentes grupos biológicos (Chiarello 1999; Tabanez y Viana 2000; Di Bitetti *et al.* 2006b; Zurita *et al.* 2006; Zurita y Bellocq 2007; Giraud *et al.* 2008; Galetti *et al.* 2009; Vieira

*et al.* 2009). A lo largo de este trabajo, observamos que el fragmentado paisaje del BAAP tiene detrás variados procesos históricos. Los fragmentos del sur de Misiones son, en parte, áreas de bosque recuperado, mientras que los fragmentos del este paraguayo son “islas” recientes que no hace mucho tiempo eran parte de una enorme masa boscosa y, a su vez, contrastan con algunos fragmentos boscosos del Brasil que hace más de 30 años que se encuentran aislados en una matriz agrícola. Esto plantea escenarios aún más complejos para comprender las interacciones entre la fragmentación del bosque, su matriz circundante y la biodiversidad (Metzger *et al.* 2009).

En este capítulo discutimos algunas relaciones entre factores socioeconómicos y demográficos y los procesos de transformación del uso de la tierra, haciendo hincapié en sus impactos sobre la fragmentación y pérdida del hábitat. Más esfuerzos son necesarios para completar esta información y comprender de manera más adecuada estas relaciones y los demás impactos asociados. Por esto, los capítulos finales de esta tesis estarán enfocados a la comprensión de las relaciones entre los cambios en el paisaje aquí descritos y componentes claves del ecosistema del BAAP como lo son sus dos mayores depredadores naturales: el puma y el jaguar.



## Capítulo III. Identificación de huellas de puma y jaguar: puesta a prueba de métodos tradicionales y análisis multivariados<sup>6</sup>

### 3.1. Introducción

Los rastros y las señales son herramientas no invasivas muy utilizadas para el relevamiento de especies que habitan en bajas densidades (Wemmer *et al.* 1996; Gompfer *et al.* 2006). Los muestreos de rastros se utilizan para mapear la presencia de especies, estimar su abundancia relativa y su densidad absoluta (Van Dyke *et al.* 1986; Conroy 1996; Stander 1998; Crooks y Soule 1999; Crooks 2002; Wilting *et al.* 2006; Balme *et al.* 2009). Del mismo modo, muchos estudios utilizan estas técnicas para obtener información básica acerca de la distribución y uso de hábitat, en especial de especies amenazadas de las que suele ser más difícil obtener información (Perovic y Herran 1998; Potvin *et al.* 2005; Markovchick-Nicholls *et al.* 2008). También los rastros sirven como insumos de información, preliminar o complementaria, para estudios que utilizan otras técnicas (como trampas-cámara y radio telemetría; Schaller y Crawshaw Jr 1980; Rabinowitz y Nottingham Jr 1986; Soisalo y Cavalcanti 2006; Paviolo *et al.* 2008).

Las huellas no sólo son los rastros utilizados con mayor frecuencia, sino que también son útiles en la identificación de otros indicios asociados (Wemmer *et al.* 1996; Scognamillo *et al.* 2003; Shaw *et al.* 2007; Azevedo 2008). Sin embargo, un problema derivado del uso de las huellas y otros rastros es la necesidad de su correcta identificación, en particular en áreas donde hay muy poca información previa sobre las especies presentes o donde puedan encontrarse dos o más especies similares. En estos casos, la identificación de cada registro cumple un rol preponderante, por ejemplo, al determinar la presencia de una especie rara en una región (Royle y Nichols 2003; Altrichter *et al.* 2006) o al identificar un depredador en conflicto con humanos o ganado (Hoogsteijn 2007; Shaw *et al.* 2007).

---

<sup>6</sup> Este capítulo está en proceso de revisión para: De Angelo, C., Paviolo, A. y M. Di Bitetti. en revisión. Identifying jaguar, puma and large Canid tracks: a comparison of traditional versus multivariate methods. *Journal of Wildlife Management*.

La calidad de las huellas es afectada por numerosos factores como el estado y tipo del sustrato, la pendiente y la intemperie, por lo que usualmente no es sencillo diferenciar con certeza huellas de especies similares (Fjelline y Mansfield 1988; Wemmer *et al.* 1996; Grigione *et al.* 1999; Lewison *et al.* 2001; Lynam 2002; Isasi-Catalá y Barreto 2008). Esta situación es más compleja en áreas donde son escasas las superficies adecuadas para que se marquen las huellas, en donde sólo una o unas pocas huellas de cada animal son encontradas. Los análisis multivariados han sido usados con éxito como herramientas para reducir la subjetividad y mejorar el reconocimiento de rastros (Zielinski y Truex 1995; Zalewski 1999; Harrington *et al.* 2008; Steinmetz y Garshelis 2008). Para huellas de felinos, los análisis multivariados también se usaron con objetivos más ambiciosos, como la determinación del sexo y la identificación de individuos (Smallwood y Fitzhugh 1993; Riordan 1998; Sharma *et al.* 2003, 2005; Wilting *et al.* 2006; Isasi-Catalá y Barreto 2008).

Los jaguares viven en simpatría con los pumas a lo largo de la mayor parte de su distribución. Siendo los felinos más grandes del continente, ambas especies son el foco de muchos programas de investigación y conservación (Nowell y Jackson 1996; Sanderson *et al.* 2002c; Conroy *et al.* 2006; Shaw *et al.* 2007). Estos félidos también comparten buena parte de su distribución con grandes cánidos, como es el caso del puma con el lobo gris (*Canis lupus*) y el coyote (*Canis latrans*) en América del Norte y parte de América Central; o ambos félidos con el aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) en la región central de Sudamérica, y con el perro doméstico en casi todo el rango de distribución de ambas especies.

Las huellas de pumas y jaguares han sido usadas para la investigación, el monitoreo y el manejo de estas especies en muchas oportunidades (Smallwood y Fitzhugh 1995; Beier y Cunningham 1996; Hoogesteijn 2007; Shaw *et al.* 2007; Markovchick-Nicholls *et al.* 2008; McBride *et al.* 2008). Pero el uso de las huellas se ve limitado porque los rastros de estas especies son similares entre sí y frecuentemente también son confundidos con huellas de los grandes cánidos con los que viven en simpatría (Smallwood y Fitzhugh 1989; Childs 1998; Shaw *et al.* 2007). Diferentes autores han detallado las características útiles para diferenciar las huellas de puma con las de perro (Smallwood y Fitzhugh 1989; Shaw *et al.* 2007; ver Tabla 3.1), y las de puma con las de jaguar (Schaller y Crawshaw Jr 1980; Aranda 1994; Childs 1998; ver Tabla 3.1). Pero los caracteres cualitativos muchas veces presentan problemas debido a la subjetividad de su aplicación y la necesidad de contar con personal experimentado en el reconocimiento de



rastros (Lynam 2002). Esto llevó a describir criterios cuantitativos para el reconocimiento de las huellas de estas especies (Belden 1978; Smallwood y Fitzhugh 1989; Aranda 1994; Childs 1998; Shaw *et al.* 2007; ver Tabla 3.2). Sin embargo, estos criterios fueron creados y evaluados sólo con pocas huellas de origen conocido, o con huellas de campo de especie desconocida identificadas usando los criterios cualitativos (ver Tabla 3.2).

Debido a la utilidad de las huellas como fuente de información y a la necesidad de una correcta identificación, en este capítulo utilizaré huellas de origen conocido para 1) evaluar los métodos existentes de diferenciación de huellas de puma, jaguar y grandes cánidos, y 2) desarrollar métodos multivariados de identificación de huellas que ofrezcan un sistema preciso y confiable.

## **3.2. Materiales y métodos**

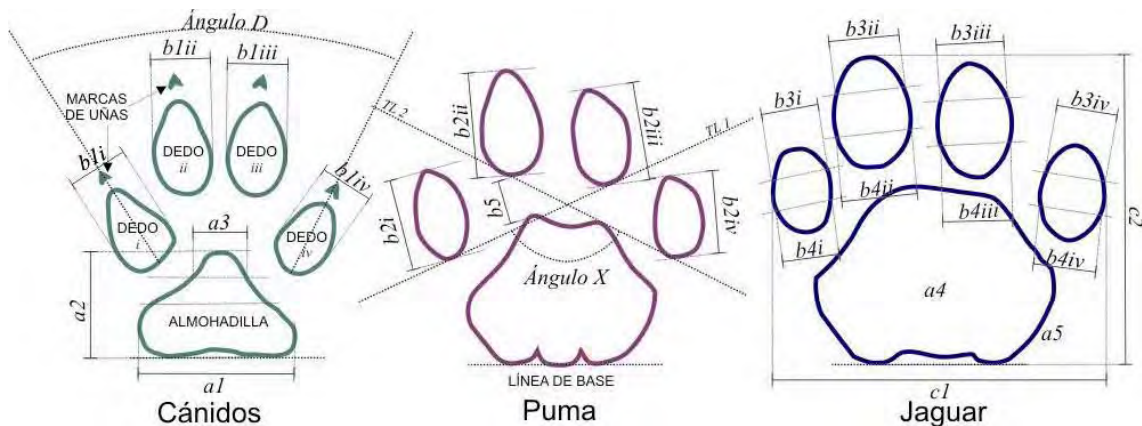
### **3.2.1. Origen de las muestras**

Entre el año 2004 y 2008 recolecté huellas de pumas, jaguares y aguará guazú de cautiverio a través del trabajo en colaboración con 17 zoológicos de diferentes regiones: Zoológico Bosque Guaraní (Foz do Iguacu, Brasil), Refugio Biológico Bela Vista (Foz do Iguacu, Brasil), Zoológico Itaipú Paraguay (Hernandarias, Paraguay), Parque Ecológico Urbano de Río Cuarto (Río Cuarto, Argentina), Zoológico de la Ciudad de Buenos Aires (Bs. As., Argentina), Temaiken (Bs. As., Argentina), Zoológico de Roque Sáenz Peña (R. Sáenz Peña, Argentina), Zoológico Tatú Carreta (La Cumbre, Argentina), Jardín Zoológico de la Ciudad de Córdoba (Córdoba, Argentina), Parque Zoológico Santa Fé de Medellín (Medellín, Colombia), Parque Zoológico Caricua (Caracas, Venezuela), Parque Zoológico Las Delicias (Maracay, Venezuela), Lincoln Park Zoo (Chicago, EE.UU.), Sedgwick County Zoo (Wichita, EE.UU.), Caldwell Zoo (Tyler, EE.UU.), Philadelphia Zoo (Philadelphia, EE.UU.), y Little Rock Zoo (Little Rock, EE.UU.). Las huellas colectadas pertenecen ejemplares adultos de ambos sexos de al menos a 28 jaguares, 29 pumas y 8 aguará guazú. Con la misma metodología usada en los zoológicos, colecté huellas de unos 35 perros en áreas urbanas. Se seleccionaron sólo huellas de más de 5 cm de ancho total, un tamaño puede ser confundido con huellas de pumas o jaguares, teniendo la precaución de no coleccionar dos huellas que fueran de la misma pata de un mismo individuo.

### 3.2.2. Recolección y procesamiento de huellas

Las huellas fueron recolectadas mediante moldes de yeso, calcos en acetato y fotografías digitales con referencia de tamaño por el personal de los zoológicos luego de una instrucción básica o por mí. Sin embargo, no se utilizó un método estandarizado debido a que se pretendió incorporar variabilidad del método de colecta entre las fuentes de variación que dificultan la identificación. Por el mismo motivo se incluyeron huellas de todo tipo y sustrato, delanteras y traseras, derechas e izquierdas de todas las especies, que estuvieran lo suficientemente definidas como para medir las variables necesarias. Sólo se descartaron aquellas que presentaron grandes deformaciones.

Todas las huellas se pasaron a formato digital con una referencia de tamaño, fotografiando los moldes de yeso usando luz contrastante para mejorar su definición y escaneando los calcos de acetato. Mediante un editor de imágenes se mejoró el contraste de la fotografía, y se digitalizó el contorno de todas las huellas usando la función “Spline” de Auto Cad<sup>®</sup> 2004 (AutoDesk, Inc. USA). Luego, los contornos se llevaron a escala con la referencia de tamaño, y el dibujo de la huella fue rotado de manera de que los lóbulos externos de la base de la almohadilla apoyaran sobre una línea de base para facilitar la medición (Fig. 3.1; Smallwood y Fitzhugh 1989). La precisión usada en las mediciones fue de 0,01 cm para medidas lineales, 0,01 cm<sup>2</sup> para superficies y 1 grado para los ángulos. El procesamiento y la medición también se realizó usando Auto Cad.



**Figura 3.1.** Huellas de cánidos grandes, puma y jaguar. Se detallan las mediciones utilizadas en este Capítulo: *a*. Almohadilla:  $a1$ : ancho total,  $a2$ : largo total,  $a3$ : ancho a los 3 cuartos (se necesita  $a2$ ),  $a4$ : área,  $a5$ : perímetro. *b*. Dedos:  $b1$  ( $i$  a  $iv$ ): ancho total,  $b2$  ( $i$  a  $iv$ ): largo total,  $b3$  ( $i$  a  $iv$ ): ancho en el primer tercio (se necesitan  $b2i$ - $b2iv$ ),  $b4$  ( $i$  a  $iv$ ): ancho en el segundo tercio (se necesitan  $b2i$ - $2biv$ ). *c*. Huella:  $c1$ : ancho total,  $c2$ : largo total.  $TL1$ : línea tangente a la base de los dedos  $i$  y  $iii$ ,  $TL2$ : línea tangente a la base de los dedos  $ii$  y  $iv$ ,  $\text{Ángulo } D$ : ángulo formado entre los ejes longitudinales de los dedo externos ( $i$  y  $iv$ ),  $\text{Ángulo } X$ : ángulo inferior formado entre las líneas  $TL1$  y  $TL2$ .

**Tabla 3.1.** Resumen de los caracteres cualitativos tradicionales usados para diferenciar huellas (compilado de Schaller y Crawshaw Jr 1980; Smallwood y Fitzhugh 1989; Aranda 1994; Childs 1998; Brown y Lopez Gonzalez 2001; Shaw *et al.* 2007): grandes cánidos versus grandes félidos (principalmente descritos para huellas de perros y pumas); y jaguares versus pumas. Ver dibujos comparativos de las huellas en la Figura 3.1 y 9.3 en los apéndices.

Grupos	Criterio	Descripción
<i>Grandes cánidos versus grandes félidos</i>	Presencia de marcas de uñas.	Los cánidos tienen uñas no retráctiles por lo que es más común encontrar las marcas de sus uñas en el frente de la huella, cosa poco frecuente en los félidos.
	Tamaño relativo entre dedos y almohadilla.	Los cánidos tienen dedos relativamente más grandes que los félidos en proporción al tamaño de la almohadilla.
	Tamaño y forma de la almohadilla.	Los cánidos tienen una almohadilla de forma triangular, normalmente con la parte anterior redondeada o aguzada y la base con dos lóbulos o con lóbulos poco definidos. Los félidos, en cambio, presentan una almohadilla más redondeada o cuadrada, con el frente plano o cóncavo y la base con tres lóbulos.
	Posición de los dedos.	Los dedos centrales ( <i>ii</i> y <i>iii</i> ) y los dedos externos ( <i>i</i> y <i>iv</i> ) de las huellas de los cánidos tienden a estar en la misma línea y a la misma distancia de la almohadilla, haciendo que la huella tenga apariencia simétrica. Esta configuración de los dedos suele dar la apariencia de que se forma una “X” entre los dedos y la almohadilla, donde suele quedar un montículo de tierra característico. En los félidos el segundo dedo tiende a posicionarse más adelante que los otros, haciendo que las huellas sean menos simétricas.
	Forma y dirección de los dedos externos.	Los dedos externos ( <i>i</i> y <i>iv</i> ) de las huellas de los félidos normalmente apuntan hacia el frente de la huella, mientras que el primer dedo suele apuntar hacia la izquierda y el 4° hacia la derecha en los cánidos. Además, la parte interna de estos dedos suele mostrar una forma aguzada en los cánidos, cosa que no es común en los félidos que presentan esta parte de los dedos más redondeada.
	Patrón de huellas	Los cánidos, y en particular los perros domésticos, dejan un patrón más errático de huellas al caminar, mientras que los félidos suelen dejar un patrón más regular y en línea recta.
<i>Puma vs. jaguar</i>	Forma y tamaño de la huella.	Las huellas de los jaguares suelen ser más grandes y redondeadas que las de los pumas.
	Tamaño y forma de la almohadilla.	Las huellas de jaguar presentan almohadillas más redondeadas y relativamente más grandes que las huellas de los pumas. Los pumas presentan tres lóbulos bien marcados en la base de la almohadilla que no suelen ser tan evidentes en las huellas de jaguar. El lóbulo central de la base de la almohadilla suele ser proporcionalmente más ancho en las huellas de jaguar que en las de puma.
	Posición y forma de los dedos.	Las huellas de jaguar tienen dedos más redondeados, mientras que en los pumas los dedos son más alargados y puntiagudos, además de estar posicionados más alejados de la almohadilla en las huellas de puma que en las de jaguar.

**Tabla 3.2.** Criterios cuantitativos de identificación descritos en la literatura para diferenciar huellas de perro y puma, y huellas de puma y jaguar.

Grupos	Autor/criterio	Descripción	Observaciones
Perros versus pumas	<u>Belden (1978)</u> : proporción de anchos dedos/almohadilla.	Relación entre el ancho del dedo más ancho y el ancho máximo de la almohadilla: si el valor excede 0,44 la huella corresponde a un perro; si el valor es inferior a 0,44 la huella pertenece a un puma (en Fig. 3.1: el máximo entre <i>b1i</i> y <i>b4iv</i> dividido por <i>a1</i> ).	
	<u>Smallwood y Fitzhugh (1989)</u> : ángulo de los dedos externos.	Ángulo formado por el eje longitudinal de los dedos externos ( <i>Ángulo D</i> en Fig. 3.1): si el ángulo es de 29° o menor, la huella pertenece a un puma, si es de 30° o mayor pertenece a un perro. Estos valores son los descritos por Shaw <i>et al.</i> (2007) donde se presenta nuevamente este criterio con algunas modificaciones respecto a los autores originales.	Para calcular estos rangos, Smallwood y Fitzhugh (1989) utilizaron 19 huellas de perro y 48 de puma, pero colectadas en el campo e identificadas cualitativamente.
	<u>Shaw <i>et al.</i> (2007)</u> : ancho de la almohadilla.	Incluso pumas muy jóvenes dejan huellas con almohadillas de ancho > 3,5 cm. Por lo tanto, huellas con almohadillas < 3.5 cm pertenecen a felinos menores o perros.	
Puma vs. jaguar	<u>Aranda (1994)</u> : relación de los tercios de los dedos.	Dividiendo transversalmente cualquiera de los dedos en tercios, el ancho en el 1° tercio se divide por el ancho en el 2° tercio. Los intervalos de confianza para la razón resultante es de: 0,71 – 1,03 para huellas de jaguar y 0,60 – 0,76 para huellas de puma. Valores más altos de 0,76 significa que la huella pertenece a un jaguar y menores a 0,71 que la huella pertenece a un puma, con un rango indefinido entre 0,71 – 0,76 (en Fig. 3.1: <i>b3</i> dividido por <i>b4</i> para cualquiera de los dedos de <i>i</i> a <i>iv</i> ).	Estos rangos son definidos utilizando 10 huellas de 2 jaguares y 8 huellas de 2 pumas de zoológicos, más 70 huellas de jaguar y 45 de puma, colectadas en el campo (en México y Costa Rica) e identificadas cualitativamente.
	<u>Childs (1998) a</u> : relación entre la superficie de la almohadilla y la huella en huellas traseras.	Relación expresada en porcentaje del área “cuadrada” de la almohadilla (largo por ancho) y el área “cuadrada” de la huella (largo por ancho total). Los rangos para huellas traseras son: jaguar: 41,2 – 56,7%; puma: 28,1 – 38,5% (ver <i>VarB8</i> en el Recuadro 3.1).	El autor utiliza 15 huellas de jaguar y 8 de puma colectadas en el campo (Pantanal, Brasil) e identificadas cualitativamente, pero sin detallar cuántas de estas huellas eran traseras.
	<u>Childs (1998) b</u> : ancho total de la almohadilla de huellas traseras.	Este autor sugiere que el ancho máximo de la almohadilla puede ser un buen criterio para diferenciar especies, presentando el rango encontrado para huellas colectadas en Pantanal (Brasil): jaguar 7,0 – 8,8 cm., puma 4,5 – 7,0 cm. Brown y González (2001) también mencionan que este criterio puede ser útil y proveen datos para huellas del sur de Estados Unidos y Norte de México: puma 4,1 – 5,6 cm, y jaguar 5,1 – 8,9 cm. Shaw <i>et al.</i> (2007) citan valores entre 4,1 y 6,3 cm para patas traseras de pumas de los estados de Arizona y California en los EE.UU.	Childs (1998) utiliza medidas de 15 huellas de jaguar y 8 de puma colectadas en el campo (Pantanal, Brasil) e identificadas cualitativamente, sin detallar cuántas de estas huellas eran traseras. Brown y González (2001) y Shaw <i>et al.</i> (2007) no mencionan el número de individuos ni el método de identificación.

En total se procesaron 167 huellas: 98 moldes de yeso, 57 fotografías y 12 calcos de acetato. De este total, seleccionamos al azar 35 huellas (10 de jaguar, 10 de puma y 15 de grandes cánidos) que se dejaron fuera de todos los análisis para usarse sólo en la validación independiente de los modelos discriminantes y claves de identificación.

### **3.2.3. Prueba de identificación con caracteres cualitativos**

Para evaluar la capacidad de identificación usando caracteres cualitativos, realicé un ejercicio de clasificación de huellas con la colaboración de 67 voluntarios de Argentina, Brasil y Paraguay que participaban del 3° Taller “Uniando Esfuerzos para Monitorear al Yagareté en la Selva Paranaense” (Puerto Iguazú, Misiones, 5 y 6 de octubre de 2005). A pesar de que en general los participantes se consideraban con conocimiento sobre la diferenciación de huellas, se les dio un pequeño entrenamiento sobre las características clave a tener en cuenta en el reconocimiento (Tabla 3.1). Seleccioné 10 huellas al azar de cada grupo (puma, jaguar y cánido) y durante el ejercicio se proyectó la imagen de cada huella con Power Point para que los voluntarios la clasificaran en uno de los tres grupos completando una planilla. Finalmente, se calificó a los voluntarios por el porcentaje de huellas identificadas correctamente y se comparó con el resultado de 67 clasificaciones aleatorias.

### **3.2.4. Validación de los criterios cuantitativos y categóricos tradicionales**

Utilicé 33 huellas de perro, 46 de jaguar y 46 de puma para validar los criterios cuantitativos y categóricos de diferenciación existentes (Tabla 3.2). Incluí, además, 7 huellas de aguará guazú para observar cómo se comportaban estos criterios respecto a esta especie. Observé el número de huellas clasificadas correcta e incorrectamente por cada criterio. Para aplicar el criterio de Aranda (1994), medí cada dedo independientemente ya que el criterio puede ser aplicado a cualquiera de los dedos.

De las características cualitativas usadas para diferenciar pumas de perros (Tabla 3.2), seleccioné 4 criterios que podrían considerarse categóricos: 1) presencia de marcas de uñas en perros y ausentes en pumas; 2) forma redondeada o puntiaguda de la parte anterior de la almohadilla en los perros y plana o cóncava en los pumas; 3) base de la almohadilla sin lóbulos o con dos lóbulos en los perros y tres lóbulos visibles en los pumas; 4) forma aguzada de la parte interna de los dedos externos (*i* y *iv*) en los perros y redondeada en los pumas. Probé la aplicación de estos criterios también para jaguares y aguará guazú, observando el porcentaje de huellas de cada grupo clasificado en las categorías descriptas.

### 3.2.5. Desarrollo y validación de modelos multivariados

Construí 155 medidas y variables compuestas para representar las características cualitativas y cuantitativas descritas para diferenciar las huellas de estos grupos (ver las características en las Tablas 3.1 y 3.2). Éstas incluyeron medidas lineales, ángulos, superficies, proporciones entre varias medidas y algunas variables que describen la forma (Lewison *et al.* 2001). Usé 20 huellas de cada grupo (jaguar, puma y cánidos) para hacer una selección preliminar de variables. Observé la capacidad de cada variable para separar entre grupos a través de gráficos de caja (Box plots) y pruebas t para muestras independientes, y exploré la correlación entre las variables. En el análisis preliminar se redujo el número de variables para los análisis posteriores, seleccionando las variables que mostraron: 1) mayor capacidad para diferenciar entre grupos; 2) menor correlación con otras variables; y 3) simpleza para ser medidas con precisión (Zielinski y Truex 1995).

Las variables preseleccionadas fueron usadas en análisis de funciones discriminantes (DFA) para diferenciar entre huellas de: A) grandes cánidos de grandes félidos; y B) pumas de jaguares. Para generar cada modelo, se desarrollaron análisis discriminantes “paso a paso”, usando el método de selección de variables por Lambda de Wilks para obtener modelos con el menor número posible de variables pero que maximizaran la diferenciación entre los grupos (SPSS 2008; Steinmetz y Garshelis 2008). Los modelos fueron validados mediante: 1) % de clasificación correcta de los casos originales (casos de entrenamiento); 2) % de clasificación correcta en una validación cruzada (clasificación de una huella dejándola fuera y generando el modelo con las restantes); y 3) % de casos independientes, no usados en el desarrollo de los modelos, correctamente clasificados (SPSS 2008; Steinmetz y Garshelis 2008). Además, se evaluaron, en cada modelo, las probabilidades a posteriori calculadas para la clasificación en todos los casos, tanto para los errores como para los aciertos (Stockburger 1998; SPSS 2008). Los jaguares son de mayor tamaño que los pumas (Sunquist y Sunquist 2002) y el tamaño del cuerpo se correlaciona con el tamaño de sus huellas (Crawshaw Jr. 1995), por lo que las medidas de tamaño de las huellas son útiles para diferenciar entre huellas de estas dos especies (Childs 1998). Sin embargo, ambas especies varían en su tamaño corporal a lo largo de su distribución y su rango de tamaños se superpone (Iriarte *et al.* 1990; Brown y Lopez Gonzalez 2001; Sunquist y Sunquist 2002). La mayor parte de las huellas de jaguar obtenidas en zoológicos para este análisis fueron mayores que las de los pumas (ancho total de la almohadilla para pumas:  $\bar{x} = 5,06$  cm,  $SD = 0,79$ ,  $n = 46$ ; y para jaguares:  $\bar{x} = 7,14$  cm,  $SD =$

1,05,  $n = 46$ ). Al incluir todas las huellas en el “entrenamiento” del análisis discriminante, la mayoría de los errores de clasificación ocurrían con las huellas de jaguar más pequeñas y las de puma más grandes, debido a la gran importancia otorgada en los modelos a las variables relacionadas al tamaño. Estas huellas de tamaños intermedios suelen ser justamente las que causan mayor confusión a la hora de ser identificadas mediante caracteres cualitativos (Brown y Lopez Gonzalez 2001). Para evitar este problema y hacer más general la aplicación de los modelos, seleccioné el 50% de las huellas más pequeñas de jaguar y más grandes de puma como huellas de entrenamiento, con el fin de desarrollar los modelos para pumas y jaguares. Las huellas excluidas en estos casos se usaron sólo para la validación de los modelos (“casos excluidos”). Además, desarrollé un segundo modelo para pumas y jaguares usando todas las huellas pero excluyendo totalmente las variables dependientes directamente del tamaño para que pueda ser aplicado en áreas en las que la superposición de tamaño entre ambas especies pudiere ser considerable.

Para todas las variables realicé pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk y de homogeneidad de varianza (test de Levene), y se transformaron las variables cuando fue necesario (transformación inversa, cúbica y logaritmo natural). Utilicé el estadístico M de Box para probar la homogeneidad de matrices de covarianza en los DFA (SPSS 2008).

### **3.2.6. Claves de identificación**

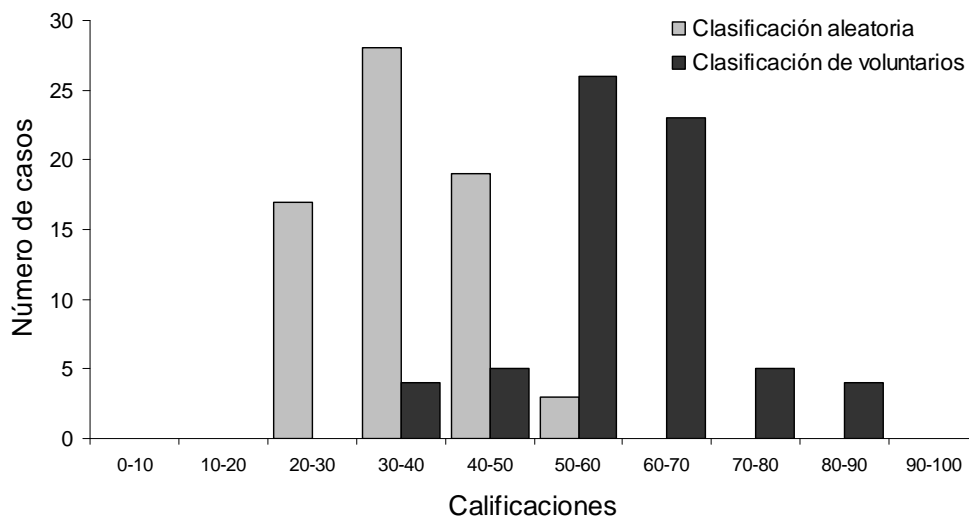
Se seleccionaron las variables cuya medición es más sencillas y con mayor capacidad para diferenciar entre grupos (con mayor coeficiente canónico estandarizado), con la idea de generar modelos discriminantes simplificados (Steinmetz y Garshelis 2008). Estos modelos sirvieron como etapas para generar claves de identificación para los distintos grupos. Determiné los rangos de decisión para cada paso de las claves usando los valores de las funciones discriminantes (“discriminant scores”, DS) que representaron entre un 90-99% de probabilidad de pertenecer a cada grupo (probabilidad a posteriori estimada por SPSS, Stockburger 1998; SPSS 2008). Cada clave comenzó con las variables más sencillas de medir y los modelos más simples, para luego incorporar en cada paso nuevas variables y cálculos más complejos. Comprobé la capacidad de clasificación de cada clave mediante el número de casos originales e independientes que quedaban sin identificar al finalizar la clave.

Todo el análisis estadístico fue desarrollado usando el paquete estadístico SPSS<sup>®</sup> para Windows, versión 11.0.1 (SPSS 2001, LEAD Technologies, Inc., USA).

### 3.3. Resultados

#### 3.3.1. Prueba de identificación cualitativa

Los voluntarios mostraron una capacidad de clasificación de las huellas muy superior a una clasificación aleatoria (Fig. 3.2: prueba de Mann-Whitney:  $Z=-9.45$ ,  $p < 0.001$ ), y la mayoría de ellos clasificó más de la mitad de las huellas correctamente (calificación promedio = 61,5%,  $ES = 1,4\%$ ,  $n = 67$ ). Sin embargo, ningún voluntario identificó todas las huellas y encontramos un rango muy amplio de calificaciones (de 37 a 87%), con una variación mayor a la observada en la clasificación aleatoria (desvío estándar de clasificación de voluntarios  $SD = 11.2\%$ , clasificación aleatoria  $SD = 8.1\%$ ;  $F_{66,66} = 1.9$ ,  $P < 0.02$ ; Sokal y Rohlf 1995: 189-190). El 70% de las huellas fueron identificadas por más de la mitad de los voluntarios, pero el porcentaje restante tuvo una tasa de identificación muy baja.



**Figura 3.2.** Calificaciones obtenidas por los 67 voluntarios (barras negras) en el ejercicio de identificación de huellas comparadas con 67 simulaciones de clasificación aleatoria (barras grises). Las calificaciones indican el porcentaje de huellas correctamente identificadas.

#### 3.3.2. Métodos cuantitativos univariados y variables categóricas

Quince de las 33 huellas de perro evaluadas (45%) fueron mal clasificadas por el criterio de Belden (1978), obteniendo valores por debajo de 0,44 (Tabla 3.2). Por otro lado, 11 de 46 huellas de puma (24%) fueron clasificadas como perros, sumado a 2 huellas de las 46 de jaguar que también quedaron incluidas en el rango establecido para perros. Bajo el criterio de Smallwood y Fitzhugh (1989), 7 de 33 huellas de perro (21%) y 1 de 7 huellas de aguará guazú (14%) fueron mal clasificadas, mientras que 8 de 46 huellas de puma (17%) y 4 de 46

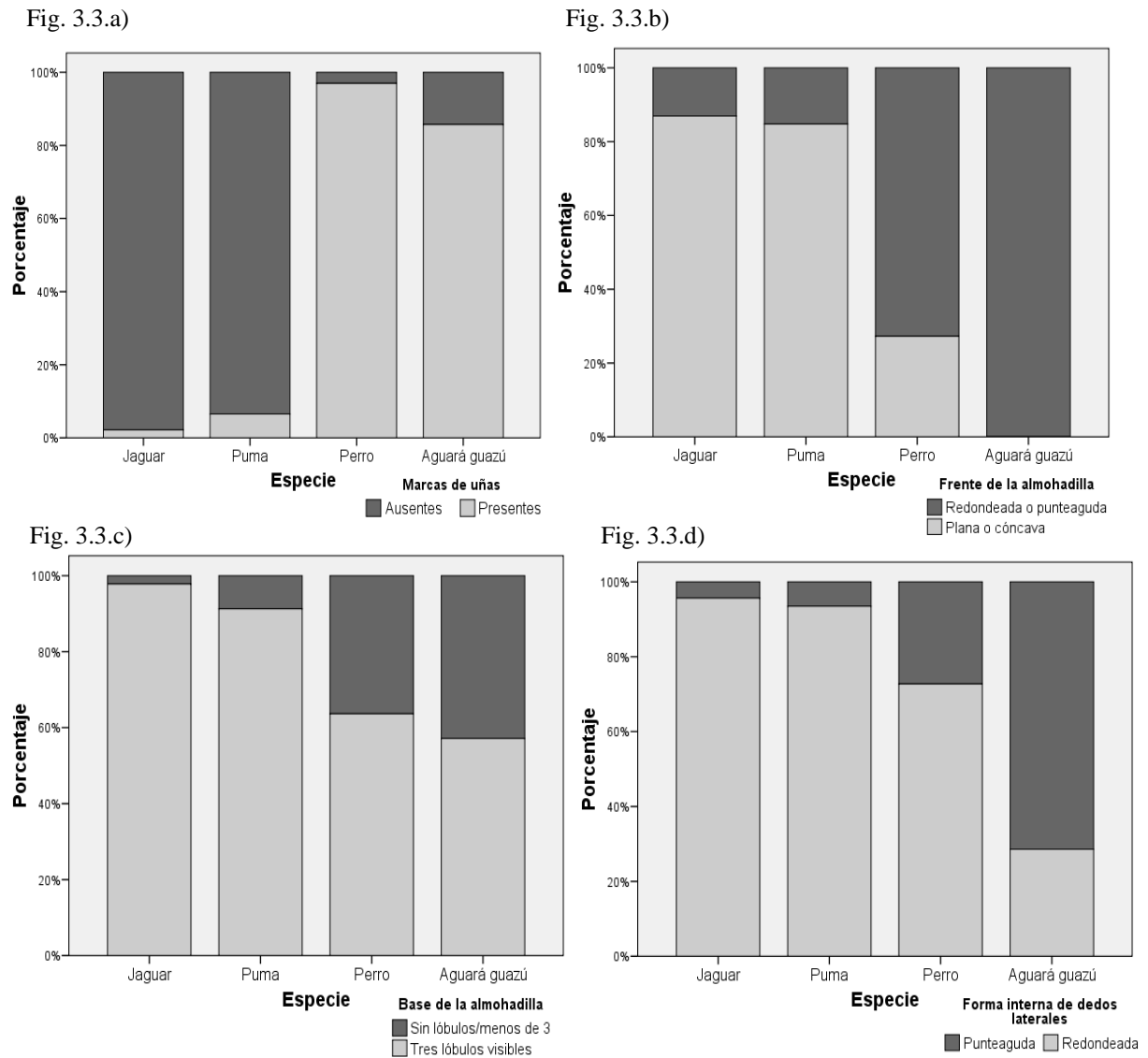


huellas de jaguar excedieron el límite asignado para huellas de puma ( $\leq 29^\circ$ ). Finalmente, todas las huellas de puma superaron los 3,5 cm de ancho total de la almohadilla como fue descrito por Shaw *et al.* (2007).

Sólo 14 de 184 dedos de huellas de puma (8%) fueron clasificados correctamente usando el criterio de Aranda (1994; Tabla 3.2), mientras que 10 dedos de puma (5%) y 2 de jaguar (1%) quedaron en el rango indefinido. La mayor parte de los dedos de ambas especies fueron clasificados en el rango correspondiente a huellas de jaguar (182 de 184 dedos de jaguar y 160 de 184 dedos de puma), lo que significa un 87% de los dedos de huellas de puma mal clasificados.

Para poner a prueba los criterios de Childs (1998), que sólo se refieren a huellas traseras (Tabla 3.2), seleccionamos aquellas huellas que fueron identificadas con certeza como huellas traseras (sólo 17 huellas de jaguar y 13 de puma porque muchas de las huellas colectadas no contaban con información precisa en este aspecto). Para la relación entre las áreas de la almohadilla y la huella, 3 de las 17 huellas traseras de jaguar (18%) fueron clasificadas en el rango descrito para pumas y 2 de las 13 huellas de puma (15%) quedaron por encima del límite mencionado para jaguares. Una huella de puma (8%) y 6 de jaguar (35%) quedaron en el rango de superposición de ambas especies (valores entre 38.5 - 41.2). Considerando el ancho total de la almohadilla, los rangos entre huellas traseras de puma y jaguar se superpusieron, encontrando los siguientes rangos: puma = 4,07 – 5,50 cm; y jaguar = 5,18 – 8,99 cm).

Dos caracteres categóricos mostraron el patrón esperado con la mayor parte de las huellas de puma y perro correctamente clasificadas, pero las otras dos características clasificaron mal la mayor parte de las huellas de perro (Fig. 3.3). Las mayores diferencias entre perros y pumas se observó en la presencia/ausencia de marcas de uñas, seguido por la forma del frente de la almohadilla (Fig. 3.3.a 3.3.b), pero ninguna permitió clasificar correctamente el 100% de las huellas. Contrario a lo esperado, en la base de la almohadilla de la mayoría de las huellas de perro pudieron diferenciarse tres lóbulos, y la parte interna de sus dedos laterales presentó forma redondeada (Fig. 3.3.c y 3.3.d). Además, muchas veces fue difícil definir con claridad las categorías en estas variables por la presencia de formas intermedias que no necesariamente se ajustaban a las categorías establecidas.



**Figura 3.3.** Comparación de los porcentajes de huellas clasificadas en cada categoría de 4 variables categóricas descritas para diferenciar huellas de perros y pumas: a) presencia/ausencia de marcas de uñas; b) forma de la parte anterior de la almohadilla; c) forma de la base de la almohadilla; y d) forma de la parte interna de los dedos externos. La comparación incluye a las cuatro especies consideradas en el análisis: jaguares ( $n = 46$ ), pumas ( $n = 46$ ), perros ( $n = 33$ ) y aguará guazú ( $n = 7$ ). Para descripción más precisa de las variables categóricas ver Tabla 3.1.

### 3.3.3. Construcción y validación de modelos multivariados

Del total de variables originales, se preseleccionaron 35 variables que fueron puestas a prueba en los análisis discriminantes paso a paso. Las pruebas de DFA resultaron en tres modelos discriminantes finales (Tabla 3.3) construidos a partir de diferentes combinaciones de 10 de estas variables (ver Recuadro 3.1).

Para la diferenciación de huellas entre cánidos y félidos, se seleccionó un sólo modelo que tuvo la separación más alta entre grupos y mejores porcentajes en las validaciones (modelo A1, Tabla 3.3). Los errores de clasificación de este modelo ocurrieron sólo en una huella de puma y una huella de jaguar, que fueron clasificadas como cánidos con probabilidades de 69 y 88% respectivamente (Tabla 3.4; Fig. 3.4.a). La mayor parte de las huellas (tanto de entrenamiento como independientes) fueron clasificadas correctamente con altas probabilidades (más del 95%). Las huellas de puma presentaron probabilidades levemente inferiores a las de jaguar a las que el modelo diferenció de las huellas de cánidos con mayor facilidad (Fig. 3.4.a). Del mismo modo, las huellas de aguará guazú se mostraron en promedio más alejadas de las huellas de los félidos que las huellas de los perros (Fig. 3.4.a). Tres variables construidas con 7 mediciones conformaron este modelo discriminante (Tabla 3.5).

**Tabla 3.3.** Listado de los modelos discriminantes seleccionados y sus características.

Grupos	Modelo	Lambda de Wilks y $\chi^2$ asociado	Variables y sus coeficientes estandarizados	Validación		
				Casos originales	Validación cruzada	Casos independientes
Félidos vs. cánidos	A1	$\lambda = 0,280$ $\chi^2 = 163,1$ gl = 3 p < 0,001	VarA1 (0,674) VarA3 (0,592) Ángulo X (0,334)	98,5%	98,5%	100,0%
Jaguares vs. pumas	B1	$\lambda = 0,206$ $\chi^2 = 63,97$ gl = 4 p < 0,001	VarB8 (-1,698) VarB5 (1,552) VarB4 (1,049) VarB7 (-0,542) VarB1 (0,533) VarB2 (0,320) VarB9 (-0,187)	100%	93,5%	100,0% <sup>a</sup>
	B2	$\lambda = 0,282$ $\chi^2 = 110,19$ gl = 4 p < 0,001	VarB5 (0,892) VarB4 (0,718) VarB8 (-0,452) VarB2 (0,442) VarB7 (-0,302) VarB9 (-0,281)	96,7%	94,6%	95,0%

<sup>a</sup> Los porcentajes de casos independientes incluyen también a los casos excluidos en los modelos B1.

**Recuadro 3.1.** Descripción de las variables usadas para los modelos multivariados. Ver Fig. 3.1 para las referencias de las mediciones para cada variable.

**RECUADRO 3.1: VARIABLES**

**VarA1** — Ancho medido en el primer cuarto de la almohadilla dividido por el ancho total de la almohadilla:

$$VarA1 = a3 / a1$$

**VarA2** — Promedio de los anchos totales de los dedos dividido el ancho total de la almohadilla (modificado de Belden 1978):

$$VarA2 = [(b1i + b1ii + b1iii + b1iv) / 4] / a1$$

**VarA3** — Transformación inversa de *VarA2*:

$$VarA3 = 1 / VarA2$$

**Ángulo X** — ver Figura 3.1.

**VarB1** — Logaritmo natural del ancho total de la almohadilla:

$$VarB1 = \ln(a1)$$

**VarB2** — Transformación cúbica del coeficiente de forma de la almohadilla descrito por Lewison et al. (2001):

$$VarB2 = [(4 \times \pi \times a4) / (a5^2)]^3$$

**VarB3** — Promedio de las razones entre el ancho en el 1° y el 2° tercio de cada dedo (modificado de Aranda 1994):

$$VarB3 = [(b3i / b4i) + (b3ii / b4ii) + (b3iii / b4iii) + (b3iv / b4iv)] / 4$$

**VarB4** — Transformación cuadrática de *VarB3*:

$$VarB4 = (VarB3)^2$$

**VarB5** — Superficie total de la almohadilla dividida por el área “cuadrada” de la huella (ancho total multiplicado por el largo total), expresado como porcentaje:

$$VarB5 = [a4 / (c1 \times c2)] \times 100$$

**VarB7** — La mayor distancia entre uno de los dedos y la almohadilla, dividida por el ancho total de la almohadilla:

$$VarB7 = b5 / a1$$

**VarB8** — Área “cuadrada” de la almohadilla (largo x ancho) dividida por el área “cuadrada” de la huella (largo x ancho) expresado como porcentaje (de Childs 1998):

$$VarB8 = [(a1 \times a2) / (c1 \times c2)] \times 100$$

**VarB9** — Promedio de la razón entre el largo y el ancho de los dedos 2 y 3:

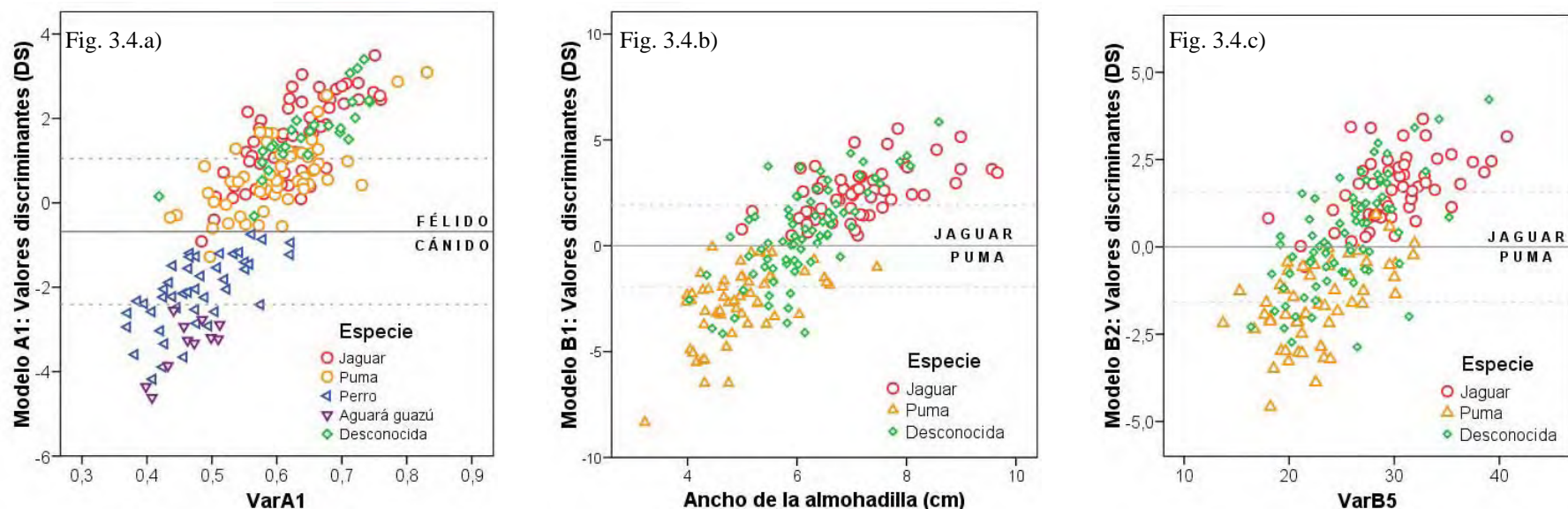
$$VarB9 = [(b2ii / b1ii) + (b2iii / b1iii)] / 2$$

**Tabla 3.4.** Rangos de valores discriminantes y su probabilidad *a posteriori* asociada para cada modelo propuesto. Se muestra el número de casos originales (de entrenamiento), excluidos e independientes que corresponden a cada rango. Ver en la Figura 3.4 la distribución de los datos a lo largo de los valores discriminantes.

Modelo	Grupos (valor del centroide)	Valor discriminante	Probabilidad de pertenencia al grupo <sup>a</sup>	Huellas <u>mal</u> clasificadas (originales / excluidas / independientes)	Huellas <u>bien</u> clasificadas (originales / excluidas / independientes)
A1	Cánidos (-2,411)	< -2,000	> 99% Cánido	0 / - / 0	26 / - / 10
		-2,000 - -1,086	80 - 99% Cánido	1 / - / 0	13 / - / 3
		-1,085 - -0,739	55 - 79% Cánido	1 / - / 0	1 / - / 2
		-0,738 - -0,623	Indefinido <sup>b</sup>	0 / - / 0	0 / - / 0
	Félicos (1,048)	-0,624 - -0,277	55 - 79% Félico	0 / - / 0	8 / - / 1
		-0,278 - 0,650	80 - 99% Félico	0 / - / 0	26 / - / 6
> 0,650		> 99% Félico	0 / - / 0	56 / - / 13	
B1	Pumas (-1,920)	< -1,2	> 99% Puma	0 / 0 / 0	18 / 22 / 8
		-0,769 - -0,361	80 - 99% Puma	0 / 0 / 0	3 / 0 / 1
		-0,360 - -0,052	55 - 79% Puma	0 / 0 / 0	2 / 1 / 1
		-0,051 - 0,051	Indefinido <sup>b</sup>	0 / 0 / 0	0 / 0 / 0
	Jaguares (1,920)	0,052 - 0,360	55 - 79% Jaguar	0 / 0 / 0	0 / 0 / 0
		0,361 - 0,769	80 - 99% Jaguar	0 / 0 / 0	6 / 2 / 0
> 1,2		> 99% Jaguar	0 / 0 / 0	17 / 21 / 10	
B2	Pumas (-1,579)	< -1,450	> 99% Puma	0 / - / 0	26 / - / 4
		-1,450 - -0,439	80 - 99% Puma	1 / - / 0	14 / - / 3
		-0,438 - -0,064	55 - 79% Puma	0 / - / 0	3 / - / 2
		-0,063 - 0,063	Indefinido <sup>b</sup>	1 / - / 0	1 / - / 0
	Jaguares (1,579)	0,064 - 0,438	55 - 79% Jaguar	0 / - / 1	4 / - / 1
		0,439 - 1,450	80 - 99% Jaguar	2 / - / 0	15 / - / 3
> 1,450		> 99% Jaguar	0 / - / 0	25 / - / 6	

<sup>a</sup>. Rangos aproximados de probabilidad de pertenencia estimadas a partir de las probabilidades *a posteriori* calculadas por SPSS (Stockburger 1998; SPSS 2008).

<sup>b</sup>. A pesar de que la probabilidad del 50% determina el límite entre los grupos, se consideró que los valores alrededor del 50% presentan poca consistencia como para ser usados en la identificación de huellas de origen desconocido.



**Figura 3.4.** Distribución de los datos en función de la variable de mayor diferenciación (eje horizontal) y el modelo discriminante multivariado (eje y): a) A1; b) B1; y c) B2. La línea continua horizontal indica la división predicha por el modelo entre los grupos, mientras que las líneas discontinuas marcan la ubicación del centroide de cada grupo. Se presentan como ejemplo, huellas de especie desconocida recolectadas en el campo con su ubicación relativa respecto a cada grupo (rombos verdes).

**Tabla 3.5.** Descripción de las funciones discriminantes correspondientes a cada modelo y las mediciones necesarias para calcularlas.

Grupos	Modelo	Función discriminante <sup>a</sup>	Mediciones necesarias <sup>b</sup>
Félidos vs. cánidos	A1	$DS = 10,711 \times VarA1 + 1,563 \times VarA3 + 0,047 \times Angulo X - 16,126$	$a1, a3, b1i-b1iv$ y $Ángulo X$
Jaguars vs. pumas	B1	$DS = 5,412 \times VarB1 + 2,806 \times VarB2 + 10,865 \times VarB4 + 0,342 \times VarB5 - 8,936 \times VarB7 - 0,261 \times VarB8 - 0,942 \times VarB9 - 15,765$	$a1, a2, a4, a5, b1ii, b1iii, b2ii, b2iii, b3i$ to $b3iv, b4i$ to $b4iv, b5, c1$ y $c2$
	B2	$DS = 4,052 \times VarB2 + 7,710 \times VarB4 + 0,207 \times VarB5 - 3,525 \times VarB7 - 0,072 \times VarB8 - 1,672 \times VarB9 - 7,659$	$a1, a2, a4, a5, b1ii, b1iii, b2ii, b2iii, b3i$ to $b3iv, b4i$ to $b4iv, b5, c1$ y $c2$

<sup>a</sup>. Ver Recuadro 3.1 para la descripción de las variables.

<sup>b</sup>. Ver Figura 3.1 para la descripción de las mediciones.

Para diferenciar las huellas de puma de las de jaguar, se seleccionaron dos modelos (B1 y B2; Tabla 3.3). El modelo B1 fue generado a partir de todas las variables preseleccionadas, mientras que para el modelo B2 se exceptuaron aquellas variables relacionadas directamente con el tamaño de la huella.

El modelo B1 incluyó el ancho total de la almohadilla (*VarB1*) como referencia directa del tamaño de la huella, y para parametrizar el modelo sólo se utilizaron las huellas más grandes de puma (ancho de almohadilla:  $\bar{x} = 5,67$  cm; SD = 0,65 cm; rango: 4,99 - 7,46 cm;  $n = 23$ ) y las más pequeñas de jaguar (ancho de almohadilla:  $\bar{x} = 6,35$  cm; SD = 0,53 cm; rango: 4,99 - 7,02;  $n = 23$ ), mientras que las huellas excluidas fueron usadas en la validación. Este modelo incorporó 7 variables (19 mediciones, Tabla 3.5) y presentó una importante separación entre los grupos que se manifestó en su alta capacidad de identificación de huellas reflejado en los tres métodos de validación aplicados (Tabla 3.3). La aplicación del modelo no mostró errores de clasificación ni con los casos de entrenamiento ni con los casos excluidos e independientes, y la mayor parte de las huellas fueron clasificadas correctamente con probabilidades de pertenencia a su grupo >95% (ver Tabla 3.4 y Fig. 3.4.b).

El modelo B2 incorporó 6 variables independientes del tamaño (19 mediciones, Tabla 3.5) y tuvo un desempeño levemente inferior al modelo B1 tanto en la separación de los grupos como en las validaciones (Tabla 3.3). Una huella de jaguar y una huella de puma fueron clasificadas incorrectamente con media y alta probabilidad por este modelo (entre el 58 y el 95%, Tabla 3.4 y Fig. 3.4.c).

### **3.3.4. Claves de identificación de huellas**

Se construyeron tres claves de identificación, una para diferenciar huellas de cánidos y félidos, y otras dos para identificar huellas de pumas y jaguares, una de ellas considerando el tamaño de la huella y la otra independiente del tamaño. Estas claves utilizan las mismas variables que los modelos discriminantes completos (A1, B1 y B2; Recuadro 3.1), pero permiten incorporar las variables paso a paso para llegar a una identificación con altos niveles de confianza pero con un menor número de mediciones. Entre el 45 y el 96% de las huellas pudieron ser clasificadas por estas claves sin tener que aplicar los modelos discriminantes A1, B1 o B2, y en ninguno de los casos se presentaron errores en la clasificación de las huellas independientes. En caso de finalizar las claves sin obtener una identificación de la huella, con la incorporación de

entre una y 6 mediciones más se pueden aplicar los modelos discriminantes desarrollados en este capítulo.

### ***Clave 1: grandes cánidos versus grandes félidos***

La clave 1 (cánidos vs. félidos) utiliza variables categóricas en el primer paso y luego incorpora dos variables de las descritas en el Recuadro 3.1 en dos pasos siguientes. En total son necesarias 6 mediciones para completar la clave. El 79% de las huellas originales y el 80% de las huellas independientes, tanto de félidos como de cánidos, fueron identificadas aplicando esta clave.

#### ***CLAVE 1***

##### ***Paso A. Evaluación preliminar***

A1. Muchas huellas, todas o la mayoría de ellas con marcas de uñas y el frente de la almohadilla claramente redondeado: ***cánido***

A2. Muchas huellas, todas o la mayoría sin marcas de uñas y el frente de la almohadilla plano o cóncavo: ***félido***

A3. Pocas huellas: ***paso B***

##### ***Paso B. VarA1***

B1. Menor que 0,41: ***cánido***

B2. Mayor que 0,67: ***félido***

B3. Entre 0,41 y 0,67: ***paso C***

##### ***Paso C. Valor Discriminante (DS) = $12,532 \times VarA1 + 1,962 \times VarA3 - 12,458$***

C1. DS menor que -1,60: ***cánido***

C2. DS mayor que 0,01: ***félido***

C3. DS entre -1,60 y 0,01: ***usar el modelo discriminante A1***

### ***Clave 2: pumas versus jaguares (considerando el tamaño de la huella)***

La clave número 2 utiliza el ancho total de la almohadilla como primer paso, pero con un rango de valores exigente, representando más del 99% de probabilidad de pertenencia a cada grupo en el modelo discriminante que usa sólo esa variable. Cuatro variables incorporadas a lo largo de 4 pasos (13 mediciones) son necesarias para completar la clave. El 59% de las huellas originales fueron identificadas con esta clave, junto al 96% de las huellas excluidas por el tamaño y el 75% de las huellas independientes.



**CLAVE 2**

**Paso A. Ancho de la almohadilla**

- A1. Menor que 4,5 cm: *puma*
- A2. Mayor que 7,9 cm: *jaguar*
- A3. Entre 4,5 y 7,9 cm: *paso B*

**Paso B.  $DS = 6,528 \times VarB1 + 0,077 \times VarB8 - 14,627$**

- B1. DS menor que -2,40: *puma*,
- B2. DS mayor que 1,95: *jaguar*,
- B3. DS entre -2,40 y 1,93: *paso C*

**Paso C.  $DS = 5,890 \times VarB1 - 8,088 \times VarB7 + 0,024 \times VarB8 - 9,830$**

- C1. DS menor que -1,90: *puma*
- C2. DS mayor que 1,80: *jaguar*
- C3. DS entre -1,90 y 1,80: *paso D*

**Paso D.  $DS = 6,539 \times VarB1 + 10,222 \times VarB4 - 10,762 \times VarB7 - 0,039 \times VarB8 - 16,029$**

- D1. DS menor que -1,00: *puma*
- D2. DS mayor que 1,55: *jaguar*
- D3. DS entre -1,00 y 1,55: *usar modelo discriminante B1*

**Clave 3: Pumas versus jaguares (sin considerar el tamaño de la huella)**

Cuatro variables y 3 pasos son necesarios para completar la clave número 3 (17 mediciones). El 47% de las huellas originales y el 45% de las huellas independientes fueron diferenciadas por esta clave sin necesidad de aplicar el modelo discriminante completo.

**CLAVE 3**

**Paso A. Relación entre el área de la almohadilla y el área de la huella (VarB8 - Childs 1998)**

- A1. Menos del 24,5%: *puma*
- A2. Más del 50%: *jaguar*
- A3. Entre el 24,5 y el 50%: *paso B*

**Paso B.  $DS = 3,989 \times VarB7 - 0,094 \times VarB8 + 3,156 \times VarB9 - 2,142$**

- B1. DS mayor que 1,75: *puma*,
- B2. DS menor que -2,26: *jaguar*,
- B3. DS entre -2,26 y 1,75: *paso C*

**Paso C.  $DS = 7,885 \times VarB4 - 4,043 \times VarB7 + 0,077 \times VarB8 - 2,487 \times VarB9 - 4,477$**

- C1. DS menor que -1,40: *puma*
- C2. DS mayor que 1,50: *jaguar*
- C3. DS entre -1,40 y 1,50: *usar modelo discriminante B2*

### **3.4. Discusión**

#### **3.4.1. Los métodos existentes para identificar huellas de pumas y jaguares**

Si bien las condiciones dadas para identificar las huellas no eran las mismas que las que se encuentran en el campo, el ejercicio de identificación demostró que los caracteres cualitativos son útiles para la distinción de las huellas de los grupos que consideramos. Sin embargo, este ejercicio dejó también en evidencia la ambigüedad que existe en la aplicación de estos criterios, ya que, a pesar que todos los participantes fueron entrenados juntos en el uso de estos criterios, la variación encontrada entre las clasificaciones de los voluntarios fue aún mayor a la de una clasificación aleatoria (Fig. 3.2). El ejercicio incluyó personas de diferentes perfiles (biólogos, estudiantes, guardaparques, chacreros, etc.) y a pesar de que todos ellos por su trabajo tenían práctica de campo previa, no todos tenían la misma experiencia en el reconocimiento de huellas. La experiencia previa es probablemente la principal causa de la variabilidad encontrada en las identificaciones entre los voluntarios. Muchos autores han mencionado la relevancia de la experiencia en el reconocimiento de rastros (Wemmer *et al.* 1996; Stander *et al.* 1997; Childs 1998; Lynam 2002; Shaw *et al.* 2007; Evans *et al.* 2009). Sin embargo, muchas veces se asume que la gente que trabaja en el campo tiene habilidades para el reconocimiento de rastros y esto no siempre es cierto (Lynam 2002; pero ver Zuercher *et al.* 2003), lo que quedó demostrado en las bajas calificaciones que obtuvieron algunos de los voluntarios en el ejercicio de identificación. Esto remarca la importancia de entrenar al personal de campo en el reconocimiento de rastros y, cuando es posible, coleccionar la huella de alguna manera (molde de yeso, calco en acetato, fotografía, etc.) para que pueda ser evaluada con mayor detenimiento o identificada por métodos cuantitativos (Lynam 2002).

Los criterios cuantitativos descritos con anterioridad mostraron un alto porcentaje de error para clasificar nuestra colección de huellas. Tanto la técnica de Belden (1978) como la de Smallwood y Fitzhugh (1989) tuvieron altas tasas de error (más del 20%) al clasificar huellas de puma y perro. Lo mismo sucedió con el criterio de Aranda (1994) que clasificó de manera errónea a la mayor parte de los dedos de huellas de puma que evaluamos. El criterio de la relación entre el área de la almohadilla y la huella propuesto por Childs (1998) mostró mejores resultados para distinguir huellas traseras de jaguar y de puma. Sin embargo, sólo pudo ser evaluado con un número muy reducido de huellas

y no siempre es posible diferenciar claramente entre huellas traseras y delanteras (en especial cuando se encuentra sólo una huella). El ancho de la almohadilla de huellas traseras tuvo la misma limitación para ser validado y además es dependiente de la variación en tamaños en ambas especies en las diferentes regiones. Posiblemente, con rangos de ancho de almohadilla bien definidos para estas especies en una región determinada, este criterio pueda ser de utilidad como un método rápido de reconocimiento de campo a nivel local.

Una explicación posible de los altos porcentajes de error hallados puede ser debido a que en este caso incluí en mi análisis huellas de todo tipo (delanteras, traseras, izquierdas y derechas) y de diferentes calidades (buena y mala calidad de la huella, variados sustratos, distintos métodos de colecta, etc.). Los criterios mencionados fueron validados sólo con unas pocas huellas de origen conocido (zoológico) o principalmente con huellas colectadas en el campo (Tabla 3.2). Esto no sólo pudo significar problemas debido a una mala identificación de las huellas de campo (Lynam 2002; Sharma *et al.* 2003), sino que, en caso que las huellas hayan sido bien identificadas, pudo existir un sesgo hacia sólo tener en cuenta huellas que pudieran ser diferenciadas con facilidad en el terreno. A pesar de mostrar altas tasas de error, todos estos criterios cuantitativos descritos fueron preseleccionados como variables en las etapas preliminares del análisis multivariado y muchos de ellos fueron usados, directamente o con modificaciones, en las variables de los modelos discriminantes definitivos (Recuadro 3.1). Esto muestra que los rasgos representados por estos criterios fueron seleccionados acertadamente, a pesar de que los rangos descritos no mostraron ser útiles de manera univariada, por lo menos con las huellas analizadas.

Sólo dos de las variables categóricas mostraron ser útiles para diferenciar huellas de félidos y cánidos. Sin embargo, ninguna de ellas demostró ser un 100% efectiva y con algunas huellas fue difícil la determinación de las categorías con precisión. Smallwood y Fitzhugh (1989) llegaron a conclusiones similares en su análisis de huellas de pumas y perros. Al igual que estos autores, mis resultados muestran que la presencia/ausencia de las marcas de las uñas y la forma de la parte anterior de la almohadilla son las más útiles y efectivas para ser usadas.

### **3.4.2. Métodos de clasificación multivariados**

Todos los modelos multivariados descritos fueron muy efectivos para diferenciar los grupos analizados y la clasificación de casos independientes fue del  $\geq 95\%$  en todos

ellos (Tabla 3.4 y Fig. 3.4). El set de huellas usado para el entrenamiento y validación de los modelos presentaba una alta variedad de huellas, con huellas de machos y hembras, de cualquiera de las patas, de diferentes calidades y colectadas en sustratos muy diversos. Por lo tanto, la alta capacidad de discriminación presentada por los modelos sugiere que son lo suficientemente robustos como para ser aplicados en la clasificación de huellas de campo de origen desconocido.

Sin embargo, todos los modelos presentaron al menos un error en la validación cruzada y en algunos casos también en la clasificación de los casos originales. Esto enfatiza la importancia de tener en cuenta las probabilidades de pertenencia a cada grupo a la hora de aplicar los modelos en la clasificación de huellas desconocidas (Tabla 3.4). La mayoría de las huellas fueron clasificadas correctamente con probabilidades  $>90\%$ , y los errores principalmente ocurrieron con huellas clasificadas con probabilidades medias o bajas.

El modelo para diferenciar huellas de grandes cánidos de las de grandes félidos utiliza variables que son independientes del tamaño de la huella, por lo que su aplicación no debería tener limitaciones por la variación regional del tamaño que sufren tanto pumas como jaguares. Además, la buena performance mostrada por este modelo tanto para perros como para aguará guazú, hace posible pensar que el mismo modelo puede ser de utilidad para diferenciar las huellas de estos félidos de las de otras especies de cánidos. Realicé una evaluación preliminar, clasificando 6 huellas de coyote y 8 huellas de lobo gris obtenidas de guías de huellas de mamíferos norteamericanos (Childs 1998; Murie 1998; Paul y Gibson 2005; Reid 2006) y en todos los casos la clave de identificación y el modelo A1 clasificaron correctamente a estas huellas como cánidos (en la mayoría de los casos con probabilidad  $>95\%$ ). De todas maneras, son necesarias validaciones más completas para aplicar con mayor confianza este método en áreas donde estas especies de cánido habitan en simpatria con pumas y jaguares.

El ancho de la almohadilla fue seleccionado como la variable para representar el tamaño de la huella de pumas y jaguares en el modelo B1, medida sugerida por diversos autores debido a estar menos sujeta a las deformaciones de la huella (Fjelline y Mansfield 1988; Zielinski y Truex 1995; Childs 1998; Sharma *et al.* 2003). A través de la exclusión de las huellas con tamaños extremos, se logró reducir la importancia relativa de esta variable pero sin que dejara de estar representada en los modelos. Esto mejoró notablemente la capacidad de los modelos para clasificar las huellas que se encontraban en el rango de tamaños que se superponían entre los tamaños de las huellas de las dos

especies y la capacidad general de clasificación de los modelos. La huella de jaguar más pequeña clasificada fue de unos 4,99 cm de ancho de almohadilla, mientras que la huella más grande de puma registró unos 7,46 cm. Ambas huellas fueron clasificadas correctamente por el modelo B1. El modelo B2 utiliza una combinación similar de variables respecto al modelo B1, sin embargo la exclusión del ancho de la almohadilla disminuyó su capacidad predictiva (Tabla 3.3).

A pesar de la buena performance demostrada por los modelos, es importante reducir las posibilidades de errores en la clasificación, especialmente cuando se trata de registros de mucha importancia. Por esto, cuando la identificación de un rastro es de relevancia particular, como en el reporte de nuevas localidades para una especie o en los casos de conflictos de depredadores con humanos, es recomendable por lo menos tener dos huellas clasificadas con una probabilidad  $>80\%$  para llegar a conclusiones definitivas. También es importante que en caso de encontrar varias huellas, se midan y clasifiquen primero independientemente y no realizar un promedio entre todas las huellas (Zielinski y Truex 1995). El tipo de sustrato y la calidad de la huella también deben ser tenidos en cuenta a la hora de identificar la huella; resultados de clasificaciones de huellas de baja calidad deben ser interpretados con mayor cautela. Esto puede ayudar a evitar problemas si individuos de diferentes especies transitaron por el mismo lugar o si algunas huellas presentan grandes deformaciones. En este trabajo se incluyeron huellas delanteras y traseras de todas las especies y esto no representó una fuente de error de clasificación. Sin embargo, es común que incluso a gente con mucha experiencia en el campo se le presenten dudas ya que algunos individuos marcan huellas delanteras y traseras muy diferentes, en donde por lo general las huellas delanteras se parecen más a huellas de jaguar y las traseras a huellas de puma (Brown y Lopez Gonzalez 2001). Para reducir los posibles problemas que esto pueda traer, se sugiere que cuando se encuentra una serie de huellas y alguna presenta bajos valores de probabilidad, se clasifiquen la mayor cantidad de huellas posibles para ayudar a definir la especie a la que pertenece el rastro. Las variables y modelos de identificación desarrollados aquí pueden servir de base para elaborar métodos de clasificación más precisos que clasifiquen separado huellas delanteras y traseras para reducir este tipo de problemas. Esto demandaría de un mayor esfuerzo para obtener huellas confiables de origen conocido de patas delanteras y traseras de ambas especies.

Encuentro dos limitaciones principales a la aplicación de estos modelos. Primero, algunas medidas no son simples de tomar y demandan mucho tiempo, sobre todo si es

necesaria la digitalización de la huella, un proceso que además puede estar sujeto a la subjetividad de quien realiza este trabajo. En segundo término, la construcción de las variables y los cálculos de los valores discriminantes requieren de ciertas habilidades matemáticas. Sin embargo, las nuevas tecnologías y software disponible hacen cada vez más fácil la digitalización y el cálculo matemático. Con el uso de cámaras digitales o el escaneo de calcos de acetato, se hace muy sencillo pasar las huellas a un formato electrónico para almacenarlas y luego digitalizar su contorno. Sumado a esto, las claves de identificación simplifican las mediciones a tomar y en muchos casos la huella puede ser identificada con unas pocas mediciones. Además, para facilitar el cálculo matemático de las variables y funciones, elaboré una planilla de cálculo (en formato Excel) con todas las fórmulas cargadas de manera de que sólo se necesita ingresar los valores de las mediciones (ver Anexo digital 9.3). Esto no necesariamente convierte al sistema multivariado de clasificación en un método aplicable directamente en el campo, pero ayuda a reducir el tiempo y los recursos necesarios para llegar a una identificación de las huellas con altos niveles de confianza.

### **3.4.3. Identificación de huellas desconocidas**

Los caracteres cualitativos y categóricos son útiles para diferenciar huellas de pumas y jaguares, y también para diferenciar las huellas de estos grandes félidos con las de cánidos de gran tamaño. Además, la apreciación de características de las huellas en el terreno permite evaluar no sólo las características de las huellas individualmente, sino también muchas huellas en simultáneo y el patrón general del rastro (Childs 1998; Hoogsteijn 2007; Shaw *et al.* 2007). Sin embargo, estos caracteres en general son subjetivos y su efectividad muchas veces recae en impresiones de buena calidad y en la experiencia del observador (Zielinski y Truex 1995; Lynam 2002). No siempre es posible encontrar huellas de buena calidad o rastros completos con muchas huellas en diversas regiones, debido a las condiciones naturales del sustrato y el comportamiento o la abundancia de los animales (Lynam 2002; Sharma *et al.* 2003). Además, es difícil evaluar la habilidad de una persona en el reconocimiento de las huellas y para relevamientos en áreas amplias muchas veces es fundamental la participación de voluntarios o estudiantes con poca o ninguna experiencia en el reconocimiento de huellas (Smallwood y Fitzhugh 1995; Wydeven *et al.* 2004; Markovchick-Nicholls *et al.* 2008). Como discutiré en el siguiente capítulo, los relevamientos de especies de tipo

participativo constituyen una herramienta muy importante para el monitoreo de biodiversidad (Danielsen *et al.* 2005b; Bell *et al.* 2008; Danielsen *et al.* 2009).

El reconocimiento de rastros usando modelos discriminantes ha sido utilizado con éxito en diferentes especies, por ejemplo para diferenciar las huellas de la marta americana (*Martes americana*) de las de marta pescadora (*Martes pennanti*; Zielinski y Truex 1995), huellas de visón (*Mustela vison*) de las de la mofeta (*M. putorius*; Harrington *et al.* 2008); y las marcas de las garras del oso negro asiático (*Ursus thibetanus*) de las del oso malayo (*Helarctos malayanus*; Steinmetz y Garshelis 2008). También ha sido utilizado por ejemplo, para la discriminación de género a través de las huellas de tigre (*Panthera tigris*, Sharma *et al.* 2003). Siguiendo una metodología similar, desarrollé en este capítulo un método multivariado de reconocimiento de huellas de puma y jaguar que demostró ser muy robusto y permite resolver los problemas que se presentan con la diferenciación a través de características cualitativas y cuantitativas existentes.

Finalmente, para la aplicación de los modelos presento las siguientes recomendaciones:

1. Aplicar estos métodos con huellas de más de 4 cm. de ancho de almohadilla para evitar la confusión con las huellas de felinos o cánidos menores no evaluados.
2. Comenzar la identificación con las claves, que ayudarán a identificar las huellas con mayor rapidez usando el menor número de variables y cálculos.
3. Utilizar los modelos completos (Tabla 3.5) cuando las claves no llegan a una clasificación definitiva o existen dudas en los resultados. También se recomienda usar directamente los modelos cuando se trata de huellas de particular interés para el manejo o conservación.
4. Al usar los modelos completos, es importante comparar el valor discriminante final con los resultados de la Tabla 3.4 para tener una estimación de la probabilidad con la que la huella es clasificada y además ver los niveles de confianza en función de los errores allí reportados.
5. Usar el modelo B2 y la clave de identificación 3 en áreas donde los pumas pueden ser extremadamente grandes (almohadillas de un ancho de 7 cm o más) o los jaguares extremadamente pequeños (almohadillas con un ancho de 5,50 cm o menos), o en aquellos casos donde no se tiene referencia del tamaño de la huella (p. ej. fotografías tomadas sin escala).

La aplicación de estas recomendaciones, se ve facilitado por la planilla de identificación del Anexo digital 9.3.

#### **3.4.4. Aplicaciones del método**

El nuevo método de identificación de huellas que presento en este capítulo tiene cuatro aplicaciones principales en relación a la conservación y al manejo del puma y el jaguar. Primero, ayudará a utilizar las huellas de pumas y jaguares con mayor confianza para relevamientos a gran escala sin la necesidad de contar con la identificación por parte de expertos. Segundo, las huellas de estas especies tomarán más importancia como fuentes complementarias de información para la investigación y el manejo al ser identificadas con mayor seguridad. Tercero, el método puede servir de base para realizar pruebas y adaptarlo para identificar huellas de otras especies similares (como félidos y cánidos de menor tamaño o de otras regiones). Finalmente, las huellas muchas veces constituyen una de las principales evidencias que ayudan a identificar a los depredadores en conflictos con ataques a ganado o presencia de felinos en áreas pobladas. Las medidas de manejo suelen ser diferentes dependiendo del depredador y por esta razón la identificación de la especie en estos casos es de gran importancia (Hoogsteijn 2007). Este método brindará mayor respaldo para la identificación de evidencias en estos casos, facilitando la toma de decisiones en cuestiones de manejo.



## Capítulo IV. Una red participativa tri-nacional para el monitoreo de especies emblemáticas: el jaguar y el puma en el Bosque Atlántico del Alto Paraná<sup>7</sup>

### 4.1. Introducción

Como discutí en el capítulo anterior, la generación de información sobre la ecología y la historia natural de especies como el puma y el jaguar representa importantes retos. Los grandes carnívoros suelen ser nocturnos, generalmente viven en bajas densidades y utilizan grandes extensiones de territorio, dificultando las tareas de investigación (Karanth y Nichols 2002; Barea-Azcón *et al.* 2007; Karanth y Chellam 2009). A su vez, muchos de los grandes carnívoros del planeta se encuentren seriamente amenazados y su estudio se convierte en prioritario para tomar acciones de conservación y manejo (Nowell y Jackson 1996; Weber y Rabinowitz 1996; Cardillo *et al.* 2004; Karanth y Chellam 2009). Conocer dónde está presente una especie, es uno de los puntos de partida para establecer el estado de conservación de sus poblaciones. Estos datos son elementos básicos para estimar el tamaño poblacional, conocer las interacciones entre la especie y el ambiente, determinar la estructura poblacional y detectar áreas prioritarias o áreas de conflictos con humanos, entre otras aplicaciones (Wikramanayake *et al.* 1999; Karanth y Nichols 2002; Lynam 2002; Taber *et al.* 2002).

En los capítulos I y II describí la situación del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP), que constituye un paisaje altamente fragmentado y se encuentra entre los ambientes más amenazados del planeta (Myers *et al.* 2000). El jaguar y el puma son los

---

<sup>7</sup> El desarrollo y los resultados de este capítulo contribuyeron en las siguientes publicaciones:

- De Angelo, C.**, A. Paviolo, Y. Di Blanco y M. Di Bitetti. 2008. *Guía de huellas de los mamíferos de Misiones y otras áreas del Subtrópico de Argentina*. Ediciones del Subtrópico. San Miguel de Tucumán, Argentina. pp. 121.
- Haag, T., A. S. Santos, **C. De Angelo**, A. C. Srbeek-Araujo, D. Sana, R. G. Morato, F. M. Salzano y E. Eizirik. 2009. Development and testing of an optimized method for DNA-based identification of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) faecal samples for use in ecological and genetic studies. *Genetica* 136 (3):502-512. doi: 10.1007/s10709-008-9347-6.
- Haag, T., A. S. Santos, F. Valdez, D. Sana, L. Silveira, L. Cullen Jr, **C. De Angelo**, R. G. Morato, P. G. Crawshaw Jr., F. M. Salzano y E. Eizirik. 2009. Molecular tracking of jaguar melanism using faecal DNA. *Conservation Genetics* doi:10.1007/s10592-009-9933-x.
- De Angelo, C.**, A. Paviolo, D. Rode, L. Cullen Jr., D. Sana, K. C. Abreu, M. Xavier da Silva, A. S. Bertrand, T. Haag, F. Lima, A. Ricieri Rinaldi, M. Velázquez, F. Ramírez, S. Fernández, C. Corio, E. Hasson y M. S. Di Bitetti. A tri-national participatory network for monitoring “flagship species”: the jaguars and the pumas of the Upper Paraná Atlantic Forest. En preparación para *Biodiversity and Conservation*.

mayores carnívoros que habitan en la región. El puma es relativamente común, pero existen pocos estudios sobre esta especie en ambientes tropicales y subtropicales (Sunquist y Sunquist 2002; Kelly *et al.* 2008), y hasta el año 2002 se disponía de muy poca información sobre su ecología y distribución en el BAAP (Paviolo *et al.* 2009). Por otro lado, la población de jaguares del BAAP se encuentra en el límite sur de la distribución actual de la especie y dos regiones del BAAP fueron determinadas entre las áreas con mayor potencial de conservación de esta especie en la reunión de expertos en jaguares de 1999 (Unidades de Conservación de Jaguar N° 250 y 257, Fig. 1.6; Medellín *et al.* 2002; Sanderson *et al.* 2002c). Además, por su alta demanda de territorio y su necesidad de una importante base de presas, el jaguar fue usado como “especie paraguas” para diseñar las estrategias de conservación a nivel eco-regional en el BAAP (Fig. 1.5; Di Bitetti *et al.* 2003). Sin embargo, hasta el año 2002 existía muy poca información sobre la situación del jaguar en la región. Los datos de distribución del jaguar en el BAAP eran dispersos y poco actualizados (datos anteriores a 1999 recopilados en el trabajo de Sanderson *et al.* 2002c) y sólo existían evaluaciones puntuales para la región de los Parques Nacionales Iguazú y do Iguazu de Argentina y Brasil (Crawshaw Jr. 1995). Por ello, tanto las estrategias de conservación del jaguar como del BAAP establecieron como prioridades estudiar y monitorear la distribución y estado de las poblaciones de este felino en la región (Eizirik *et al.* 2002; Sanderson *et al.* 2002c; Taber *et al.* 2002; Di Bitetti *et al.* 2003).

Por las dificultades que implica el trabajo con los grandes carnívoros, diferentes autores recomiendan usar datos indirectos de su presencia para relevar y monitorear estas especies a escala regional (Nowell y Jackson 1996; Karanth y Nichols 2002; Fernández *et al.* 2003). Algunos trabajos han demostrado la utilidad de las encuestas a pobladores locales y los relevamientos de rastros e indicios, como métodos para determinar su distribución (Aranda 1996; Perovic y Herran 1998; McNab y Polisar 2002; Perovic 2002b; Altrichter *et al.* 2006; Monroy-Vilchis *et al.* 2008). En ambos casos, el mayor desafío se presenta para cubrir superficies muy extensas a lo largo del tiempo, ya que los recursos y el personal siempre son limitados (Karanth y Nichols 2002; Danielsen *et al.* 2005a). McNab y Polisar (2002), por ejemplo, utilizan un sistema participativo entrenando a referentes locales para relevar mediante encuestas la presencia del jaguar en grandes extensiones de la Selva Maya en México. La metodología participativa tiene un gran potencial para implementar monitoreos en regiones muy extensas y vinculados a programas de conservación (Danielsen *et al.* 2005a). El aporte de voluntarios locales

en la búsqueda de información permite, por un lado, multiplicar el esfuerzo tanto en el área a relevar como en el mantenimiento del monitoreo en el tiempo. Por el otro, los costos de estos monitoreos suelen ser relativamente bajos en comparación con estudios tradicionales y la participación de voluntarios locales favorece la vinculación de la gente en acciones de manejo y conservación, principalmente en los países en desarrollo (ej. integración de conocimientos, incentivo a la participación local en actividades de manejo y educación, mayor comunicación interinstitucional, etc.; Danielsen *et al.* 2003; Danielsen *et al.* 2005a; Drew y Henne 2006; Danielsen *et al.* 2007; Danielsen *et al.* 2009). Sin embargo, la participación voluntaria en estos países se ve frecuentemente limitada a encontrar métodos simples y de bajo costo, y requiere de elementos motivadores para el reclutamiento y el mantenimiento del programa de monitoreo (Danielsen *et al.* 2003; Danielsen *et al.* 2009).

Los grandes carnívoros son frecuentemente elegidos como especies “emblemáticas o bandera” para la búsqueda de fondos o educación ambiental en programas de conservación (Bowen-Jones y Entwistle 2002; Karanth y Chellam 2009). La percepción local de las “especies bandera” es reconocida como un elemento importante para lograr el apoyo a las tareas de conservación (Bowen-Jones y Entwistle 2002). El jaguar está estrechamente relacionado a la historia de los pueblos latinoamericanos y por ser el felino más grande de América, su imagen es muy representativa y se vincula directamente a la selva, la “silvestría” y la “fuerza de lo natural” (McNab y Polisar 2002; Miller y Rabinowitz 2002). Sin embargo, su imagen entre los pobladores locales muchas veces es controvertida debido a su tendencia a la depredación de ganado doméstico y al miedo natural que manifiestan los humanos con los grandes depredadores (Perovic 2002a; Conforti y Azevedo 2003; Altrichter *et al.* 2006; Hoogesteijn 2007). Esto ha cuestionado su utilidad como especie emblemática en algunas situaciones donde el apoyo de los sectores locales es necesario (Bowen-Jones y Entwistle 2002).

Argentina, Paraguay y Brasil son los tres países que comparten la ecorregión del BAAP, caracterizándolo con una amplia diversidad cultural (Di Bitetti *et al.* 2003; Holz y Placci 2003). Tanto el jaguar como el puma son perseguidos por cazadores y son protagonistas de conflictos con el ganado doméstico en los fragmentos del BAAP de las tres naciones (Crawshaw Jr. 2002; Schiaffino *et al.* 2002; Conforti y Azevedo 2003; Azevedo 2008). Sin embargo, el “tigre”, “yaguareté” o la “onça pintada” (según el nombre local en cada país) tiene una estrecha vinculación con la cultura regional, tanto en la histórica

convivencia de la especie con los nativos como en la actual imagen representativa del jaguar como ícono de la selva en pie. Por ello, la especie despierta gran interés en sectores muy diversos de la sociedad a cada lado de la frontera, principalmente en aquellas personas vinculados a la protección (guardaparques) o utilización del bosque nativo (obrajeros, propietarios de áreas con bosques, operarios turísticos, etc.), e incluso en algunos ganaderos interesados en solucionar los conflictos con esta especie (Schiaffino *et al.* 2002; Conforti y Azevedo 2003). En este capítulo, mi objetivo es utilizar a los grandes felinos, especialmente al jaguar, como “especies emblemáticas o bandera” para crear una red participativa de monitoreo de los grandes depredadores de la región, y, con la ayuda de ésta, obtener un mapa actualizado de la distribución del jaguar y del puma en el Bosque Atlántico del Alto Paraná.

## **4.2. Materiales y métodos**

### **4.2.1. Área de estudio**

Este trabajo fue realizado en la porción del Bosque Atlántico compartida por Argentina, Brasil y Paraguay, que constituye la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP). El área seleccionada cubre unos 276.843 km<sup>2</sup> que incluye los principales remanentes de selva de esta ecorregión (ver Fig. 2.1 en el Capítulo II y Anexo digital 9.1; Di Bitetti *et al.* 2003). Para más detalles sobre las características del BAAP y del área de estudio ver la descripción realizada en el Capítulo I y el análisis del Capítulo II.

### **4.2.2. Monitoreo participativo**

Los monitoreos del puma y el jaguar en el BAAP fueron desarrollados con dos procedimientos participativos. Por un lado, un sistema de monitoreo permanente con voluntarios locales que conformaron la Red de Monitoreo del Proyecto Yaguareté (RMPY). Esta Red centró sus tareas en la Provincia de Misiones en Argentina incluyendo las áreas protegidas cercanas de Brasil (Corredor Verde de Argentina-Brasil) y el este de Paraguay (Fig. 4.1). Por otro lado, trabajé en colaboración con grupos de investigación que realizan monitoreos locales en la región del Alto Paraná - Pontal do Paranapanema (APP), en el norte del BAAP en Brasil (Fig. 4.1).

### ***La Red de Monitoreo del Proyecto Yaguararé (RMPY)***

En octubre de 2002 con el apoyo y el auspicio de la Fundación Vida Silvestre Argentina organizamos el taller: “Uniendo esfuerzos para monitorear una población clave de jaguar en la Eco-región del Bosque Atlántico del Alto Paraná”, con la participación de 17 instituciones gubernamentales y no gubernamentales de Argentina y Brasil. En este taller se definieron las pautas básicas de la metodología para establecer la RMPY que describo a continuación, y se realizó el listado inicial de los potenciales participantes del monitoreo.

Los colaboradores contactados para conformar la RMPY fueron personas que en sus actividades cotidianas tuvieran posibilidades de coleccionar registros de presencia de grandes felinos. El contacto con los participantes fue realizado mediante visitas programadas, en donde se presentaban y discutían las características de las especies en cuestión, y los objetivos y la metodología del monitoreo. En estas reuniones, llamadas “talleres de coordinación de tareas”, se conformaron equipos de trabajo (grupos de voluntarios de un sitio) que fueron capacitados mediante demostraciones prácticas de recolección de muestras. El adiestramiento incluía el reconocimiento de las especies de interés y sus rastros, resaltando la importancia de la recolección de todo registro que pudiera pertenecer a un felino de gran tamaño (p. ej. huellas con almohadillas de más de 6 cm y heces de más de 2 cm de diámetro). Las características del taller se adecuaban a los diferentes públicos y situaciones particulares (presentación de Power Point, presentación con afiches, charla informal, salida de campo, etc.). En cada taller se proveía a los voluntarios de un equipo de recolección de muestras (“kit tigrero”), que constaba de un bolso con todos los materiales necesarios para coleccionar, almacenar y registrar la información, y una libreta de notas con los instructivos para la recolección de muestras y toma de registros.

### ***Recolección de muestras y registros***

Los voluntarios fueron capacitados para coleccionar y almacenar huellas, heces, restos de pieles y tejidos, y registrar avistajes, casos de depredación de ganado doméstico y eventos de pumas o jaguares muertos (cazados, atropellados, etc.). Las huellas se recolectaron a través de moldes de yeso (para este protocolo ver De Angelo *et al.* 2008), y en fichas prediseñadas y numeradas se completaban los datos correspondientes (localización, colector, tipo de ambiente donde el registro fue obtenido, observaciones). Las heces se coleccionaron con guantes descartables y se colocaron en bolsas de papel

rotuladas y cerradas para evitar la contaminación entre muestras. Luego se dejaron en lugares aireados o al sol para lograr un rápido secado, y una vez secas se colocaron en bolsas herméticas tipo Ziploc® con sílica gel, hasta que fueran trasladadas a su destino final de almacenamiento (Amato y Lenn 2002). Los avistajes de pumas y jaguares fueron registrados en libretas de campo o en fichas diseñadas para esta función. Los casos de depredación de ganado doméstico se registraron por los voluntarios en las libretas o a través de las denuncias y constataciones del Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo de la Provincia de Misiones (MERNRyT) o la Administración de Parques Nacionales (APN) en Argentina. La información sobre pumas o jaguares cazados se registraron del mismo modo o en entrevistas realizadas a informantes clave de la red de voluntarios. Restos de pelos y pieles secas de estas especies se colocaron en bolsas de papel rotuladas y cerradas, y los tejidos frescos se conservaron en alcohol 70% (Amato y Lenn 2002).

En algunas regiones existían metodologías o programas particulares de relevamiento de información. En el Parque Nacional do Iguazu (Brasil), tanto su personal técnico como investigadores independientes colaboraban con la RMPY pero dentro de sus propios programas de recolección de información<sup>8</sup>, y de modo similar se realizó esta tarea junto a la Fundación Moisés Bertoni en Paraguay<sup>9</sup>. También fueron incorporados a los registros de la RMPY los datos de presencia provenientes de relevamientos de trampas-cámara dentro del marco de este Proyecto, en diferentes regiones de la Provincia de Misiones (Paviolo *et al.* 2008; Paviolo *et al.* 2009).

### ***Coordinación y mantenimiento de la red participativa***

El funcionamiento de la RMPY se fue reformando a medida que la red fue creciendo y de acuerdo a las posibilidades de coordinación. Cada equipo de trabajo fue visitado o contactado cada dos o tres meses, dependiendo la accesibilidad del lugar, las facilidades para comunicarse y las necesidades del equipo. Los voluntarios aportaban el material colectado y el coordinador reponía los materiales y realizaba algún tipo de capacitación si era necesario. Periódicamente, se distribuyeron boletines con los avances del Proyecto y con la información generada. La coordinación de la RMPY estuvo principalmente a mi cargo durante todo el monitoreo, con la estrecha cooperación del biólogo Agustín Paviolo, y durante el año 2007 colaboraron dos asistentes en esta tarea.

---

<sup>8</sup> ver: <http://reservabrasil.org.br/EN/ENannesophie.html> y [www.icmbio.gov.br](http://www.icmbio.gov.br).

<sup>9</sup> ver: [www.mbertoni.org.py/donde\\_trabajamos/mbaracayu/proyectos.php](http://www.mbertoni.org.py/donde_trabajamos/mbaracayu/proyectos.php).

Anualmente realizamos talleres de actualización de uno o dos días en donde los voluntarios se informaban sobre las actividades realizadas.

### ***Integración de información con los grupos de investigación del Alto Paraná-Pontal do Paranapanema (APP)***

En reuniones de especialistas y mediante contactos entre los miembros de diferentes grupos de trabajo, iniciamos una colaboración con grupos de investigadores de la región del Alto Paraná y el Pontal do Paranapanema de Brasil (APP). Los datos de estas regiones provienen de animales seguidos con telemetría, trampas-cámara, recolección de huellas, heces y datos de animales muertos, etc. recolectados en programas de investigación locales (ver Abreu *et al.* 2004; Cullen Jr *et al.* 2005a; Cullen Jr. 2006; Abreu *et al.* 2009; [www.procarnivoros.org.br/aco.es.php](http://www.procarnivoros.org.br/aco.es.php); [www.ipe.org.br/html/programas\\_pontal\\_detetives.htm](http://www.ipe.org.br/html/programas_pontal_detetives.htm)).

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

Como los datos colectados provenían de fuentes muy diversas, primero se seleccionaron los registros, separando aquellos de identificación dudosa, con información imprecisa de localización, o con evidencia de pertenecer a otras especies que no eran de interés (p. ej. perro doméstico).

Los moldes de yeso de huellas fueron lavados y fotografiados con una escala de referencia para pasarlos al formato digital. Las fotografías de huellas y moldes fueron corregidos con editores de imágenes para obtener una mejor definición del contorno de la huella, y se utilizó el protocolo de digitalización y análisis descrito en el Capítulo III para la identificación de especies (ver mediciones promedio y datos sobre la identificación en Tablas 9.4, 9.5 y 9.6 en los apéndices).

De las heces bien conservadas se separó una porción en tubos tipo Falcon® de 15 ml con sílica gel para su almacenamiento hasta el momento del análisis de laboratorio. El proceso de extracción y análisis de ADN fue llevado a cabo en dos laboratorios siguiendo la misma metodología: el Laboratorio de Evolución de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (FCEyN/UBA), y el Laboratório de Biologia Genômica y Molecular de la Facultad de Biociencias de la Pontificia Universidad Católica de Río Grande do Sul (PUCRS), Brasil. La extracción de ADN fue realizada utilizando kits comerciales y los protocolos recomendados por los fabricantes: QIAamp DNA Stool Mini Kit (Qiagen®) y Puregene DNA Purification Kit

(Gentra®). El ADN extraído fue amplificado mediante la reacción en cadena de polimerasa (PCR). Los cebadores utilizados para esta etapa fueron los desarrollados y probados en un trabajo conjunto con el equipo del Laboratorio de la PUCRS (Haag *et al.* 2009a). Se utilizaron los cebadores ATP6-DR1 (5'-CCAGTATTTGTTTTGATGTTAGTTG-3') y ATP6-DF2 (5'-ATGAACGAAAATCTATTCGC-3') para la amplificación de una porción de 176 pares de bases de ADN mitocondrial de carnívoros, que codifica para la subunidad 6 de la ATP sintetasa (Haag *et al.* 2009a). El volumen final de la reacción de PCR fue de 20ul, conteniendo 1x de buffer de PCR (Invitrogen®), 2,0-2,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 200uM dNTPs, 0,2uM de cada cebador, 0,5 unidades de *Taq* ADN polimerasa (Invitrogen®) o Platinum *Taq* ADN polimerasa (Invitrogen®) y 1 a 6 ul del ADN extraído. Las condiciones de la reacción fueron: 10 ciclos (“Touchdown”) de 94°C por 45s, 60-51°C por 45s, 72°C por 1,5 min, seguido de 30 ciclos de 94°C por 45s, 50°C por 45s, 72°C por 1,5 min, una extensión final a 72°C por 3 min. Los productos de PCR fueron visualizados en gel de agarosa al 1%, purificados y luego secuenciados con DYEnamic ET Dye Terminator Sequencing Kit en un secuenciador automático MegaBACE 1000 (GE Healthcare®) en los laboratorios de Brasil, y con BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems®) en un secuenciador Hitachi ABI3130xl Genetic Analyzer en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires. Una vez que la técnica fue puesta a punto, sólo se secuenció una de las cadenas de ADN amplificadas, usando el cebador ATP6-DF2 (Haag *et al.* 2009a). Las secuencias resultantes fueron alineadas usando la función “ClustalW” del programa MEGA 3.1 (Kumar *et al.* 2004) y comparadas con secuencias conocidas de ADN extraído de animales de zoológico y con secuencias de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Utilicé las funciones de análisis filogenético de MEGA (UPGMA y “Neighbor-Joining”, usando 1000 réplicas “bootstrap”) para asociar las secuencias de las muestras de campo con las secuencias de especies conocidas.

Los datos de avistajes de pumas y jaguares y los casos de depredación de ganado doméstico fueron categorizados según la confiabilidad de la fuente del dato y las posibilidades de constatación (*alta*: detectado directamente por un informante confiable o con algún tipo de evidencia física; *media*: dato aportado por un informante confiable pero de manera indirecta y sin evidencias físicas; *baja*: fuente poco confiable o difícil de constatar). Los registros de baja confiabilidad no fueron tenidos en cuenta en los análisis siguientes, mientras que los de confiabilidad media sólo se consideraron si



correspondían a regiones con evidencias cercanas de la presencia de la especie (huellas, heces u otros registros identificados con precisión). Los colaboradores también recolectaron datos de otras especies y registros de años anteriores que fueron incluidos en la base de datos.

### ***Posicionamiento geográfico***

Todos los datos fueron mapeados con la información provista por el colaborador sobre la localización y tipo de ambiente, e incorporados en un sistema de información geográfica. Se usaron como soporte, mapas de rutas y caminos, cartografía de los Institutos Geográficos de Argentina y Paraguay, imágenes de satélite de las diferentes regiones, etc. Los datos fueron cargados en categorías de acuerdo a la precisión con las que se los podía localizar teniendo en cuenta la escala de trabajo: Exacto: datos que contaban con información certera de la localización (punto de GPS o kilometraje en un camino por ejemplo); Preciso: datos que contaban con referencias suficientes como para ser ubicados con un error relativamente bajo (menos de 1 km); Poco preciso: datos que contaban con información vaga que fueron ubicados con un error estimado de más de 1 km y que no fueron usados en los análisis siguientes.

### ***Elaboración de mapas de distribución***

Los registros colectados (incluyendo ubicación de los equipos, registros incompletos o no identificados y de otras especies que no fueran puma y jaguar) se utilizaron para obtener una estimación relativa del esfuerzo de muestreo realizado en las diferentes regiones (Jiménez-Valverde y Lobo 2006; Romo *et al.* 2006; Hortal *et al.* 2007; Lobo 2008). Para esto utilicé la herramienta “Kernel Density Estimator” de Hawth's Analysis Tools (Bayer 2004), que permite estimar el contorno de las regiones con mayores densidades de localizaciones (Worton 1989). Finalmente, los datos de presencia correctamente identificados (provenientes del análisis de las huellas y de las heces, de avistajes, etc.) y posicionados (datos “exactos” y “precisos”), se utilizaron para generar los mapas de puntos de presencia de puma y jaguar para toda el área de estudio.

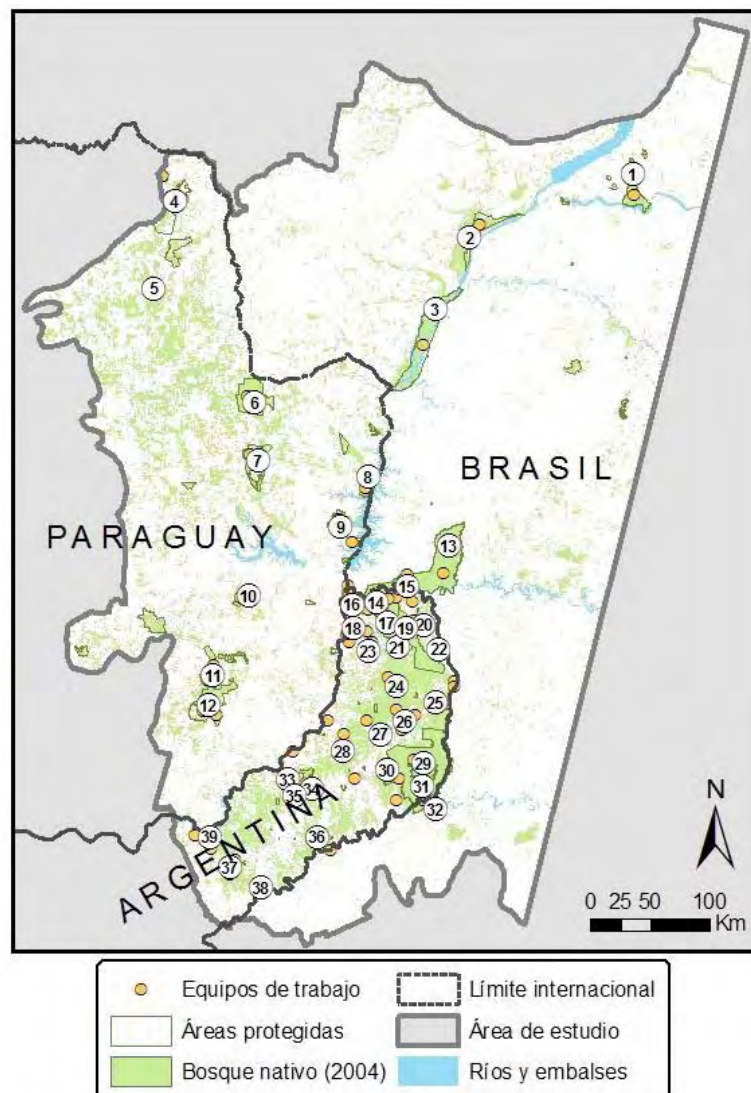
### **4.3. Resultados**

#### **4.3.1. Monitoreo participativo de los grandes depredadores**

Entre julio de 2002 y julio de 2008 desarrollamos 70 talleres de coordinación de tareas para sumar voluntarios y conformar la RMPY. A estos talleres, se sumaron los contactos e intercambio de información con los investigadores del APP brasileño. Este esfuerzo resultó en más de 300 personas nucleadas en 130 equipos de trabajo que participaron de este monitoreo. Alrededor de 100 colaboradores mantuvieron una actividad permanente en las principales áreas relevadas (Tabla 4.1, Fig. 4.1, Fig. 9.4 y 9.5 de los anexos). Los colaboradores de la RMPY en su mayoría estuvieron representados por guardaparques provinciales, nacionales y de reservas privadas, pero también un importante número de biólogos, ingenieros forestales, miembros de fuerzas de seguridad y chacreros. En total, en la RMPY participaron voluntarios de unas 40 instituciones diferentes (Dependencias Gubernamentales Nacionales y Provinciales/Estatales, Organizaciones No Gubernamentales y Empresas Privadas) y también se vincularon numerosas personas independientes (chacreros, estudiantes, etc.). Elaboramos y distribuimos entre los colaboradores 7 boletines (ver Anexos digitales 9.4.a al 9.4.g), en donde comunicamos los avances del Proyecto, y además se les acercó a los voluntarios diversos tipos de materiales informativos. Entre ellas, tradujimos y simplificamos publicaciones científicas generadas por el Proyecto para hacerlas accesibles a todos los colaboradores. Diseñamos y distribuimos además, una guía de identificación de huellas de mamíferos de la región (De Angelo *et al.* 2008) y planillas de registros de fauna, para fomentar el interés de los colaboradores para realizar recorridas. Realizamos 4 talleres de actualización con los colaboradores con la participación, en cada uno de ellos, de entre 60 y 90 voluntarios provenientes de los tres países (Octubre 2002, Diciembre 2003, Octubre 2005 y Mayo 2007). Allí se presentaron los resultados alcanzados, se capacitó a los voluntarios en tareas específicas y se coordinaron mejoras en las metodologías de recolección de datos. Además, fueron instancias de discusión de temas de manejo y conservación de las especies de interés.

**Tabla 4.1.** Listado de las principales áreas cubiertas por equipos de colaboradores entre 2002 y 2008 que sirven de referencia a la Fig. 4.1. Se detallan las áreas correspondientes al monitoreo del Alto Paraná-Pontal do Paranapanema (APP) y a la Red de Monitoreo del Proyecto Yaguareté (RMPY), como el país al que pertenece cada región.

Nº	Área relevada	Nº	Área relevada
1	Morro do Diabo – APP – Brasil	21	Los Palmitos – RMPY – Argentina
2	Ivinhema – APP – Brasil	22	San Antonio – RMPY – Argentina
3	Ilha Grande – APP – Brasil	23	Aguara-í Miní – RMPY – Argentina
4	Cerro Corá – RMPY – Paraguay	24	Ozorco / Pozo Azul – RMPY – Argentina
5	Kai Ragüé – RMPY – Paraguay	25	Piñalito Sur – RMPY – Argentina
6	Mbaracayú – RMPY – Paraguay	26	San Pedro – RMPY – Argentina
7	Morombí – RMPY – Paraguay	27	Yaguarundí – RMPY – Argentina
8	Limoy – RMPY – Paraguay	28	Montecarlo / San Vicente – RMPY – Argentina
9	Itabó – RMPY – Paraguay	29	Esmeralda / Yabotí – RMPY – Argentina
10	Ypetí – RMPY – Paraguay	30	Caa Jarí / Guaraní / Papel Misionero – RMPY – Argentina
11	Tapytá – RMPY – Paraguay	31	Moconá – RMPY – Argentina
12	San Rafael – RMPY – Paraguay	32	Turvo – RMPY – Brasil
13	Iguaçu – RMPY – Brasil	33	Cuña Pirú / Ruiz de Montoya – RMPY – Argentina
14	Iguazú – RMPY – Argentina	34	Salto Encantado – RMPY – Argentina
15	Yacutinga / Andresito – RMPY – Argentina	35	Reserva Universidad de La Plata – RMPY – Argentina
16	Puerto Península – RMPY – Argentina	36	Alba Posse / Acaraguá / San Ramón – RMPY – Argentina
17	San Jorge – RMPY – Argentina	37	Taranco / Cerro Azul – RMPY – Argentina
18	Bosetti / Lago Urugua-í – RMPY – Argentina	38	San Javier / Costa del Uruguay – RMPY – Argentina
19	Urugua-í – RMPY – Argentina	39	Posadas / Región Misiones sur – RMPY – Argentina
20	Foerster – RMPY – Argentina		

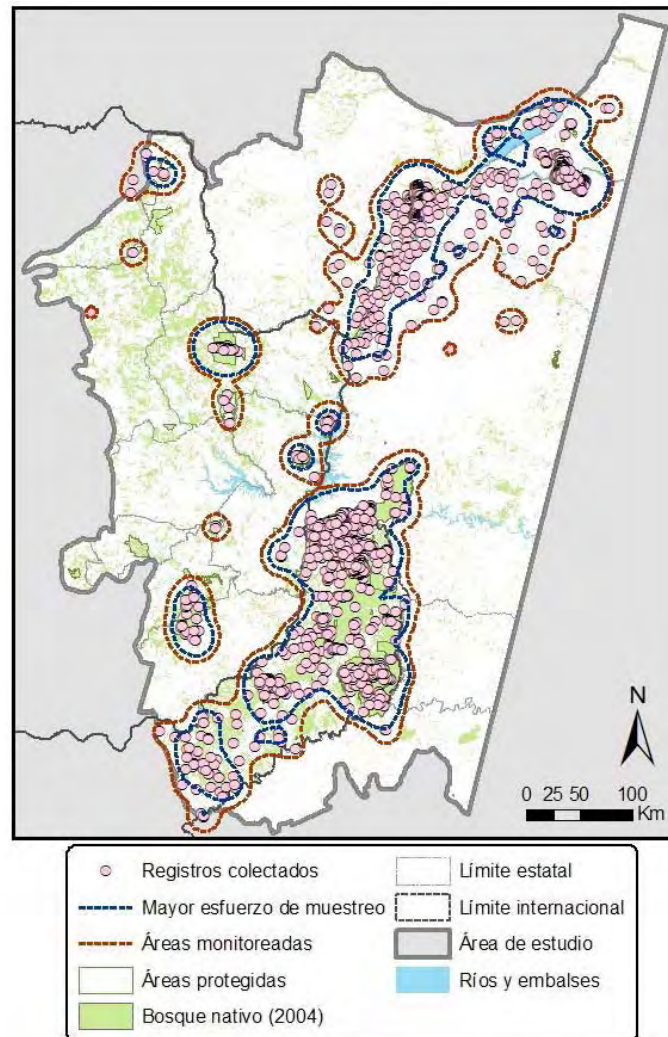


**Figura 4.1.** Distribución de los equipos de trabajo del monitoreo participativo en el área de estudio (círculos naranjas). Los números representan las principales áreas relevadas por estos equipos que se listan en la Tabla 4.1. Ver más detalles sobre las regiones y áreas protegidas en el Anexo digital 9.1.

Se recolectaron en total 2666 registros, de los cuales un 35% fueron datos colectados en el APP y el resto correspondió a material recolectado por la RMPY (444 registros de huellas y 656 muestras de heces, sumado a 637 datos de avistajes, casos de depredación y muestras de tejidos, etc.). La mayor parte de los datos correspondieron a registros de felinos, y específicamente el 61,4% fueron registros identificados con precisión como de puma o jaguar (Tabla 4.2). Un 15% de los datos aún están en proceso de identificación (heces), y el porcentaje restante correspondió a registros históricos, datos de otras especies de interés, registros poco confiables o muestras sin posibilidades de ser identificadas. El área total relevada se estimó en unos 92.890 km<sup>2</sup> (Kernel 99%, *h*

=13000 m), mientras que las áreas relevadas con mayor intensidad suman 54.181 km<sup>2</sup> (mayor densidad de registros, Kernel 95%,  $h = 13000$  m).

El área total relevada abarca el 93,8% de las áreas protegidas y el 53,4% del bosque nativo remanente en el área de estudio, incluyendo 9 de los 10 fragmentos mayores a 500 km<sup>2</sup>. De esta superficie, el 58% fue monitoreado por la RMPY y el 42% restante por los investigadores del APP (Fig. 4.2).



**Figura 4.2.** Total de datos recolectados la red participativa de monitoreo entre 2002 y 2008. La línea roja detalla la región donde se concentraron los registros y colaboradores (método de Kernel, 99%,  $h = 13000$  m) y la línea azul el área relevada con mayor esfuerzo (mayor densidad de registros; Kernel, 95%,  $h = 13000$  m).

#### 4.3.2. Distribución del puma y el jaguar en el BAAP

Los registros de puma fueron más abundantes que los de jaguar en toda la región. Los datos procedentes de las huellas fueron el tipo de dato más común de los obtenidos para

las dos especies por la RMPY (Tabla 4.2 y Tabla 9.4). Si bien se colectó un número mayor de heces que de huellas, de las 130 heces de las que extrajo ADN, sólo un 37% pudieron ser identificadas a nivel de especie por las técnicas moleculares. De éstas, 37 heces fueron identificadas como puma o jaguar (Tabla 4.2), mientras que 9 correspondieron al ocelote (*Leopardus pardalis*) y dos a perro doméstico (ver Fig. 9.1 en los apéndices).

Del total del registros de identificados para los dos grandes felinos ( $n = 976$ ), un tercio (35%) correspondieron al jaguar ( $n = 342$ , Tabla 4.2). La frecuencia de datos de puma y jaguar no fue independiente del tipo de registro obtenido (test de independencia,  $\chi^2=15,119$ ,  $gl = 970$ ,  $p = 0,01$ ). Los registros de jaguar fueron menos frecuentes para las categorías “Conflictos” y para los datos aportados por investigadores de la región del APP (Tabla 4.2). Sin embargo, al considerar sólo los datos obtenidos por la RMPY, no hubo interacción entre el tipo de registro y la especie registrada ( $\chi^2=2,977$ ,  $gl = 744$ ,  $p = 0,562$ ).

**Tabla 4.2.** Registros confirmados de presencia de puma y jaguar en el BAAP entre julio de 2002 y julio de 2008 ordenados según el tipo de registro.

Especie	Red de Monitoreo Proyecto Yaguareté (RMPY)					Datos APP <sup>b</sup>	TOTAL
	Huellas	Heces	Avistajes	Conflictos	Otros <sup>a</sup>		
<i>Puma</i>	235	25	50	19	136	169	634
<i>Jaguar</i>	150	12	33	6	83	58	342

<sup>a</sup> Incluye material de pelos y tejidos, datos de trampas-cámara, animales muertos y otro tipo de registros.

<sup>b</sup> Datos provenientes de relevamientos de investigadores de la región del APP incluyendo diferentes tipos de registros. Entre ellos se cuentan la cantidad de animales con radio-collar (1 puma y 10 jaguares monitoreados; Cullen Jr. 2006).

Los registros de puma se presentaron a lo largo de toda el área relevada, con excepción de aquellas regiones con pequeñas porciones de bosque y mayor proporción de actividades intensivas o urbanizadas (Fig. 4.3.b). Los registros de jaguar, en cambio, se concentraron en el Corredor Verde de Argentina-Brasil y en los fragmentos boscosos de mayor tamaño de Brasil y Paraguay (Fig. 4.3; Anexo digital 9.1). En Brasil, los registros de jaguar se corresponden principalmente con áreas protegidas, como el Parque Estadual Morro do Diabo y las áreas circundantes, el Parque Estadual Ivinhema, el Parque Nacional Ilha Grande, la Reserva Biológica das Perobas, el Parque Nacional do Iguaçu y el Parque Estadual do Turvo (Fig. 4.1 y 4.3; Anexo digital 9.1).



Fig. 4.3.a)

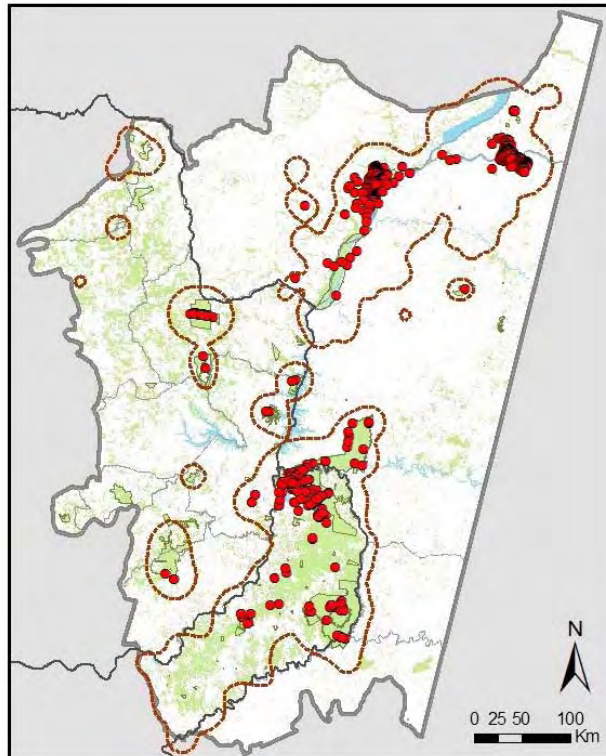
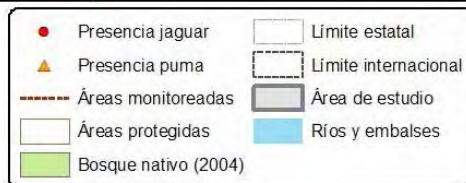
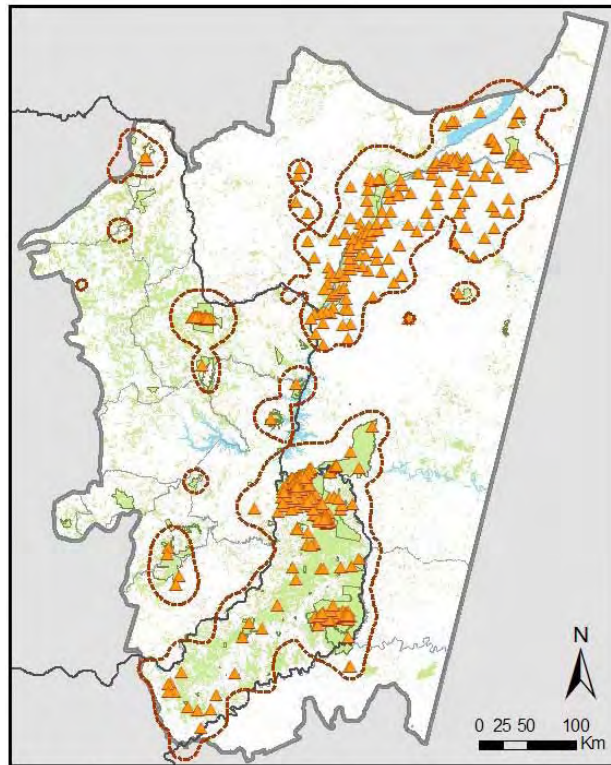


Fig. 4.3.b)



**Figura 4.3.** Registros de presencia de jaguar (a) y de puma (b) entre julio de 2002 y julio de 2008 en el Bosque Atlántico del Alto Paraná.

En Paraguay la presencia del jaguar también estuvo asociada a áreas protegidas, como la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, la Reserva Privada Morombí, los Refugios Biológicos Limoy e Itabó (de Itaipú Binacional) y la Reserva de Recursos Manejados San Rafael hacia el sur. Sin embargo, no se confirmó la presencia del jaguar para las áreas protegidas del extremo norte del BAAP paraguayo, donde sí fue registrado el puma (Parque Nacional Cerro Corá entre otras, Fig. 4.1 y 4.3; Anexo digital 9.1). La zona con mayor cobertura de bosque que fue poco relevada por la RMPY corresponde al este del Departamento de San Pedro, sur de Amambay y oeste de Canindeyú en Paraguay (Fig. 2.1.b y 4.2.a; Anexo digital 9.1), en donde posiblemente se encuentran presentes ambas especies, pero sólo se obtuvieron datos de confiabilidad media o con localización imprecisa. Los fragmentos boscosos del sur del estado de Paraná y noroeste de Río Grande do Sul en Brasil y la región del Reserva de Recursos Manejados Yvytyrusu y el Parque Nacional Caaguazú en Paraguay, tampoco contaron con colaboradores, pero obtuvimos registros informales de presencia de pumas y felinos más pequeños en esas regiones (Anexo digital 9.1).

En el Parque Estadual do Turvo en Brasil (S27°10'14,6" - W53°51'4,9") y el Parque Provincial Moconá en Argentina (S27°9'33,4" - W53°53'28,7"), se obtuvieron los registros más australes para la distribución del jaguar en toda el área de estudio (Fig. 4.3.a), seguidos por los registros de la porción sur del Parque Provincial Salto Encantado y Valle del Cuña Pirú en el centro de la Provincia de Misiones (S27°2'37,9" - W54°52'54,0"). El puma fue registrado en diferentes regiones más al sur de estas localizaciones dentro del área de estudio, incluyendo el sur de la Provincia de Misiones en Argentina y el oeste de Río Grande do Sul en Brasil (Fig. 4.3).

## **4.4. Discusión**

### **4.4.1. Persistencia de los grandes felinos del BAAP**

El monitoreo participativo permitió obtener y compilar información actualizada sobre el patrón de distribución del puma y el jaguar en el BAAP. Las áreas relevadas cubrieron la mayor parte de las regiones con potencial presencia de estos felinos (fragmentos de bosque y áreas protegidas), y el mantenimiento de un monitoreo en el tiempo permitió obtener registros en áreas donde ambas especies se consideraban raras o desaparecidas.

El puma fue detectado en la mayor parte de los remanentes boscosos dentro del área relevada, incluyendo regiones donde el jaguar no fue registrado. Este felino es el



mamífero terrestre con distribución más amplia del Continente Americano y habita naturalmente en ambientes sumamente diversos (Currier 1983; Sunquist y Sunquist 2002). Su rango de distribución como especie se retrajo en las áreas con mayor presión humana (pampa argentina o región centro-este de los Estados Unidos por ejemplo; Sunquist y Sunquist 2002), pero aún permanece en gran parte de su rango histórico de presencia (Sunquist y Sunquist 2002; Shaw *et al.* 2007). No está documentada la presencia y abundancia histórica del puma en el BAAP, pero se asume que era una especie de distribución continua en la ecorregión (Villalba y Yanosky 2000; Parera 2002). Neris *et al.* (2002) indican que en el oriente paraguayo el puma para el año 2002 ya se encontraba en retracción principalmente en la región sur, donde mediante la RMPY obtuvimos pocos registros, al igual que en las demás regiones del BAAP cercanas a las áreas pobladas o de mayor uso intensivo (Fig. 4.3.b).

Diferentes autores sugieren que históricamente la abundancia del puma era menor a la del jaguar en este ambiente (Crespo 1982; Crawshaw Jr. 1995). Sin embargo, recientemente Paviolo *et al.* (2009) encontraron que, a pesar de verse afectado por una presión de cacería similar a la que sufre el jaguar, el puma en la actualidad es entre 1,4 a 7 veces más abundante que el otro gran depredador en diferentes regiones de la Provincia de Misiones. La distribución más amplia del puma en el BAAP y su mayor abundancia en el presente, pueden explicar la mayor cantidad de registros de puma obtenidos tanto por la RMPY como en el APP (Tabla 4.2).

El jaguar parece estar restringido a las áreas con mayor cobertura de bosque nativo del BAAP, aunque la ausencia de jaguares en el sur de Misiones (donde aún persisten fragmentos importantes de bosque) y su presencia en algunos pequeños fragmentos de Brasil y Paraguay, sugieren que otros factores son determinantes para su permanencia, como discutiré en los capítulos siguientes. El retroceso en la distribución del jaguar ha sido un patrón común descrito para la especie a nivel continental, en donde se estima que ocupa un 61% de su distribución original (Sanderson *et al.* 2002c; Zeller 2007). Incluso en Brasil, donde se concentra cerca del 50% del rango actual de la especie, se ha documentado una retracción importante del área ocupada por el jaguar asociada a la pérdida del hábitat (Tôrres *et al.* 2008). En el Bosque Atlántico de Brasil, Mazzolli (2009) describe una retracción de los jaguares en sentido sur a norte en la región costera, en donde sólo 3 pequeñas poblaciones remanentes fueron descritas para 1999 (Eizirik *et al.* 2002; Leite *et al.* 2002). En la porción mediterránea del Bosque Atlántico

brasileño (el BAAP), el jaguar persiste sólo en las áreas protegidas del APP, y en las porciones de bosque que limitan con Argentina (Fig. 4.3.a).

En Paraguay se estima que la distribución del jaguar era continua en gran parte del país, y actualmente aún se encuentran importantes poblaciones de la especie en el Chaco Paraguayo (Villalba y Yanosky 2000; Neris *et al.* 2002; Sanderson *et al.* 2002c; Sunquist y Sunquist 2002). Para el año 2002, la mayor parte de las áreas detectadas con presencia de jaguar en el oriente de este país se encontraban en retracción (Neris *et al.* 2002). Los datos recolectados por la RMPY indican que actualmente los jaguares persisten en al menos 6 áreas (Fig. 4.3.a). La localización más austral de jaguares en Paraguay registrada por la RMPY fue en el sur de la Reserva de Recursos Manejados San Rafael (S26°38'13,7"-W55°39'42,1"), donde la especie recién fue detectada en el año 2005 recién después de dos años de monitoreo. Esto podría indicar que la especie en San Rafael es escasa, y que medidas urgentes de protección serían indispensables para mantener esta población en el tiempo, a pesar de que la superficie de bosque en esta región aún es importante (más de 590 km<sup>2</sup>). Otros fragmentos del BAAP paraguayo donde fue registrado el jaguar fueron en pequeñas porciones de bosque sobre el límite con Argentina, en las costas del lago de Itaipú (en las dos mayores reservas compensatorias), en la Reserva Privada Morombí y en la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú (Fig.4.3.a; ver Anexo digital 9.1). En los Departamentos de Canindeyú y San Pedro (ver Anexo digital 9.1), existen fragmentos importantes de bosque nativo que de contener jaguares podrían constituir el nexo con poblaciones de jaguar de otras ecorregiones como el Cerrado y el Chaco Húmedo (Fig. 1.4). Mediante la RMPY obtuvimos algunos datos de localización imprecisa o confiabilidad intermedia en esta región y el jaguar está en el listado de especies relevadas en algunas reservas de la zona como la Reserva Privada Kai Ragüé (Bartrina *et al.* 2004). Además, detectamos la presencia de jaguar a unos 100 km al oeste del límite del BAAP paraguayo, en los Parques Nacionales Paso Bravo y San Luis, en la ecorregión del Cerrado.

El territorio argentino presenció una de las mayores retracciones del jaguar en todo el continente. Se calcula que actualmente la especie sólo ocupa menos del 5% de su rango original en el país (Di Bitetti *et al.* en prensa). La población del BAAP constituye una de las tres poblaciones remanentes de la especie y al igual que la población chaqueña y la de las Yungas argentinas, los jaguares del BAAP se encuentran en retroceso (Perovic 2002b; Altrichter *et al.* 2006; Di Bitetti *et al.* 2006a; Paviolo *et al.* 2008; Di Bitetti *et al.* en prensa). Al sur del área de estudio, se estima que el jaguar desapareció en los años

'50 en la mayor parte de la Provincia de Corrientes, y los últimos registros en la zona de la actual represa de Yacyretá, en el límite con Paraguay sobre el río Paraná, datan de los años '70 (Giraudó 1996; Giraudó y Povedano 2003). En la Provincia de Misiones, al igual que en el resto del país y en el sur de Brasil, la retracción de la especie fue de sur a norte. Los últimos registros para los departamentos del sur de esta provincia fueron en 1987 (Depto. de San Ignacio; MERNRyT), 1990 (Depto. de Apóstoles; Giraudó 1996) y 1992 (Depto. de L.N. Alem; RMPY). Para mediados de los años 90, Giraudó (1996) presenta como los registros más australes a la región de Campo Grande (Cnia. Seguin) en el Departamento de Cainguás, y Chebez (1994) confirma la presencia de la especie en el Departamento de Oberá para el momento de la publicación de su libro. De allí en adelante, los puntos más al sur para el jaguar en Misiones y en el BAAP se presentan en el Parque Provincial Salto Encantado y Valle del Cuña Pirú en el centro de la Provincia, y hacia el este en el Parque Provincial Moconá de Argentina y el Parque Estadual do Turvo en Brasil (Giraudó y Povedano 2003). Hasta el año 2008, la red de monitoreo detectó la presencia de la especie en estas regiones, y aún constituyen los puntos más australes de la distribución de la especie en Argentina y Brasil, en el BAAP y posiblemente en todo el Continente Americano (Sanderson *et al.* 2002c; Zeller 2007).

#### **4.4.2. Red de monitoreo participativo**

Dos aspectos principales caracterizaron el sistema participativo de monitoreo trinacional. Uno de ellos comprende la interacción entre grupos de investigadores de los tres países que tenían sus propios programas locales de relevamiento de estas especies. El trabajo conjunto entre investigadores y la combinación de datos brinda resultados muy fructíferos, y ha sido utilizado como método para relevar la distribución del jaguar en el otro extremo de su distribución (norte de México y sur de Estados Unidos; Grigione *et al.* 2009), y a escala continental (Sanderson *et al.* 2002c). La integración de conocimientos a una escala ecorregional permite plantear estrategias de conservación de las poblaciones como unidades de manejo, en función de su identidad ecológica y genética (Frankham *et al.* 2002). Esto es particularmente importante para las poblaciones de jaguar del BAAP, teniendo en cuenta que se encuentran entre las pocas poblaciones remanentes en todo el Bosque Atlántico y se trata de las poblaciones más australes de la especie, lo que le otorga características particulares de interés para su conservación (Eizirik *et al.* 2001; Sanderson *et al.* 2002c; Grigione *et al.* 2009).

El otro aspecto principal de este trabajo lo constituyó la red de monitoreo participativo, con una importante adhesión de instituciones y personas locales con diferentes grados de vinculación en las problemáticas de conservación y manejo. En un artículo reciente, Danielsen *et al.* (2009) caracterizan los diferentes abordajes que puede tener un sistema de monitoreo, desde un programa totalmente diseñado e implementado por investigadores hasta un sistema de monitoreo autónomo generado y desarrollado por pobladores locales. En la RMPY que describo en este capítulo, la metodología fue diseñada y discutida en talleres participativos con los colaboradores, pero el principal rol que estos cumplieron fue la recolección de información. El análisis de los datos recayó principalmente en profesionales, aunque en algunas regiones la información generada fue analizada localmente o aplicada a nivel local. Danielsen *et al.* (2009) proponen una clave y una serie de criterios para categorizar los monitoreos. La RMPY podría ser encuadrada dentro de un “monitoreo participativo con interpretación externa de datos” (categoría 3), cuyas características discuto a continuación siguiendo los puntos principales mencionados por estos autores.

### ***Costo para los participantes locales***

La participación de los colaboradores fue totalmente voluntaria. La mayoría de los participantes realizaban sus actividades laborales en el “campo”, por lo que las recorridas para recolectar datos se incorporaron a sus tareas habituales implicando pocos costos o tiempo extra. Sin embargo, muchos equipos organizaron recorridas de búsqueda de rastros o se movilizaron exclusivamente para recolectar algún dato del que habían sido informados. Si bien esto implica un costo de recursos o tiempo, normalmente estas situaciones eran promovidas por el propio entusiasmo y dedicación de los voluntarios. Los colaboradores se mostraban reconfortados cuando tenían abundante información colectada, y su recompensa era generalmente el reconocimiento de su participación en los boletines y talleres de actualización. El entusiasmo, el reconocimiento, las ganas de aprender y el trabajo en equipo, han sido reconocidos como importantes motivadores que ayudan a mantener la participación en los trabajos voluntarios (Danielsen *et al.* 2007; Bell *et al.* 2008). Experiencias similares a la de la RMPY se pueden encontrar, por ejemplo, en el monitoreo participativo de biodiversidad llevado adelante en Laos por Poulsen y Luanglath (2005) y en los monitoreos de gorilas (*Gorilla beringei beringei*) por parte de guardaparques en Rwanda, Uganda y la República Democrática del Congo (Gray y Kalpers 2005). En este último caso, al igual

que en la RMPY, el principal motivador fue trabajar en relación a una especie emblemática.

### ***Costos e insumos de instituciones externas***

La Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA), una ONG importante de este país, fue la impulsora del Proyecto y la principal organización que obtuvo fondos para implementar y mantener la red de monitoreo. A esto se sumó el aporte de investigadores y becarios del CONICET, la Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA), y el Laboratorio de Evolución de la FCEyN/UBA, quienes estuvieron a cargo de la coordinación y el análisis de datos. El costo total estimado para el monitoreo fue de menos de US\$ 0,01 por hectárea por año, considerando los subsidios obtenidos por FVSA y CeIBA destinados al monitoreo, por un total de 6 años de muestreo, para el área relevada con mayor intensidad por la RMPY (5,4 millones de ha; Fig. 4.2). Esto implicó unas 300 personas contactadas y capacitadas en talleres particulares, 4 talleres tri-nacionales de actualización, un coordinador permanente a cargo del contacto con voluntarios y análisis de datos, dos asistentes temporarios en el año 2007, parte de los costos del análisis de las muestras, impresión y envío de boletines, 120 kits tigreros y reposición permanente de materiales de colecta. Sin embargo, no incluye los costos asumidos por las instituciones que colaboraron de manera permanente con los voluntarios, aportando combustible y a veces materiales, algunos gastos de comunicación, y parte de los costos asociados al análisis de muestras cubierto por los laboratorios. En este sentido, fue fundamental la institucionalización del monitoreo por parte de diferentes organismos, tanto gubernamentales (MERNRyT y APN Argentina, Instituto Brasileiro do Medio Ambiente – IBAMA – en el Parque Nacional Iguazú, Universidades) como ONGs (como Pro-Cosara, IDEA y Fundación Moisés Bertoni en Paraguay) que garantizaron el apoyo a su personal (guardaparques, técnicos e investigadores) en sus tareas dentro del monitoreo. Debido a que los fondos obtenidos para sostener el monitoreo fueron discontinuos, este apoyo de las instituciones locales sumado al propio interés de los voluntarios y al bajo costo de los materiales, fueron fundamentales para sostener el monitoreo a lo largo de los seis años. Los costos estimados del monitoreo de la RMPY se encuentran entre los más bajos reportados para estudios similares, y nuestro trabajo se encuentra también entre los más extensos en cuanto al área relevada (ver Danielsen *et al.* 2005a). Esto refuerza la utilidad que tiene este tipo de monitoreo en países con recursos económicos limitados,

ya que con los mismos costos difícilmente se podrían afrontar relevamientos de estas características desarrollados exclusivamente por profesionales que además redunden en actividades de manejo y conservación como discutiré más adelante. La participación de instituciones locales se convierte en fundamental para sostener los monitoreos en el tiempo (Danielsen *et al.* 2005a; Gray y Kalpers 2005; Poulsen y Luanglath 2005). Sin embargo, al igual que lo ocurrido en otros monitoreos similares, encontrar vías permanentes de financiamiento para algunos aspectos del monitoreo es indispensable, si se desea mantener a la red de monitoreo activa en el tiempo (Brashares y Sam 2005; Poulsen y Luanglath 2005).

### ***Necesidad de capacidad local y externa***

Los voluntarios fueron capacitados en talleres y salidas de campo, y las tareas de recolección y almacenamiento de muestras eran sencillas y con una consigna muy clara: “colectar toda muestra o registro que pueda pertenecer a un felino grande”. Esto hizo que el conocimiento previo de las personas involucradas en el monitoreo no fuera un requisito. Sin embargo, la experiencia previa en la búsqueda de rastros y el conocimiento de las diferentes regiones fue muy importante en muchas áreas, y esto contribuyó a una mayor cantidad y calidad de información colectada.

El aporte de capacidad externa al monitoreo participativo se basó principalmente en la participación de profesionales para el entrenamiento y la coordinación de los colaboradores por un lado, y en el análisis de las muestras y de los datos en general. Ambas tareas estuvieron a mi cargo en la mayor parte del monitoreo como parte del trabajo de esta tesis. La importancia de la intervención de profesionales es destacada por Lynam (2002), quien muestra el sesgo que existe en guardaparques y pobladores en el sudeste asiático hacia reportar la presencia de tigres (*Panthera tigris*) respecto a otras especies de felinos, incluso en áreas donde los tigres están ausentes. En el área de estudio encontramos un panorama similar. La tasa de recolección de rastros de jaguar en relación a los de puma, fue más baja que la que muchos colaboradores de la RMPY esperaban por su experiencia o percepción previas al monitoreo. Seguimientos sistemáticos de rodeos con históricos problemas de ataques de jaguar en Misiones, también encontraron tasas de conflicto significativamente menores a las reportadas por los ganaderos de manera no sistemática (K. Schiaffino, datos no publicados). Las constataciones de denuncias recibidas por el MERNRyT sobre avistajes o conflictos con jaguares en Misiones también presentan un patrón similar: una alta proporción de las

denuncias por jaguares resultan en conflictos con pumas, felinos menores o incluso perros domésticos (Quintana y Krauczuk, datos no publicados; Schiaffino en preparación)<sup>10</sup>. Esto se ve respaldado por la proporción de registros obtenidos por la RMPY, donde los casos de conflictos confirmados con pumas son considerablemente mayores a los registrados con jaguar (Tabla 4.2). Es difícil saber si estas diferencias entre la percepción de los colaboradores y lo observado en los registros se deben a una predisposición hacia considerar sólo los datos del felino de mayor tamaño, o a que históricamente el jaguar era más abundante. Sin embargo, todas estas evidencias resaltan la importancia de la sistematización y la intervención de profesionales en la identificación e interpretación de los datos colectados (ver también el ejercicio de identificación de huellas del Capítulo III y las Tablas 9.6 y 9.7 en los apéndices).

La intervención de profesionales en la RMPY también implica limitaciones en la implementación del monitoreo. El análisis de muestras por profesionales externos llevó a que pasara mucho tiempo entre la colecta de las muestras y su análisis. Esto posiblemente desmotivó a muchos de los voluntarios al no encontrar una rápida respuesta sobre sus datos colectados. Las claves de identificación de huellas desarrolladas en el capítulo anterior facilitaron el análisis de moldes de yeso y ayudarán a reducir los tiempos en el procesamiento de estos registros en un futuro. La identificación de las heces a través de técnicas moleculares tuvo un rendimiento relativamente bajo en el porcentaje de muestras clasificadas con éxito. Esto podría mejorarse mediante protocolos más estrictos de recolección y almacenamiento de muestras para mejorar la conservación del ADN, ya que las técnicas moleculares utilizadas demostraron ser eficientes con muestras frescas o bien conservadas (Haag *et al.* 2009a). En el año 2008 construimos y distribuimos “secaderos” (cajas de madera con ventilación y una fuente de calor) que distribuimos en puntos clave entre los colaboradores para mejorar el proceso de secado de las muestras. Otra alternativa sería aplicar métodos de identificación que tengan menor demanda en el grado de conservación de las muestras. Durante el desarrollo de esta tesis, evalué otras opciones como la cromatografía por ácidos biliares (Cazon Narvaez y Suhring 1999), la búsqueda de pelos del depredador (Azevedo 2008), y la identificación por perros entrenados (Smith *et al.* 2001; Smith *et al.* 2003; Smith *et al.* 2005). Si bien se avanzó en las etapas preliminares de todas estas técnicas, ninguno de estos ensayos pudo ser concretado

---

<sup>10</sup> ver ejemplo en [www.territorioidigital.com/nota.aspx?c=6818905771773575&r=1](http://www.territorioidigital.com/nota.aspx?c=6818905771773575&r=1).

hasta el momento debido a que, al igual que la identificación molecular, demandan de importantes esfuerzos en poner a punto la metodología y personal capacitado para llevarlas adelante.

Así como se dificulta la obtención de fondos permanentes para mantener un monitoreo, la presencia de un coordinador permanente de la RMPY es difícil de sostener en el tiempo. En períodos donde hubo menos esfuerzos en la coordinación de la red (debido, por ejemplo, a mi alejamiento por viajes o cursos) coincidieron con una disminución en la cantidad de registros colectados. Se buscó implementar sistemas autónomos de gestión por regiones, para reducir la dependencia de la intervención de un coordinador, pero fue difícil lograr que los voluntarios asumieran un rol más protagónico. El mantenimiento de la RMPY, aún hoy, se dificulta por la necesidad de coordinación externa y difícilmente pueda mantenerse en el tiempo sin que se cuente con un cargo o posición rentada por una institución gubernamental destinado a ese fin.

### ***Exactitud y precisión de los datos***

La existencia de sesgos e imprecisiones es un problema difícil de resolver en relevamientos a grandes escalas y en monitoreos, donde muchas personas con diferente formación participan a lo largo de regiones muy diversas (Karanth y Nichols 2002; Danielsen *et al.* 2005a). En el caso de la RMPY, fue variable la cantidad de equipos de trabajo en las distintas regiones y también variaron la capacidad, dedicación y empeño de los voluntarios en cada sitio. Además, la fuerte imagen del jaguar respecto al puma que existe en la región (Conforti y Azevedo 2003) y el enfoque inicial del monitoreo orientado principalmente al jaguar, posiblemente significó un sesgo hacia una mayor atención y dedicación de los colaboradores para obtener registros de esta especie. Sin embargo, la proporción final de registros de puma y jaguar mostró el patrón inverso, posiblemente reflejando más la abundancia relativa de estas especies que un sesgo de los colaboradores (Tabla 4.2).

De todas maneras, la ausencia de un esfuerzo de muestreo homogéneo y un diseño sistemático limita la utilidad de los datos colectados para comparar abundancias entre las dos especies, entre diferentes áreas y sus variaciones en el tiempo (Karanth y Nichols 2002). Por ello, el principal objetivo del monitoreo apuntó a registrar sólo la presencia de pumas y jaguares, y el principal esfuerzo apuntó hacia una clasificación e identificación precisa de los datos colectados y hacia la incorporación de una gran cantidad de colaboradores, buscando cubrir la mayor proporción posible del área de



estudio. Así, obtuvimos mapas de presencia de ambas especies cubriendo una superficie sumamente extensa en relación a otros monitoreos de similares características (Danielsen *et al.* 2005a). Si bien es difícil estimar el esfuerzo de recolección de datos en las diferentes regiones, una aproximación simple, a partir de la densidad de todos los registros colectados (Fig. 4.2), nos permitió reconocer las áreas mejor relevadas en donde los datos son más concisos, y aquellas áreas que necesitan ser evaluadas en monitoreos futuros.

Este tipo de datos constituye la base de numerosos estudios para determinar distribuciones de especies (Perovic y Herran 1998; Perovic 2002b; Altrichter *et al.* 2006; Grigione *et al.* 2009), crear mapas de aptitud de hábitat (Ortega-Huerta y Medley 1999; Hirzel *et al.* 2002; Anderson *et al.* 2003; Engler *et al.* 2004; Hatten *et al.* 2005; Lutolf *et al.* 2006; Phillips *et al.* 2006) y responder preguntas sobre la influencia del paisaje en la distribución de especies y su estado de conservación (Santos *et al.* 2006; Somma 2006; Chefaoui y Lobo 2007; Sattler *et al.* 2007; Soares y Brito 2007; Long *et al.* 2008). Para estos dos últimos objetivos serán utilizados los datos de este monitoreo en los capítulos siguientes.

Por otro lado, los registros colectados pueden tener utilidades muy diversas. Las heces por ejemplo, están siendo usadas para análisis de dieta de estas especies (L. Palacios en preparación). El ADN extraído de éstas fue usado para perfeccionar las técnicas de identificación de heces (Haag *et al.* 2009a) y para desarrollar técnicas no invasivas para detectar individuos de jaguares melánicos (Haag *et al.* 2009b). Además, con el ADN de las heces y de las pieles recolectadas por la RMPY estamos desarrollando un análisis de genética poblacional del jaguar en el BAAP que discutiré en el Capítulo VI (Haag 2009; Haag *et al.* en preparación). La experiencia acumulada por los colaboradores respecto a las huellas de puma, jaguar y otras especies, resultó en la publicación de la “*Guía de huellas de los mamíferos de Misiones y otras áreas del subtrópico argentino*” (De Angelo *et al.* 2008), una herramienta que puede contribuir al mejor conocimiento de la fauna local y a su monitoreo con fines de conservación. Finalmente, estos registros de puma y jaguar, como los datos de otras especies recolectados por la RMPY, han aportado datos para relevamientos a escala global, como mencionaré más adelante.

### ***Prontitud en la toma de decisiones y potencial para el fortalecimiento de la capacidad local***

Los limitados recursos de los países en vías de desarrollo y la seria amenaza que sufren muchos de sus ecosistemas y especies, resaltan la necesidad que encontrar medios de bajo costo pero eficientes y efectivos para tomar acciones de conservación. Danielsen *et al.* (2005b) y (2007), entre otros, exponen diversos ejemplos sobre la relevancia que puede tener un programa de monitoreo participativo en la generación de capacidad local y en la promoción de acciones locales de manejo de manera más rápida y efectiva.

En el BAAP, desde los años '90 existían diferentes iniciativas locales para resolver cuestiones de manejo y conservación de los grandes felinos en la región (p. ej. Comisión Provincial Yaguareté en Misiones, Argentina). Sin embargo, la RMPY hizo importantes aportes para fortalecer los mecanismos de resolución de conflictos, toma de decisión, manejo y conservación para estas especies, crear nuevos medios de comunicación y participación, y mejorar la información disponible y capacidad local para estas acciones. La vinculación de colaboradores de toda la región, incluyendo colaboradores de Brasil y Paraguay, fortaleció los vínculos y la comunicación entre personas e instituciones. La capacitación de los miembros de la red, identificando referentes locales con mayor interés y capacidad, colaborando en que las intervenciones en casos de conflictos de los depredadores con humanos o con ganado fueran más rápidas y posiblemente más efectivas. Un ejemplo de esto fue el caso de la captura y relocalización de una hembra de jaguar en la región sur del corredor verde de Misiones, que implicó la participación de numerosos colaboradores de la RMPY, investigadores y autoridades<sup>11</sup>. Aunque es difícil de medir, la sola presencia de personas en cada región interesadas en los datos de estas especies, muchas veces tiene un efecto en la disminución de las amenazas (Danielsen *et al.* 2005a). La capacitación de colaboradores favoreció además, que numerosos miembros de la RMPY participaran activamente en tareas de investigación de estas especies, como los relevamientos con trampas-cámara que se realizan en la región desde el comienzo del Proyecto. Finalmente, una de las acciones más importantes vinculadas a la RMPY fue la campaña de comunicación para

---

<sup>11</sup> Ver ejemplos en:

[www.lanacion.com.ar/nota.asp?nota\\_id=948488&high=yaguaret%E9](http://www.lanacion.com.ar/nota.asp?nota_id=948488&high=yaguaret%E9)

<http://www.territorioidigital.com/nota.aspx?c=4808814950268493&r=1>

[www.misionesonline.net/paginas/detalle2.php?db=noticias2007&id=128682](http://www.misionesonline.net/paginas/detalle2.php?db=noticias2007&id=128682)

<http://www.territorioidigital.com/nota.aspx?c=0605855953180729&r=1>

la conservación del jaguar desarrollada en la Provincia de Misiones: “*Dejá tu huella, cuidemos lo nuestro con la fuerza del tigre*” ([www.yaguarete.net](http://www.yaguarete.net)). La campaña fue desarrollada por la FVSA, la APN y el MERNRyT. La RMPY colaboró en la planificación e implementación de las actividades de la campaña y unos 40 colaboradores desarrollaron tareas de difusión, charlas en escuelas, entre otras actividades relacionadas directamente a la comunicación y educación para la protección de esta especie.

### ***Capacidad de transmitir la información a entidades nacionales e internacionales***

La interacción entre los voluntarios locales e investigadores facilitan la utilización y comunicación de los datos colectados a otras escalas de trabajo (Danielsen *et al.* 2009). En Argentina, los datos generados por la RMPY fueron presentados en dos talleres nacionales para la elaboración del Plan de Acción del Jaguar en el país (APN 2004; Chalukian 2006). Numerosos colaboradores de la RMPY de Argentina, Brasil y Paraguay participaron en estos talleres y realizaron aportes significativos al Plan de Acción para la población del Corredor Verde Argentina-Brasil que se encuentra en sus instancias finales de elaboración (Schiaffino en preparación). A su vez, la información generada también forma parte de los planes de acción que están surgiendo para las poblaciones de la región del APP en Brasil (L. Cullen Jr. com. pers.) y el este de Paraguay (M. Velázquez y E. Duarte, com. pers.).

A otra escala, la información generada por el monitoreo participativo fue incluida en la actualización 2006 de la distribución del jaguar de la Wildlife Conservation Society (WCS) en todo el continente (Sanderson *et al.* 2002c; Zeller 2007). A un mismo nivel, la red de monitoreo colectó información sobre otras especies que aportó al relevamiento continental de tapires (*Tapirus terrestris*) y pecaríes labiados (*Tayassu pecari*) de la WCS (Paviolo *et al.* 2006b; Taber *et al.* 2006). Del mismo modo, la RMPY reportó datos sobre la distribución del resto de los felinos sudamericanos en el BAAP, utilizados en la reunión del Grupo de Especialistas de Felinos de la UICN (Status and conservation needs of the Neotropical Felids, International Conference and Workshop, 9-11 de Junio de 2005, Saõ Francisco de Paula, Brasil).

#### **4.4.3. Especies emblemáticas, monitoreo participativo y conservación**

El uso de especies emblemáticas para enfocar planes de conservación ha sido una estrategia de conservación efectiva en muchas partes del mundo, pero los criterios para seleccionar estas especies pueden variar en función del objetivo del programa de conservación a implementar (Bowen-Jones y Entwistle 2002; Coppolillo *et al.* 2004). Los grandes carnívoros presentan muchas veces una imagen controvertida, ya que son especies muy atractivas pero reflejan una imagen conflictiva en algunos sectores, principalmente por los daños que suelen ocasionar sobre el ganado (Bowen-Jones y Entwistle 2002; Inskip y Zimmermann 2009; Karanth y Chellam 2009). En este caso, utilizamos la imagen del jaguar y el puma como especies emblemáticas para conformar una red participativa de recolección de información. Si bien ambas especies, pero especialmente el jaguar, despiertan esta sensación contradictoria entre la admiración y el rechazo en los pobladores locales (Kellert *et al.* 1996; Conforti y Azevedo 2003; Paviolo *et al.* 2008; Paviolo *et al.* 2009), una parte importante de la población manifiesta especial interés por la preservación de estas especies. Este interés fue muy favorable tanto para el reclutamiento de voluntarios locales en la conformación de la RMPY, como para la interacción entre grupos de investigadores en el desarrollo de este trabajo.

El mayor reto con el que nos encontramos es mantener el monitoreo de estas especies, ya que la presencia y abundancia de las mismas es el mejor indicador del éxito de los programas de conservación. Este monitoreo permanente es necesario para mejorar y adaptar los planes de conservación y manejo, para asegurar que los planes de acción sean implementados y así lograr una efectiva conservación de los grandes depredadores de esta ecorregión. En los siguientes capítulos, mediante toda la información colectada y los análisis del paisaje del Capítulo II, buscaré responder preguntas sobre la ecología espacial de estas especies. A partir de allí, surgirán medidas y recomendaciones, que pretenden ser insumos para estos planes de conservación del jaguar y el BAAP.

## Capítulo V. Respuesta del puma y el jaguar a la pérdida y modificación del hábitat<sup>12</sup>

### 5.1. Introducción

La pérdida y modificación del hábitat es una de las principales causas del retroceso de numerosas especies en el planeta (Pimm y Raven 2000; Jetz *et al.* 2007). La sensibilidad de las especies hacia las modificaciones del hábitat es variable, pero es esperable que especies de distribución restringida sean más sensibles a las alteraciones que especies de amplia distribución, que no sólo cuentan con mayor superficie apta disponible sino que se espera que presenten mayor rango de tolerancia a las condiciones bióticas y abióticas, y mayor plasticidad de respuesta a variaciones ambientales (Lawton 1993; Pimm *et al.* 1995; Pimm y Raven 2000; Swihart *et al.* 2003; Jetz *et al.* 2007; Jetz *et al.* 2008). Como discutí en el capítulo anterior, tanto el puma (*Puma concolor*) como el jaguar (*Panthera onca*) son especies de un amplio rango de distribución en el Continente Americano. Sin embargo, su condición de grandes depredadores los predispone a ser afectados por la pérdida y modificación del hábitat debido a sus grandes demandas de espacio y su dependencia de una buena disponibilidad de presas, además de la persecución directa que sufren por el hombre (Crooks 2002; Cardillo *et al.* 2004; Karanth y Chellam 2009).

El puma históricamente presenta una distribución más amplia que el jaguar, y si bien ambas especies han reducido su rango histórico por causa del hombre, la retracción del rango ocupado por el jaguar ha sido significativamente mayor que la del puma (Currier 1983; Seymour 1989; Sanderson *et al.* 2002c; Sunquist y Sunquist 2002; Shaw *et al.* 2007). Este fenómeno, observado a escala continental, sugiere que el puma posee una mayor capacidad para utilizar ambientes modificados por el hombre, convirtiéndolo en una especie más tolerante a la pérdida o modificación de su hábitat natural (Nuñez *et al.* 2000; Polisar 2002; Noss *et al.* 2004; Silveira 2004; Hoogesteijn y Hoogesteijn 2008). Existen trabajos comparativos a nivel local que apoyan esta hipótesis, mostrando que a pesar que ambas especies evitan áreas con mayor impacto humano, el puma utilizaría con mayor frecuencia ambientes modificados por el hombre que el jaguar (Silveira

---

<sup>12</sup> El desarrollo y los resultados de este capítulo contribuyó en la siguiente publicación:

Paviolo, A., Y. Di Blanco, C. De Angelo y M. Di Bitetti. 2009. Protection affects puma abundance and activity patterns in the Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy* 90 (4) en prensa.

2004; Cullen Jr. 2006). Sin embargo, no existen trabajos que cuantifiquen y comparen la respuesta de ambos felinos ante las modificaciones del hábitat a escala regional, y además evalúen cómo esto puede afectar a la persistencia y conservación de estas especies.

Con el crecimiento de las herramientas estadísticas y los sistemas de información geográfica, surgieron en los últimos años numerosos métodos para analizar y modelar las relaciones entre la distribución de las especies y las condiciones ambientales y del paisaje (Guisan y Zimmermann 2000). Entre estas metodologías se encuentra el análisis factorial de nicho ecológico (Ecological Niche Factor Analysis – ENFA – Hirzel *et al.* 2002), que permite caracterizar el espacio multidimensional de las ocurrencias de la especie en estudio y compararlo con el área o ambiente disponible. El ENFA resume la información de múltiples variables en una serie de factores ortogonales, que son utilizados para construir modelos de aptitud de hábitat para la especie y trasladarlos al espacio geográfico. Una importante ventaja del ENFA, es que permite realizar múltiples comparaciones entre especies que ocurren en una misma región e interpretar los resultados del análisis desde la perspectiva del nicho ecológico de estas especies respecto a las variables y el área analizada (Reutter *et al.* 2003; Chefaoui *et al.* 2005; Sattler *et al.* 2007; Hirzel y Le Lay 2008).

En el Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP) se estima que pumas y jaguares tenían una distribución continua hasta hace menos de 100 años, cuando el bosque nativo recubría la mayor parte de la región (ver Capítulo II y IV; Di Bitetti *et al.* 2003; Holz y Placci 2003). En la actualidad, el BAAP ha sufrido la transformación de la mayor parte sus ambientes naturales, llevando a una reducción notable del rango ocupado por las dos especies (ver capítulo IV). Por ello, el BAAP constituye un escenario interesante para cuantificar y comparar las respuestas del puma y el jaguar a la modificación del paisaje, poniendo a prueba la hipótesis de mayor tolerancia del puma ante los cambios antrópicos en el paisaje.

El objetivo de este capítulo es comparar la respuesta de estos dos grandes depredadores frente a las alteraciones humanas, utilizando el análisis factorial de nicho ecológico en el escenario del paisaje del BAAP. Los mapas de aptitud de hábitat generados en este capítulo mediante ENFA, servirán de base para poner a prueba nuevas hipótesis en el capítulo siguiente.

## **5.2. Métodos**

### **5.2.1. Área de estudio**

Este trabajo fue realizado en la porción del Bosque Atlántico compartida por Argentina, Brasil y Paraguay, que constituye la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP). El área seleccionada cubre unos 276.843 km<sup>2</sup> que incluye los principales remanentes de selva de esta ecorregión (ver Fig. 2.1 en el Capítulo II y Anexo digital 9.1; Di Bitetti *et al.* 2003). Para más detalles sobre las características del BAAP y del área de estudio ver la descripción realizada en el Capítulo I y el análisis del Capítulo II.

### **5.2.2. Datos de presencia y variables eco-geográficas**

#### ***Datos de presencia de puma y jaguar***

Para este análisis se utilizaron los registros colectados a través del monitoreo participativo descrito en el capítulo anterior. Los datos de presencia de puma y jaguar (626 registros de puma y 974 registros de jaguar) fueron filtrados independientemente para cada especie, para reducir los potenciales problemas de autocorrelación espacial (Sattler *et al.* 2007; Kanagaraj *et al.* en revisión). Utilicé dos grillas con celdas de tamaño aproximado al del territorio promedio para una hembra de cada especie (celdas de 7x7 km = 49 km<sup>2</sup> para puma y de 12x12 km = 144 km<sup>2</sup>), estimados a partir de datos de trampas cámara y radio-telemetría en diferentes puntos del área de estudio (Cullen Jr *et al.* 2005a; D. Sana, datos no publicados; A. Paviolo, datos no publicados; Paviolo *et al.* 2008; Paviolo *et al.* 2009). Superponiendo cada grilla con los datos de la especie correspondiente, seleccioné aleatoriamente un registro por celda en aquellas celdas con más de un registro, de manera de reducir el efecto de pseudoreplicación de datos que potencialmente correspondan a un mismo individuo (Sattler *et al.* 2007; Kanagaraj *et al.* en revisión). La selección resultó en 241 registros de puma y 106 registros de jaguar para los análisis subsiguientes.

#### ***Variabes eco-geográficas (EGVs)***

El área de estudio fue caracterizada por diferentes variables eco-geográficas (ver Tablas 5.1.a y 5.1.b), incorporando tanto condiciones abióticas del paisaje (p. ej. ríos, altitud, pendiente), como las construcciones humanas (rutas, ciudades, etc.), grado de protección, y la presencia y conectividad del bosque nativo, y las características de la

matriz antrópica circundante. Las diferentes características del paisaje fueron digitalizadas con una resolución de 330 x 330 m por celda y aquellas variables categóricas (rutas, ríos, usos de la tierra, etc.) fueron transformadas a variables continuas mediante diferentes análisis de vecindad (ver Tabla 5.1.b). Como el tamaño de celda es normalmente elegido de manera arbitraria en función de la información disponible, los análisis de vecindad permiten caracterizar a cada celda por las condiciones de su entorno, en relación a la escala de percepción del paisaje de las especies en estudio (Schadt *et al.* 2002a; Naves *et al.* 2003; Hirzel *et al.* 2004). Para usar este análisis con fines comparativos entre el puma y el jaguar, las variables fueron trasladadas a dos escalas describiendo el entorno de cada celda en radios de 4 y 7 km, representando un círculo de tamaño similar al del territorio promedio de una hembra de puma y jaguar respectivamente (Cullen Jr *et al.* 2005a; D. Sana, datos no publicados; A. Paviolo, datos no publicados; Paviolo *et al.* 2008; Paviolo *et al.* 2009). En el capítulo siguiente se explorarán en más detalle las cuestiones relacionadas con la escala, por lo que aquí se optó por incorporar simultáneamente las escalas relacionadas con el tamaño de territorio de ambas especies, que mostró ser la escala más significativa en estudios similares (Schadt *et al.* 2002a; Naves *et al.* 2003; Kanagaraj *et al.* en revisión).

### ***Análisis de accesibilidad***

La accesibilidad a diferentes áreas para las actividades humanas ha sido determinante en la alteración de los ambientes naturales. Las vías de acceso no sólo facilitan el asentamiento humano y los cambios en el uso de la tierra, sino que también tienen influencia en la explotación de los ambientes naturales por parte del hombre (Sanderson *et al.* 2002b; Global Environment Monitoring Unit 2009). Como ejemplo de ello, en el BAAP la distancia a las vías de acceso de cazadores demostró tener un efecto significativo en la abundancia de felinos y sus presas en diferentes regiones del área de estudio (Di Bitetti *et al.* 2006b; Di Bitetti *et al.* 2008b; Paviolo *et al.* en prensa). Las distancia o frecuencia de rutas, bordes o poblados suelen usarse para representar el efecto de la accesibilidad o del impacto humano directo (Hirzel *et al.* 2002; Naves *et al.* 2003; Nielsen *et al.* 2004; Sattler *et al.* 2007; Titeux *et al.* 2007). Sin embargo, existen otras herramientas que permiten modelar de manera más completa la accesibilidad desde y hacia diferentes áreas (Farrow y Nelson 2001; Nelson 2008).



**Tabla 5.1.a.** Características del paisaje utilizadas para el análisis del capítulo V y VI. Los símbolos y letras finales indican el tipo de análisis que se utilizó para representar las características como variables eco-geográficas a diferentes escalas según se describe en la Tabla 5.1.b.

Característica	Mapas	Descripción	Fuentes o citas
<i>Rutas y caminos</i> * <sup>d</sup> +	rutas * rutas_d <sup>E</sup> rutas_r <sup>E</sup>	Rutas principales (asfaltadas), secundarias (caminos de tierra) y caminos menores.	modificado de los mapas disponibles en gDATA ( <a href="http://biogeo.berkeley.edu/bgm/gdata.php">http://biogeo.berkeley.edu/bgm/gdata.php</a> )
<i>Ríos principales</i> * <sup>d</sup> +	rios * rios_d <sup>E</sup> rios_r <sup>E</sup>	Ríos principales del área de estudio (no se incluyeron arroyos).	modificado de los mapas disponibles en gDATA ( <a href="http://biogeo.berkeley.edu/bgm/gdata.php">http://biogeo.berkeley.edu/bgm/gdata.php</a> )
<i>Protección relativa</i> * <sup>+</sup>	anp anp_r <sup>E</sup> anp_cat	Utilizando el mapa de áreas protegidas del Capítulo II se catalogaron las ANP de manera relativa según el tiempo desde su creación y el grado de protección (legal y real). Se realizaron dos categorizaciones: 1)“anp”: considerando el Parque Nacional Iguazú como el área más antigua y mejor protegida (valor 100%) y categorizando las otras áreas en otras cinco categorías de menor protección según de lo descrito en diferentes fuentes; 2)“anp_cat” se simplificaron las categorías de “anp” diferenciando entre regiones no protegidas (valor 0), áreas de protección intermedia (valor 1; reservas privadas, reservas de biósfera, etc.); y con mayor nivel de protección (valor 2, parques provinciales, estatales y nacionales). Ver detalles en Tabla 9.3 en los apéndices y el Anexo digital 9.1.	ver Capítulo II (Chalukian 1999; Giraudo <i>et al.</i> 2003a; Lairanda 2003; MERNRyT 2004)
<i>Altitud</i> <sup>+</sup>	altitud <sup>E</sup>	Altitud de la celda (330 x 330 m) estimada en metros sobre el nivel del mar (transformados de la grilla original de resolución 80 x 80 m).	U.S. Geological Survey ( <a href="http://seamless.usgs.gov">http://seamless.usgs.gov</a> )
<i>Pendiente</i> *	pend <sup>E</sup>	Porcentaje de pendiente estimada a partir de los datos de altitud.	U.S. Geological Survey ( <a href="http://seamless.usgs.gov">http://seamless.usgs.gov</a> )
<i>Fronteras</i> *	limites	Límites internacionales.	
<i>Usos de la tierra año 2004</i> * <sup>s</sup>	uso04	Mapa de usos de la tierra para el año 2004, donde se originan todas las categorías de uso del año 2004.	ver Capítulo II
<i>Bosque 1973</i> <sup>+</sup> #	bos73_r	Mapa de bosque nativo para el año 1973.	ver Capítulo II
<i>Bosque 1973</i> <sup>+</sup> #	bos73_r	Mapa de bosque nativo para el año 1973.	ver Capítulo II
<i>Frecuencia y conectividad de bosque 2004</i> <sup>+</sup> #	bos04_r <sup>E</sup> bos04_c <sup>E</sup>	Mapa de bosque nativo para el año 2004.	ver Capítulo II

<sup>E</sup> Variables usadas en la preselección de los modelos del análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) de este Capítulo.

**Tabla 5.1.a.** Continuación

<b>Característica</b>	<b>EGVs</b>	<b>Descripción</b>	<b>Fuentes o citas</b>
<i>Plantaciones forestales 2004</i> <sup>+</sup>	plant_r <sup>E</sup>	Mapa de plantaciones forestales para el año 2004.	ver Capítulo II
<i>Agricultura intensiva 2004</i> <sup>+</sup>	agr_r <sup>E</sup>	Mapa de agricultura intensiva para el año 2004.	ver Capítulo II
<i>Agricultura pequeña escala 2004</i> <sup>+</sup>	mix_r <sup>E</sup>	Mapa de agricultura a pequeña escala para el año 2004.	ver Capítulo II
<i>Pasturas 2004</i> <sup>+</sup>	pas_r <sup>E</sup>	Mapa de pasturas para el año 2004.	ver Capítulo II
<i>Áreas urbanas 2004</i> <sup>+</sup>	urb04	Mapa de áreas de uso urbano para el año 2004 (representan las superficies urbanas más importantes)	ver Capítulo II
<i>Localidades</i> <sup>*d+</sup>	pueblos pueblos_d <sup>E</sup> pueblos_r <sup>E</sup>	Mapa de ciudades y pueblos obtenido de diferentes fuentes y corregido utilizando mapas locales de cada país (corresponde a un punto por cada localidad).	modificado de Di Bitetti <i>et al.</i> (2003) y CIESIN <i>et al.</i> (2004)
<i>Densidad población rural 2000</i> <sup>+</sup>	pobrur2000 <sup>E</sup>	Promedio de los datos censales de densidad rural para los censos del año 2000, interpolados a partir de una grilla de puntos separados por 10 km a los que se les asignaron los datos correspondientes a la unidad censal (Carroll y Miquelle 2006). De esta manera se suavizó el efecto de los límites de las unidades censales, y se estimaron densidades para regiones sin datos (que obtuvieron densidades intermedias interpoladas de los puntos con datos más cercanos).	ver Capítulo II
<i>Densidad población media 1970-2000</i> <sup>+</sup>	pobrur_med	Promedio de los datos censales de densidad rural para los censos de los períodos 1970, 1980, 1990 y 2000 interpolados a partir de una grilla de puntos separados por 10 km a los que se les asignaron los datos correspondientes a la unidad censal (Carroll y Miquelle 2006). De esta manera se suavizó el efecto de los límites las unidades censales y se estimaron densidades para regiones sin datos (obtuvieron densidades intermedias interpoladas de los puntos con datos más cercanos interpolación).	ver Capítulo II
<i>Área muestreada</i>	area_mues	Área definida en el Capítulo IV utilizando la base de datos completa de registros colectados para estimar el esfuerzo de muestreo con el método de Kernel (99%).	ver Capítulo IV
<i>Área de estudio</i>	area_est <sup>E</sup>	Área de estudio definida en el Capítulo II.	ver Capítulo II

<sup>E</sup> Variables usadas en la preselección de los modelos del análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) de este Capítulo.

**Tabla 5.1.b.** Análisis espaciales aplicados para las diferentes características del paisaje de la Tabla 5.1.a.

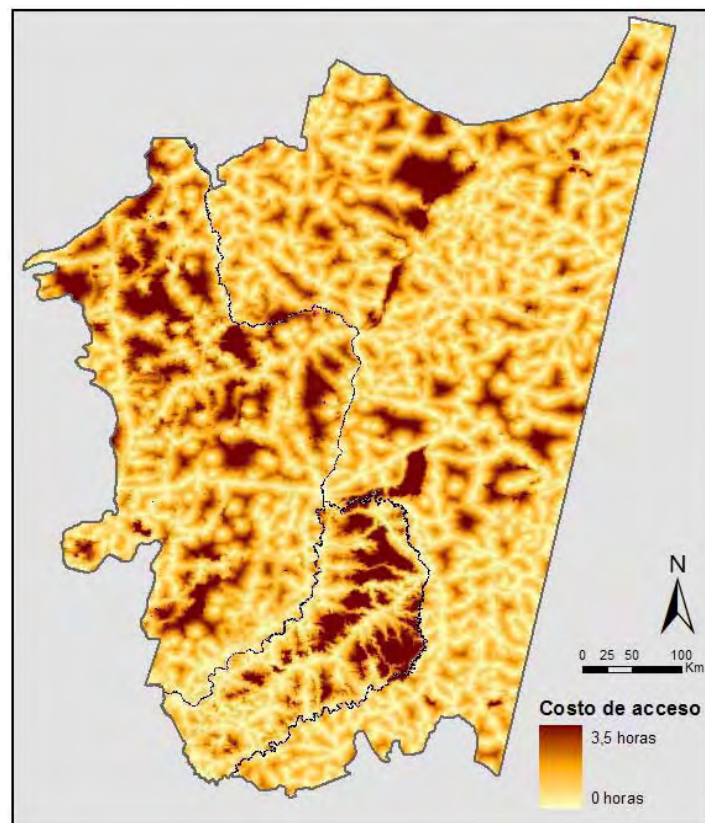
<b>Análisis</b>	<b>EGVs</b>	<b>Descripción</b>	<b>Fuentes o citas</b>
<sup>s</sup> <i>Heterogeneidad</i>	het_r <sup>E</sup>	Índice de heterogeneidad de paisaje basado en el índice de Shannon y calculado a través de la herramienta “Circular Analyst” de Biomapper 4.07.303 (Hirzel <i>et al.</i> 2008) a diferentes radios para el mapa de usos de la tierra para el año 2004.	(Hirzel <i>et al.</i> 2004; Revilla <i>et al.</i> 2004)
* <i>Costo de acceso</i>	acces <sup>E</sup>	Mapa de costo de acceso relativo realizado con la extensión “Analista de accesibilidad”(Farrow y Nelson 2001) para ArcView 3.x (ESRI Inc.). Las características usados para este análisis se marcaron con * (ver detalles en Métodos).	(Farrow y Nelson 2001; Nelson 2008)
<sup>d</sup> <i>Distancia</i>	_d <sup>E</sup>	Distancia euclideana (en metros) al elemento más cercano del mapa (río, ruta, etc.; las características descritas mediante este análisis se marcaron con <sup>d</sup> ). Análisis realizado con la herramienta “Distance” de ArcGIS Spatial Analyst para ArcMap 9.1 (ESRI Inc. 2004).	(Schadt <i>et al.</i> 2002a; Naves <i>et al.</i> 2003; Wiegand <i>et al.</i> 2008)
<sup>+</sup> <i>Vecindad</i>	_r <sup>E</sup>	Frecuencia de celdas de la característica analizada en un radio (r) determinado (las características descritas mediante este análisis se marcaron con <sup>+</sup> ). Análisis realizado con la herramienta “Neighborhood statistics” de ArcGIS Spatial Analyst para ArcMap 9.1 (ESRI Inc. 2004). Para el análisis de “ <i>Protección relativa</i> ” fue estimado el valor promedio en lugar de la frecuencia.	(Schadt <i>et al.</i> 2002a; Naves <i>et al.</i> 2003; Wiegand <i>et al.</i> 2008)
<sup>#</sup> <i>Conectividad</i>	_c <sup>E</sup>	Frecuencia de celdas con bosque nativo (única variable a la que se le aplicó este análisis) en un anillo de radio definido (c), con un ancho de 1000 m (las características descritas mediante este análisis se marcaron con <sup>#</sup> ). Análisis realizado con la herramienta “Neighborhood statistics” de ArcGIS Spatial Analyst para ArcMap 9.1 (ESRI Inc. 2004).	(Schadt <i>et al.</i> 2002a; Naves <i>et al.</i> 2003; Wiegand y Moloney 2004)

<sup>E</sup> Variables usadas en la preselección de los modelos del análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) de este Capítulo.

Por ello, creé una variable de accesibilidad o “costo de acceso” utilizando la herramienta “Accessibility Modelling” para ArcView 3.x desarrollada por Farrow y Nelson (2001). Este análisis utiliza las vías de acceso (rutas y/o ríos) y las características del paisaje (usos de la tierra, pendientes, etc.), para estimar los costos para acceder a las diferentes celdas del área de estudio partiendo desde el objetivo más cercano (localidades, puertos, etc.). En este caso, determiné como objetivos las ciudades y poblados del área de estudio, como fuentes de las presiones humanas (cazadores, obreros, turistas, etc.). Se utilizaron los mapas de rutas principales (asfaltadas), secundarias (caminos de tierra) y caminos menores como vías de acceso, junto a los ríos principales. Las vías de acceso fueron categorizadas según la velocidad promedio de circulación (Tabla 5.2), y de la misma forma se caracterizó a las diferentes superficies del área de estudio (usos de la tierra), estimando para cada uso una velocidad relativa de tránsito en función de la facilidad de acceso. Debido a que la información sobre caminos menores era incompleta para el área de estudio, para asignar las velocidades de tránsito por las diferentes superficies o usos de la tierra se tuvo en cuenta la densidad de caminos menores o sendas que normalmente existen asociados a cada uso (p. ej. las áreas de agricultura a pequeña escala suelen tener una mayor densidad de caminos y población residente, y por lo tanto favorecen la accesibilidad). Los ríos fueron incorporados como vías de acceso de baja velocidad ya que en áreas boscosas suelen ser utilizados por cazadores para acceder a sitios de caza (Di Bitetti *et al.* 2006b; Di Bitetti *et al.* 2008b), pero en áreas abiertas constituyen una “barrera”, ya que limitan el tránsito con vehículos (Tabla 5.2). Las fronteras internacionales fueron incorporadas como barreras, que se simulan a través de celdas con baja velocidad de tránsito, reduciendo la accesibilidad de un lado al otro del límite (Farrow y Nelson 2001). El resultado final del análisis de accesibilidad es un mapa de costos de acceso para el área analizada estimado en unidades de tiempo (Fig. 5.1).

**Tabla 5.2.** Velocidades estimadas para las diferentes vías de acceso y superficies utilizadas en el análisis de accesibilidad. Velocidades adaptadas para este análisis a partir de las estimaciones de Nelson (2000), Farrow y Nelson (2001), Somma (2006) y Nelson (2008).

Tipo	Velocidad promedio estimada (km/h)
<b>Vías de acceso</b>	
<i>Rutas principales</i>	90
<i>Rutas secundarias</i>	60
<i>Caminos menores</i>	20
<i>Ríos</i>	10
<b>Superficies</b>	
<i>Áreas navegables</i>	20
<i>Bosque nativo</i>	4
<i>Plantaciones forestales</i>	8
<i>Agricultura intensiva</i>	12
<i>Agr. pequeña escala</i>	15
<i>Pasturas</i>	13
<i>Áreas urbanas</i>	60
<i>Fronteras</i>	2
<i>Pendientes de más del 20%</i>	reducen la velocidad a la mitad



**Figura 5.1.** Costo de acceso a cada celda estimado en horas desde la localidad más cercana.

### 5.2.3. Análisis factorial de nicho ecológico

#### *Fundamentos y procedimientos del ENFA*

El análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) es matemáticamente similar al análisis de componentes principales (PCA), aunque el ENFA lo que compara son las características de los sitios de ocurrencia de una especie respecto a las cualidades del área seleccionada como referencia. Esto se refleja dentro del espacio multidimensional creado por variables que describen el paisaje de una región (Hirzel *et al.* 2002). El primer factor extraído por el ENFA maximiza la “marginalidad” de la especie, es decir la distancia ecológica entre el “óptimo” (media) para la especie y la condición promedio en el área de estudio. Los demás factores generados por el ENFA maximizan la “especialización”, definida como la proporción entre la varianza global promedio para el área de estudio y la varianza observada para la especie. El ENFA permite luego estimar la correlación y la importancia relativa de cada variable (EGV) con el factor de marginalidad y los factores de especialización y, además, tener una estimación de la marginalidad y especialización global para la especie en estudio (Hirzel *et al.* 2002). Valores de marginalidad global cercanos o superiores a 1, indican que la especie vive en hábitats particulares, que distan de las características generales del área de estudio. Mientras tanto, la especialización global varía de 0 a infinito lo que hace más compleja su interpretación, por lo que normalmente se utiliza el valor de Tolerancia global, definido como la inversa de la especialización (Hirzel *et al.* 2008). La Tolerancia varía de 0 a 1, donde 1 representa la Tolerancia máxima esperada por celdas tomadas al azar en el área de referencia. Por lo tanto, todo valor menor a 1 indica que la especie presenta algún grado de especialización para las variables y el área analizada. Si bien por su concepción el ENFA presenta una importante influencia de la región seleccionada como área de estudio (el rango de variación de las variables incluidas en el modelo), esto también ofrece la ventaja de poder utilizarlo para comparaciones entre especies si se analizan bajo una misma área de referencia (Hirzel *et al.* 2002).

Los factores creados por ENFA, al igual que en el PCA, explican cierto porcentaje de la variación total de los datos, y para la construcción de modelos de aptitud de hábitat se utiliza el primer factor (que representa el 100% de la marginalidad y un cierto porcentaje de la especialización) y una proporción de los demás factores de especialización. Para seleccionar el número de factores a utilizar en los modelos de hábitat, normalmente se comparan los autovalores (eigenvalues) de cada factor

mediante el método de “MacArthur’s broken-stick distribution” (Hirzel *et al.* 2002). Para generar el modelo de hábitat con el ENFA (“habitat suitability” – HS), se utiliza el algoritmo de la “mediana”. Este algoritmo calcula para cada celda del área de estudio un valor relativo de HS, basado en el conteo de las celdas de la distribución de la especie que se ubican tan o más lejos de la mediana global, como la celda focal a ser categorizada (es decir, observa la similitud relativa de cada celda respecto a la distribución de la especie y la distribución global). Repitiendo este procedimiento para cada celda y cada factor, se combinan los valores y se estima el valor de HS que varía entre 0 y 100. Estos valores indican de manera relativa, la forma en que las condiciones ambientales evaluadas hacen que la celda sea más o menos apta para la especie (siendo 0 el valor de menor aptitud relativa, por debajo del cual no se registra a la especie, y 100 el valor de mayor aptitud). El algoritmo de la mediana asume que las condiciones ambientales son óptimas en donde la especie es más frecuente, y determina la HS máxima asumiendo una distribución unimodal y simétrica de las variables y factores respecto a la HS (Hirzel *et al.* 2002). Sin embargo, se demostró que muchas especies se ven restringidas o son frecuentes en hábitats sub-óptimos o marginales debido a diferentes razones (ver detalles en Braunisch *et al.* 2008). Por ejemplo, es posible que las áreas óptimas sean muy escasas en el área de estudio o que la relación entre HS y algunas condiciones del paisaje no tengan una distribución normal alrededor de la media, sino que la aptitud del hábitat aumente “monotónicamente” con el incremento de algunas condiciones (p. ej. en muchas ocasiones es esperable que a mayor cobertura de un determinado hábitat sea mayor la HS para una especie). Por ello, Braunisch *et al.* (2008) generaron recientemente nuevos algoritmos basados en el algoritmo de la mediana, pero teniendo en cuenta este tipo de situaciones frecuentemente relacionadas con especies en peligro o con hábitats en retracción. Los algoritmos alternativos comprenden:  $M_a$  (que tiene en cuenta la disponibilidad de cada tipo de hábitat en el área de estudio);  $M_e$  (que considera que el óptimo de la especie está en el extremo o más allá del extremo del gradiente ambiental estudiado) y  $M_{ae}$  (que combina los dos nuevos algoritmos). Estos nuevos algoritmos permiten generar diferentes mapas de HS y evaluarlos comparativamente.

Para la validación de modelos de HS generados sólo con datos de presencia, Hirzel *et al.* (2006) proponen el *índice continuo de Boyce* ( $B_{cont(W)}$ ), que está basado en el sistema de validación descrito por Boyce *et al.* (2002). Es posible aplicar este índice directamente al modelo final o mediante una validación cruzada para observar la

robustez del modelo de hábitat. En este último caso, la evaluación se realiza particionando los datos originales de presencia en  $k$  grupos iguales. Cada partición es usada para validar un modelo de HS generado por las  $k-1$  particiones. Para cada modelo de validación, se estima la superficie del área de estudio ocupada por cada valor de aptitud de hábitat, utilizando “ventanas móviles” de rango variable de HS (que permite obtener valores continuos de superficie respecto a los valores continuos de HS). Simultáneamente, se calculan las frecuencias de los datos de presencia (valores predichos) y se estiman frecuencias esperadas por azar de presencias, en relación a la superficie del hábitat estimada para cada valor de HS. De esta manera, se obtiene un índice continuo de relación entre los valores predichos y esperados (“predicted/expected ratio – PE”) que se corresponde con los valores de HS. Un buen modelo de aptitud de hábitat presentará una alta correlación positiva entre el valor HS y la proporción PE, ya que el modelo debe predecir un mayor número de ocurrencias que lo esperado por su disponibilidad en hábitats de mayor aptitud respecto a los hábitats menos aptos. Por otro lado, un modelo aleatorio tendrá una correlación cercana a 0, ya que las ocurrencias dependerán exclusivamente de la superficie disponible para cada HS y los valores de PE serán siempre cercanos a 1. El índice de Boyce continuo se calcula mediante el valor  $r$  de la correlación de rangos de Spearman entre HS y PE. El índice final se estima por la correlación promedio de todas las repeticiones de la validación cruzada. Esto permite también realizar una apreciación gráfica del ajuste del modelo, a partir de la curva que relaciona los valores de HS y PE (ver ejemplos y más detalles en la Fig. 5.2), y apreciar la variación de los niveles de ajuste a lo largo de los valores de aptitud de hábitat mediante los desvíos estándar. Este índice y su representación gráfica, pueden además ser usados para reclasificar objetivamente mapas continuos de HS en categorías de aptitud de hábitat con mayor significación biológica y respaldo del modelo (ver detalles en Hirzel *et al.* 2006).

### ***Aptitud de hábitat para el puma y el jaguar utilizando ENFA***

Todos los análisis de ENFA fueron realizados con el programa Biomapper 4.07.303 (Hirzel *et al.* 2002; Hirzel *et al.* 2008). Las EGVs fueron normalizadas mediante el algoritmo de Box-Cox (Sokal y Rohlf 1995) como sugieren Hirzel *et al.* (2002). Para este análisis, se eliminaron del área de estudio las superficies inviables como hábitat para ambas especies (lagos y áreas más anchas de los ríos, y las principales áreas urbanas; Hirzel y Le Lay 2008). Diferentes combinaciones de EGVs fueron probadas en



modelos preliminares de ENFA (ver Tabla 5.1.a y b), seleccionando finalmente la combinación de EGVs que maximizara el ajuste de los modelos para ambas especies, evaluado mediante validación cruzada con 10 particiones para el índice  $B_{cont(W)}$  (Hirzel *et al.* 2006). El mismo set de variables seleccionadas, se utilizó en los análisis finales de ENFA para las dos especies, determinando la Marginalidad y Tolerancia globales y la correlación de las EGV con los principales factores. Se utilizó el método de “MacArthur’s broken-stick” (Hirzel *et al.* 2002) para seleccionar los factores usados para los modelos de aptitud de hábitat. Los cálculos de HS fueron realizados utilizando el algoritmo  $M_e$  que mostró mejores ajustes a los datos y fue más acorde en relación a las especies estudiadas y las EGVs analizadas (Braunisch *et al.* 2008). Los mapas de HS de cada especie fueron reclasificados usando las gráficas de HS versus los valores PE del índice de Boyce (siguiendo a Hirzel *et al.* 2006; y Sattler *et al.* 2007). Se usaron sólo tres categorías de manera de obtener mapas más simples para la comparación entre especies: 1) *áreas no aptas* ( $HS < 1$ , es decir valores de HS por debajo de los cuales no se encuentra ninguna presencia de la especie); 2) *áreas marginales* ( $0 < PE \leq 1$ , hábitats con HS para los que las ocurrencias de la especie son menores a la esperadas por la disponibilidad en el área de estudio); y 3) *áreas aptas* ( $PE > 1$ , valores de HS para los que las ocurrencias de la especie son más frecuentes que las esperadas por su disponibilidad en el área de estudio).

### ***Comparaciones de la respuesta a la modificación del hábitat***

Para comparar la respuesta del puma y el jaguar utilicé los índices de marginalidad y Tolerancia global generados por el ENFA (Hirzel *et al.* 2002; Reutter *et al.* 2003; Chefaoui *et al.* 2005; Sattler *et al.* 2007). Se realizó además un análisis de funciones discriminantes con las herramientas de Biomapper 4.0, utilizando las ocurrencias de ambas especies y las mismas EGVs seleccionadas para el ENFA (Sattler *et al.* 2007; Hirzel *et al.* 2008). El análisis discriminante maximiza a lo largo de un factor (en el caso de que sean sólo dos especies) la varianza entre especies, minimizando la varianza intraespecífica (Hirzel *et al.* 2008). Esto permite resumir en este factor la información de las EGV analizadas pero en función de la mayor diferenciación entre las especies. La representación gráfica de las frecuencias relativas de cada especie sobre este factor, fue utilizada para observar la separación entre especies (Sattler *et al.* 2007; Praca y Gannier 2008). Los valores correspondientes a las ocurrencias de cada especie y del área de estudio para el factor discriminante se usaron para estimar la amplitud de nicho

ecológico respecto a los aspectos del paisaje analizados mediante el índice estandarizado de Levins y el índice de Hurlbert (B'), y la superposición de nichos mediante el índice de Pianka y el índice de superposición asimétrica de Loyd (Colwell y Futuyma 1971; Hurlbert 1978; Sattler *et al.* 2007; Hirzel *et al.* 2008; Praca y Gannier 2008).

Finalmente, calculé las superficies de áreas categorizadas como aptas para las dos especies en los mapas de HS y su grado de superposición. Para comparar entre áreas aptas para las dos especies vs. áreas aptas para sólo una de ellas, generé una muestra aleatoria de puntos en cada una de éstas (separados por una distancia mínima de 7 km). Comparé los valores para cada EGV mediante una prueba U de Mann-Whitney (Chefaoui *et al.* 2005; Acevedo *et al.* 2007).

### **5.3. Resultados**

Un total de 21 variables eco-geográficas fueron seleccionadas para caracterizar el paisaje del BAAP en los análisis de ENFA para las dos especies (Tablas 5.3.a y 5.3.b). Cuatro variables representaron las condiciones abióticas del paisaje (altitud, pendiente, distancia al río más cercano y frecuencia de ríos en 7 km). La inclusión de la variable “costo de acceso” resultó en modelos de mejor ajuste que los generados al usar otras variables de influencia antrópica directa (rutas, pueblos, etc.). Las restantes variables incluídas caracterizaron la composición y protección del paisaje en las dos escalas seleccionadas (4 y 7 km a la redonda).

La importancia relativa de las EGVs sobre la marginalidad y especialización del puma y el jaguar fue similar para las dos especies (Tablas 5.3.a y 5.3.b). Tanto pumas como jaguares seleccionan hábitats con mayor cobertura y conectividad de bosque nativo, y se ven favorecidos por la protección del hábitat. La protección se presenta como la EGV más importante en el factor de marginalidad de las dos especies, indicando que a pesar de que los ambientes protegidos son relativamente escasos en el área de estudio, ambos felinos ocurren con alta frecuencia dentro o en áreas cercanas a las áreas protegidas. La mayor especialización se presenta con la cobertura de bosque nativo mostrando que los dos felinos son poco tolerantes a la ausencia del paisaje natural de la región. Por otro lado, ambas especies evitan áreas con paisajes heterogéneos y rodeadas por áreas con alta proporción de actividad agrícolas (de pequeña escala e intensiva) y pasturas. Sin embargo, los pumas parecen ser más tolerantes a la frecuencia de agricultura a pequeña escala y pasturas en áreas más cercanas (4 km a la redonda).

**Tabla 5.3.a.** Correlación entre los 7 factores extraídos y las variables eco-geográficas para el análisis factorial de nicho ecológico del puma. El factor 1 explica el 100% de la marginalidad y se aclara entre paréntesis el porcentaje de especialización correspondiente a cada factor.

EGVs	Factor 1 (8%)	Factor 2 (14%)	Factor 3 (12%)	Factor 4 (11%)	Factor 5 (10%)	Factor 6 (6%)	Factor 7 (6%)
Costo de acceso	+	0	0	0	*	0	0
Agricultura intensiva (r4)	--	0	**	0	****	*	***
Agricultura intensiva (r7)	--	***	**	*	0	**	****
Altitud	-	*****	0	*	****	0	****
Protección (r4)	+++++	*	0	0	*	*	*
Protección (r7)	+++++	**	0	0	**	*	**
Bosque nativo (r4)	++	**	****	*****	*	**	***
Bosque nativo (r7)	++	*****	*****	*****	***	*****	0
Conectividad (r4)	++	*	*	*	*	**	*
Conectividad (r7)	++	*	*	**	0	****	**
Agr. pequeña escala (r4)	--	*	*	0	*	**	*
Agr. pequeña escala (r7)	--	0	*****	*	*	***	*
Pasturas (r4)	-	*	0	0	***	0	***
Pasturas (r7)	-	**	*	**	****	**	*
Pendiente	0	*	*	*	****	*	****
Plantaciones forestales (r4)	+	0	0	0	*	0	0
Plantaciones forestales (r7)	+	*	0	0	*	*	0
Distancia a ríos	--	**	0	0	0	*	*
Frecuencia ríos (r7)	++	*	*	*	*	*	**
Heterogeneidad (r4)	--	*	*	0	**	**	*
Heterogeneidad (r7)	--	*	**	**	**	****	*

**Tabla 5.3.b.** Correlación entre los 8 factores extraídos y las variables eco-geográficas para el análisis factorial de nicho ecológico del jaguar. El factor 1 explica el 100% de la marginalidad y se aclara entre paréntesis el porcentaje de especialización correspondiente a los otros factores.

EGV	Factor 1 (16%)	Factor 2 (18%)	Factor 3 (13%)	Factor 4 (9%)	Factor 5 (8%)	Factor 6 (6%)	Factor 7 (6%)	Factor 8 (5%)
Costo de acceso	+	0	*	*	*	0	*	0
Agricultura intensiva (r4)	--	0	*	*	0	0	***	0
Agricultura intensiva (r7)	-	0	*	0	0	*	0	0
Altitud	-	0	*	****	*	0	*****	*
Protección (r4)	+++++	0	0	*	**	0	0	0
Protección (r7)	+++++	0	0	**	**	*	0	0
Bosque nativo (r4)	++	****	***	**	***	**	****	0
Bosque nativo (r7)	+++	*****	*	*	*	**	*	*****
Conectividad (r4)	++	*	*	***	***	*****	*	*****
Conectividad (r7)	++	***	**	*	*****	*	*	***
Agr. pequeña escala (r4)	--	*	****	****	***	****	*	*
Agr. pequeña escala (r7)	--	*	*****	*	***	****	**	*
Pasturas (r4)	--	0	***	****	*	***	*	*
Pasturas (r7)	--	0	**	****	***	0	****	***
Pendiente	0	0	0	0	*	*	***	*
Plantaciones forestales (r4)	+	0	0	0	0	0	*	0
Plantaciones forestales (r7)	+	0	*	0	0	*	0	0
Distancia a ríos	-	0	0	0	0	0	*	0
Frecuencia ríos (r7)	+	0	*	0	0	*	**	0
Heterogeneidad (r4)	--	0	0	**	*	**	0	*
Heterogeneidad (r7)	--	0	**	*	*	****	0	**

El único tipo de uso de la tierra antrópico que presentó una correlación positiva con el factor de marginalidad para los dos felinos fue el de las plantaciones forestales (Tablas 5.3.a y 5.3.b). Ambas especies ocupan ambientes menos accesibles para el hombre, sin embargo la baja especialización relacionada a la accesibilidad indicaría cierta tolerancia de pumas y jaguares a la presión humana representada de esta forma. El puma y el jaguar habitan áreas de baja altitud en relación a lo disponible en el área de estudio, mientras que la pendiente del terreno muestra poca importancia relativa. La distancia y frecuencia de ríos tienen efectos antagónicos sobre la marginalidad del puma y el jaguar, donde ambas especies ocupan con mayor frecuencia áreas alejadas de los ríos principales pero con una frecuencia relativamente alta de cursos de agua en las áreas aledañas.

Se extrajeron para los modelos de aptitud de hábitat 7 factores para el puma (83% de la información explicada y 66% de la especialización) y 8 para el jaguar (90% de la información explicada y 81% de la especialización). Los modelos de HS (Fig. 5.3.a y b) mostraron alta capacidad predictiva para las dos especies, logrando un mejor ajuste para el puma ( $B_{\text{cont}(W)} = 0,77$ ;  $s = 0,3$ ) que para el jaguar ( $B_{\text{cont}(W)} = 0,64$ ;  $s = 0,32$ ). En ambos casos los desvíos fueron relativamente grandes indicando baja estabilidad de los modelos principalmente en los valores altos de HS que fueron finalmente incluidos en una misma categoría (Fig. 5.3.a y 5.3.b). Los valores límite de HS usados para diferenciar entre hábitat marginal y hábitat apto fueron similares para ambas especies (puma HS = 30; jaguar HS = 25).

Fig. 5.2.a)

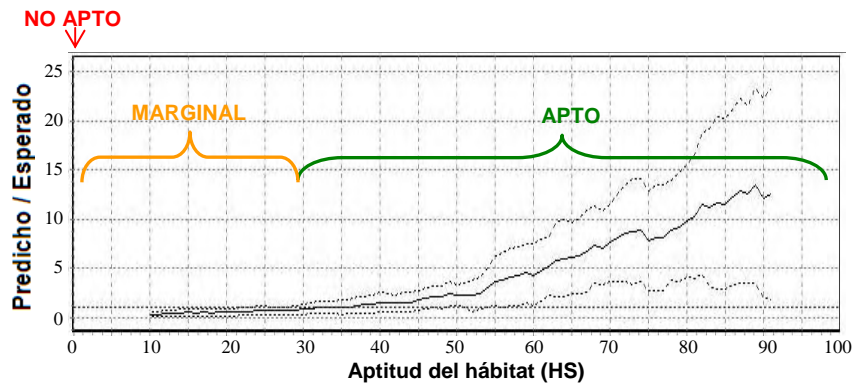
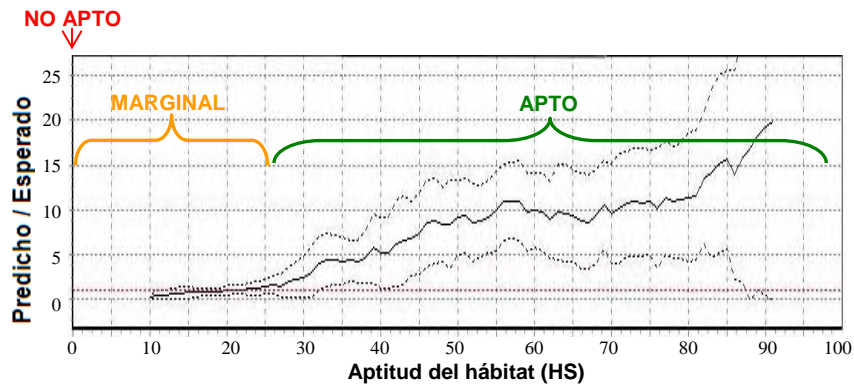


Fig. 5.2.b)



**Figura 5.2.** Curvas de evaluación para los modelos de HS de puma (a) y jaguar (b) usando el índice de Boyce continuo propuesto por Hirtzel *et al.* (2006). Sobre el eje  $x$  están representados los valores de aptitud de hábitat, mientras que en el eje  $y$  se expresa la proporción de ocurrencias predichas por el modelo sobre las esperadas en función de la superficie disponible para cada valor de HS. La curva continua representa la media y las líneas discontinuas negras los desvíos estándar de la validación cruzada con 10 particiones. La línea discontinua roja muestra el valor esperado para un modelo aleatorio (PE = 1). Se detallan los límites usados para reclasificar los mapas de aptitud de hábitat (Fig. 5.3).

Fig. 5.3.a)

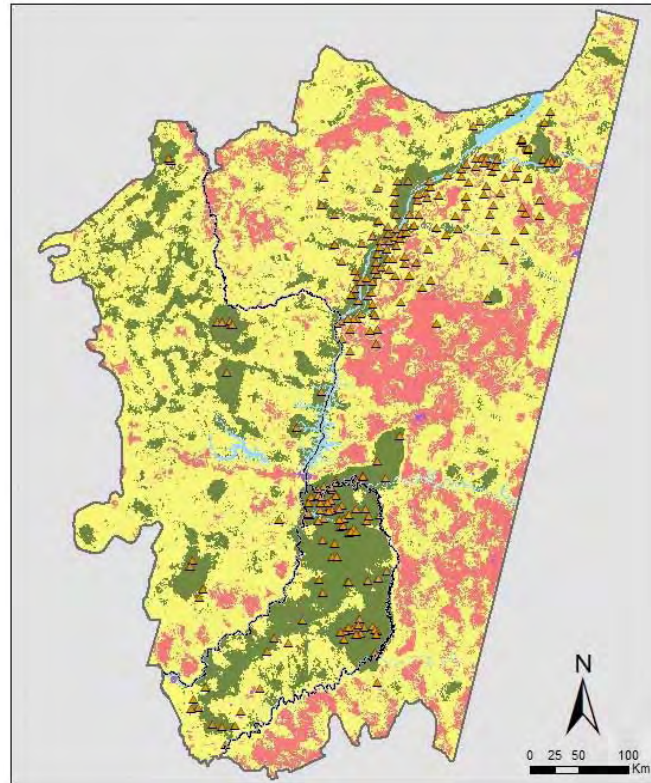
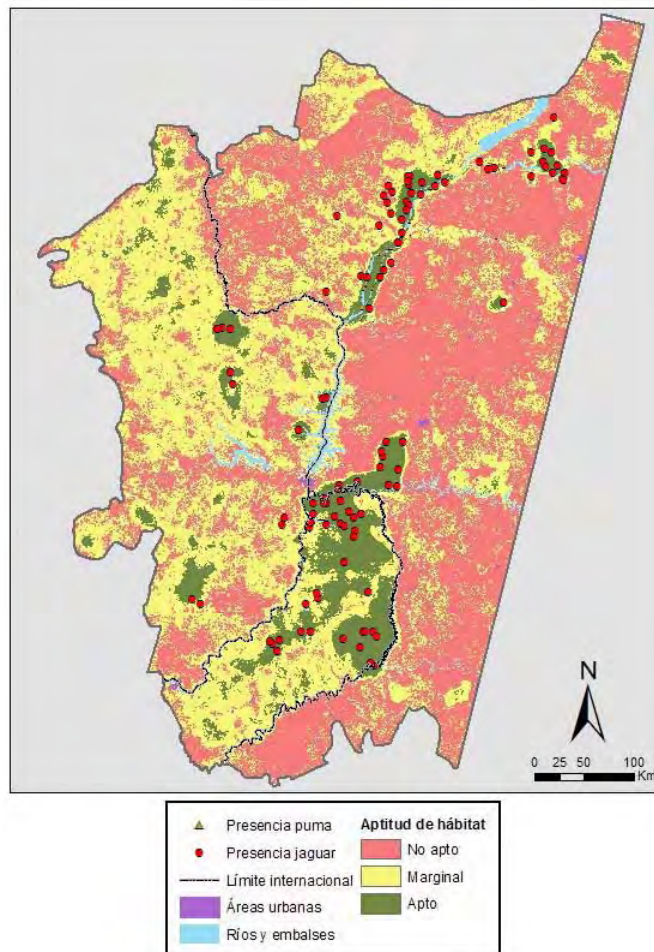


Fig. 5.3.b)



**Figura 5.3.** Mapa de aptitud de hábitat y datos de presencia utilizados en el ENFA para el puma (a) y el jaguar (b).

La marginalidad global fue alta para las dos especies (Tabla 5.4), mostrando que bajo las condiciones actuales del paisaje tanto el puma como el jaguar habitan preferentemente en regiones diferenciadas de las características predominantes en el área de estudio. A pesar de la similitud en la respuesta de ambas especies, el puma demostró una mayor Tolerancia global (Tabla 5.4) que se manifestó en casi el doble de la superficie categorizada como apta para esta especie respecto al jaguar (Tabla 5.4; Fig. 5.3). Todas las áreas consideradas aptas para el jaguar también fueron categorizadas como aptas para el puma, pero sólo el 47% de las áreas aptas para el puma tuvieron esta categoría para el jaguar (Fig. 5.3).

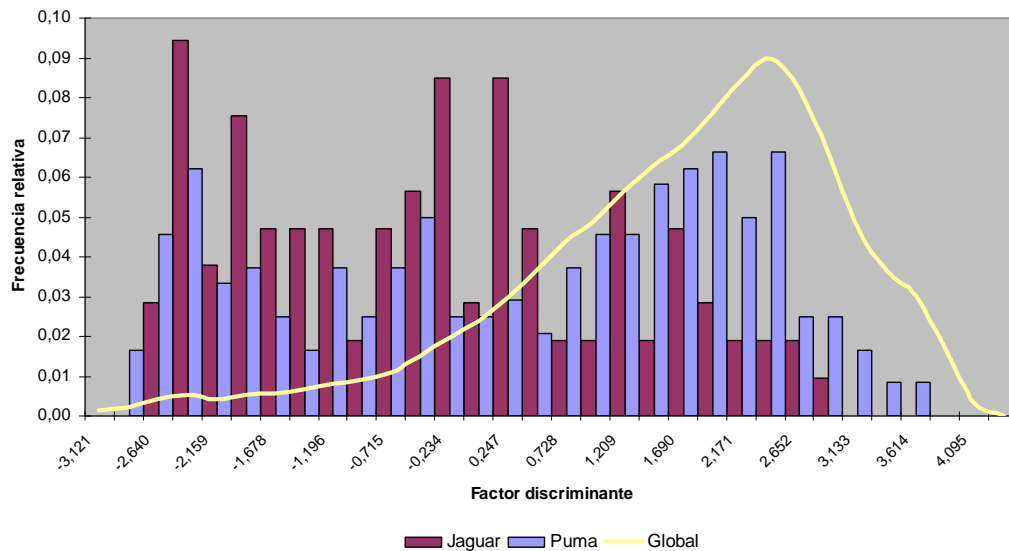
El análisis de funciones discriminantes no diferenció claramente las especies estudiadas, encontrando una notable superposición de sus nichos respecto a las variables y el área de estudio analizadas (Fig. 5.4; índice de solapamiento de nichos de Pianka  $O = 0,751$ ). Sin embargo, al igual que lo expuesto por la Tolerancia global, el puma presentó una mayor amplitud de nicho que el jaguar (Tabla 5.4; Fig. 5.4). El índice de superposición asimétrica de Loyd mostró una mayor superposición del nicho del jaguar con el del puma que el recíproco (Tabla 5.4).

**Tabla 5.4.** Caracterización de la amplitud nicho ecológico del puma y el jaguar a partir del análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) y el análisis de funciones discriminantes.

	Marginalidad (M)	Tolerancia (T)	Superficie de hábitat apto (km <sup>2</sup> )	Amplitud de nicho		Superposición asimétrica de Lloyd	
				Índice de Levins estandarizado (B*)	Índice de Hurlbert	<i>Puma</i>	<i>Jaguar</i>
<i>Puma</i>	1,75	0,83	52.617	0,68	0,32	-	2,58
<i>Jaguar</i>	2,58	0,64	23.968	0,54	0,18	5,87	-

Las áreas que fueron categorizadas como aptas sólo para el puma, presentaron diferencias para la mayoría de las EGVs analizadas respecto a las áreas aptas para las dos especies (Tabla 5.5). Los pumas encuentran como aptas áreas con menor presencia y conectividad de bosque nativo y menor grado de protección. Por otro lado, y como se observó también en la Tabla 5.3.a, los pumas parecen ser más tolerantes a la presencia de matrices antrópicas, especialmente agricultura a pequeña escala y pasturas. Aunque con diferencias menos marcadas, los pumas encuentran como aptas áreas más accesibles para el hombre y de menores pendientes, respecto a las áreas aptas para las dos especies (Tabla 5.5).





**Figura 5.4.** Frecuencia relativa de la presencia de ambas especies (barras) y de las celdas del área de estudio (línea) caracterizadas a lo largo del factor discriminante que resume las características del nicho de ambas especies para las EGVs analizadas.

**Tabla 5.5.** Comparación entre las regiones categorizadas aptas para el puma y el jaguar, y las regiones clasificadas sólo aptas para el puma. Las EGVs se ordenaron de mayor a menor diferenciación por el valor del estadístico Z de la prueba U de Mann-Whitney ( $n = 590$  puntos aleatorios para cada región).

EGV	Apto jaguar y puma		Apto sólo puma		U de Mann-Whitney	
	Media	Error est.	Media	Error est.	Z	Sig.
Bosque nativo (r7)	811,3	13,4	443,3	11,0	-18,230	< 0,001
Bosque nativo (r4)	288,1	4,8	151,3	4,2	-18,156	< 0,001
Conectividad (r4)	155,5	2,7	87,0	2,3	-16,990	< 0,001
Conectividad (r7)	222,3	4,1	127,7	3,4	-15,920	< 0,001
Protección (r4)	16,23	0,96	1,62	0,21	-14,459	< 0,001
Protección (r7)	15,46	0,85	2,42	0,24	-14,347	< 0,001
Agr. pequeña escala (r4)	78,7	3,0	147,6	3,7	-14,039	< 0,001
Pasturas (r4)	21,4	1,6	62,0	2,8	-13,551	< 0,001
Heterogeneidad (r4)	0,62	0,01	0,85	0,01	-13,128	< 0,001
Heterogeneidad (r7)	0,69	0,01	0,90	0,01	-12,752	< 0,001
Pasturas (r7)	83,1	4,7	196,3	8,1	-12,476	< 0,001
Agr. pequeña escala (r7)	278,1	8,6	440,5	9,2	-12,233	< 0,001
Agricultura intensiva (r7)	98,9	5,4	187,7	7,8	-11,192	< 0,001
Agricultura intensiva (r4)	29,5	1,8	57,8	2,8	-10,588	< 0,001
Costo de acceso (min)	48,5	1,2	33,3	0,9	-9,020	< 0,001
Pendiente (°)	4,8	0,1	3,4	0,1	-8,372	< 0,001
Plantaciones forestales (r7)	13,6	1,7	4,5	0,8	-4,114	< 0,001
Plantaciones forestales (r4)	36,6	4,3	14,5	2,4	-3,888	< 0,001
Distancia ríos (m)	2734,9	106,9	2316,0	91,3	-2,355	0,019
Altitud (m.s.n.m)	304,1	4,9	283,4	4,4	-1,988	0,047
Frecuencia ríos (r7)	118,1	5,3	105,6	4,9	-1,809	0,070

## **5.4. Discusión**

### **5.4.1. Respuestas del puma y el jaguar a las modificaciones del hábitat**

La respuesta de las especies ante las condiciones del hábitat y las presiones humanas puede manifestarse, de diferentes maneras y a distintas escalas, en un complejo marco de interacciones (Purvis *et al.* 2000; Heglund 2002; Gehring y Swihart 2003; Storch y Gaston 2004; Boyd *et al.* 2008). Estas relaciones pueden ser analizadas a nivel global en función de la distribución de la especie, a nivel regional relacionándolo con un ambiente en particular, o a nivel local observando los efectos antrópicos sobre la selección del hábitat (Johnson 1980; Wiens 1989; Heglund 2002; Gehring y Swihart 2003; Menke *et al.* 2009). Entre las diversas aplicaciones que tienen los modelos de aptitud de hábitat, se destaca su uso para generar hipótesis sobre las características del nicho ecológico de las especies en relación a características del hábitat a diferentes escalas espaciales (globales y regionales principalmente; Hirzel y Le Lay 2008). El análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) presenta la ventaja de su simplicidad para comparar este tipo de interacciones entre especies similares a través de los índices generados del propio análisis (Hirzel *et al.* 2002). Sattler *et al.* (2007), por ejemplo, utilizaron ENFA y análisis discriminante para caracterizar el nicho ecológico y los requerimientos de hábitat a escala regional de dos especies crípticas de murciélagos en Suiza (*Pipistrellus pipistrellus* y *P. pygmaeus*), encontrando que *P. pygmaeus* tiene un nicho restringido y puede encontrarse seriamente amenazada, mientras que *P. pipistrellus* es una especie generalista y con una amplia distribución que utiliza incluso áreas altamente disturbadas. Otros trabajos similares fueron desarrollados con especies de ratones alpinos del género *Apodemus* (Reutter *et al.* 2003); para ungulados Africanos en Zimbabwe (Traill y Bigalke 2007), e incluso para mamíferos marinos en el noreste del Mar Mediterraneo (Praca y Gannier 2008). De manera análoga, el ENFA fue utilizado por Chefaoui *et al.* (2005) para comparar la distribución y estado de conservación de dos especies de escarabajos estercoleros (*Copris hispanus* y *Copris lunaris*), y fundamentalmente para diferenciar aquellas áreas con aptitud para las dos especies y aquellas áreas ocupadas por sólo una de ellas.

En este capítulo, utilicé el ENFA para comparar la respuesta del puma y el jaguar a escala regional, ante un ambiente altamente modificado por el hombre como es el

Bosque Atlántico del Alto Paraná. Mis resultados apoyaron la hipótesis de mayor plasticidad del puma ante la modificación o destrucción del hábitat por parte del hombre. Las dos especies presentaron el mismo sentido en la respuesta a las variables analizadas, resultando en una alta marginalidad global, lo que era esperado considerando el alto grado de conversión que ha sufrido el paisaje del BAAP. Tanto el puma como el jaguar demostraron una importante dependencia de la presencia de bosque nativo, y se vieron afectados negativamente por ambientes modificados por el hombre. Los mapas de aptitud de hábitat mostraron que todas las áreas clasificadas como aptas para el jaguar fueron también aptas para el otro gran felino del BAAP. Sin embargo, el puma demostró una mayor tolerancia y amplitud de nicho que el jaguar, lo que se manifestó en que más del doble de la superficie de hábitat apto para el primero no lo es para el segundo, en una región antiguamente ocupada por las dos especies.

Considerando que la distribución de ambas especies era continua en la región, y que las alteraciones humanas implicaron principalmente la conversión del bosque nativo, era esperable que la mayor ocurrencia de las especies estuviera asociada a una mayor cobertura y conectividad del bosque nativo. Sin embargo, otras variables ambientales mostraron, también, cierto grado de importancia. La altitud, por ejemplo, presentó una relación negativa con el primer factor y cierta importancia en la especialización de ambas especies, indicando que estos felinos ocuparían con mayor frecuencia áreas bajas. La ausencia actual de bosque nativo y de ambos felinos en el planalto oriental del área de estudio (áreas con mayor altitud en toda la región), sugiere que la importancia relativa de este factor podría ser un efecto de haber incorporado esta región dentro del área de estudio. Por otro lado, la relación negativa encontrada entre ambas especies y la distancia a los ríos es curiosa, principalmente para el jaguar, al que se lo ha descrito como una especie asociada a los cursos de agua (Crawshaw Jr y Quigley 1991; Sunquist y Sunquist 2002). Esto podría tratarse de un efecto del muestreo, considerando que muchas veces los registros son colectados en sendas o caminos que se construyen evitando los frecuentes cursos de agua de la región. Sin embargo, al haberse considerado sólo ríos y arroyos principales, la relación negativa con la distancia a estos cursos de agua podría estar principalmente vinculada con el uso de estos ríos como vías de acceso de cazadores (Di Bitetti *et al.* 2008b).

Los diferentes usos de la tierra tienen efectos similares en las dos especies, con las plantaciones forestales detectadas como el único uso que presenta una relación positiva con la ocurrencia de pumas y jaguares. El uso de las plantaciones por estos felinos fue

documentado con trampas fotográficas en la Provincia de Misiones, al igual que sus principales presas (tapires, venados, etc.; A. Paviolo, datos no publicados). Di Bitetti *et al.* (2006b) describen la ocurrencia de ocelotes (*Leopardus pardalis*) dentro de plantaciones forestales en esta misma región, mostrando que estos felinos hacen uso habitual de estas áreas pero con abundancias significativamente menores respecto al bosque nativo en áreas cercanas. El alto grado de cobertura que ofrecen las plantaciones, la presencia de presas, la baja densidad poblacional humana que suele estar asociada a esta actividad, y el control de acceso que hacen los propietarios para evitar el robo de madera o el riesgo de incendios, pueden ser factores determinantes para que pumas y jaguares utilicen estos ambientes antrópicos. Sin embargo, la baja frecuencia relativa de las plantaciones forestales en relación a los demás usos en el área de estudio (ver Capítulo II) puede estar aumentando su importancia relativa en el factor de marginalidad con que sólo pocas ocurrencias de estas especies se encuentren en este tipo de uso (debido a que la frecuencia media para el área de estudio es extremadamente baja). Por ello, estos resultados deben ser tomados con cautela.

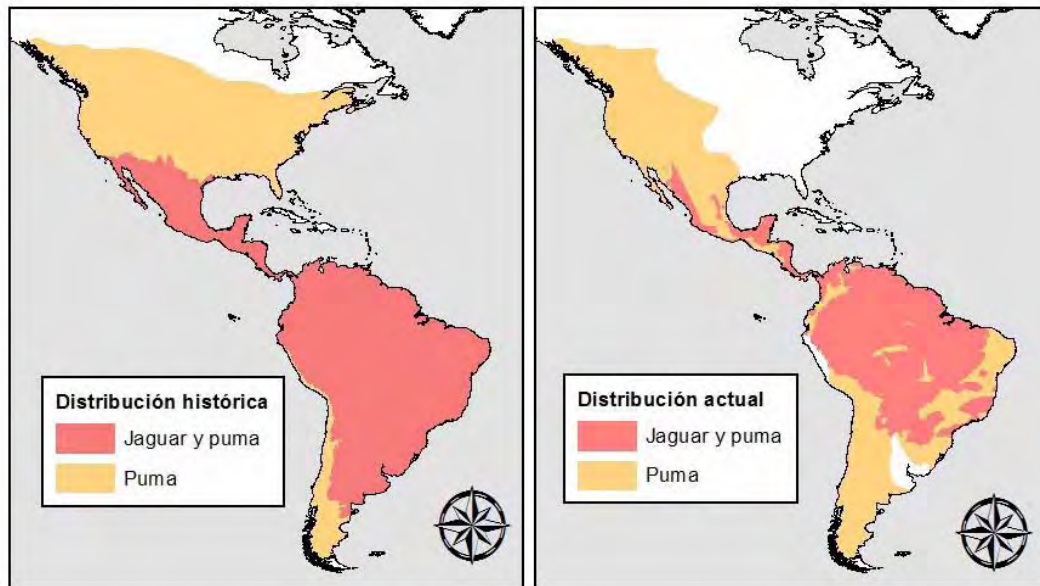
A pesar de estas similitudes y el alto solapamiento en el nicho de las dos especies, la mayor tolerancia y amplitud de nicho del puma conducen a que una importante superficie del área de estudio sea categorizada como apta sólo para esta especie. Estas áreas sólo aptas para el puma se caracterizaron principalmente por la menor disponibilidad y conectividad del bosque nativo y, por lo tanto, por una mayor proporción de usos y presión antrópica comparado con las áreas compartidas con el jaguar. Entre estos usos se destacaron la frecuencia de pasturas y actividades agrícolas a pequeña escala en el entorno de las áreas que sólo son aptas para el puma (Tabla 5.5).

Comparando estos resultados a escala regional (en todo el BAAP) con los trabajos existentes de selección de hábitat a escala local, encontramos patrones similares. Numerosos trabajos de seguimiento de animales con radio collar describen que tanto el puma como el jaguar evitan hábitats altamente disturbados y seleccionan en sus territorio áreas con cierto grado de cobertura o protección (Crawshaw Jr y Quigley 1991; Dickson y Beier 2002; Silveira 2004; Cullen Jr. 2006; Kautz *et al.* 2006; Cavalcanti 2008; Land *et al.* 2008; entre otros). Los jaguares utilizan preferentemente áreas boscosas y bañados (categorizados como “bosque nativo” en este trabajo, ver Capítulo II) en la región norte del BAAP, evitando las áreas más afectadas por la actividad del hombre (Cullen Jr. 2006). A su vez, los pumas también evitan los ambientes más disturbados pero utilizan con mayor frecuencia que el jaguar las áreas de

pasturas y bosques secos (D. Sana, datos no publicados; Cullen Jr. 2006). Un resultado similar describen Zuercher *et al.* (2001) para pumas y jaguares en la región central del BAAP en Paraguay. Silveira (2004), en un estudio comparativo entre el puma y el jaguar para la región del Cerrado y Pantanal brasilero, encontró un patrón parecido en el comportamiento del jaguar respecto a la selección de áreas con ambientes naturales (bosques y cerrado en este caso), evitando áreas disturbadas. En cambio, el puma utilizó con mayor frecuencia que el jaguar ambientes alterados, aunque en las áreas más fragmentadas el puma también muestra preferencia por ambientes boscosos (Silveira 2004).

Algunos de los patrones de uso y retracción del hábitat de estas especies en el BAAP se correlacionan también con lo ocurrido a escala global. Si bien los datos de distribución histórica son imprecisos, se estima que históricamente el jaguar era simpátrico con el puma en toda su distribución, mientras que el 48% del rango del puma no estaba ocupado por el jaguar (Fig. 5.5). Las principales diferencias se encontraban a nivel latitudinal, llegando el puma históricamente a latitudes más extremas tanto en el hemisferio norte como en el hemisferio sur (Fig. 5.5; Tabla 5.6). También ambas especies presentan un rango altitudinal muy amplio (Tabla 5.6), pero el puma nuevamente presenta los registros más extremos. La variación latitudinal y altitudinal de ocurrencia histórica de estos grandes felinos demuestran que hace poco más de 100 años ambos podían encontrarse en una gran cantidad y diversidad de ambientes (más de 200 eco-regiones; Tabla 5.6).

Pumas y jaguares sufrieron una retracción importante en su distribución, asociada principalmente a las presiones humanas (Fig. 5.5; Sunquist y Sunquist 2002). A grandes rasgos, el puma perdió alrededor del 28% de su rango histórico mientras que el jaguar desapareció de aproximadamente el 39% de su distribución (Zeller 2007). Si bien pumas y jaguares desaparecieron de zonas en común, como la Pampa Húmeda argentina y de algunas regiones de las costas pacíficas y atlánticas de Sudamérica, en la mayor parte de las áreas donde el jaguar ha retrocedido el puma aún persiste (Fig. 5.5). Al cuantificar este fenómeno a escala regional en el BAAP, encontramos que los valores de retracción son más extremos en este ambiente, donde la reducción del hábitat disponible sería de un 81% de la superficie para el puma y de un 91% para el jaguar. Al igual que lo ocurrido a escala continental, el puma persistiría en áreas donde el jaguar ya no se encuentra (Fig. 5.3.a y b; Tabla 5.4).



**Figura 5.5.** Rangos de distribución histórica (izquierda) y actual (derecha) aproximados del puma y el jaguar (Currier 1983; Sanderson *et al.* 2002c; Sunquist y Sunquist 2002; Patterson *et al.* 2005; Zeller 2007).

**Tabla 5.6.** Características generales del rango de distribución histórico del puma y el jaguar

Especie	Rango latitudinal <sup>a</sup> <i>Total (rango)</i>	Altitud <sup>b</sup> <i>(m.s.n.m)</i>	Ecorregiones <sup>a,c</sup>
<i>Puma</i>	112° (59°N – 53°S)	0 a 5800	285
<i>Jaguar</i>	79° (35°N – 44°S)	0 a 3800	211

<sup>a</sup> Estimado a partir de los rangos históricos aproximados (Currier 1983; Sanderson *et al.* 2002c); <sup>b</sup> Sunquist y Sunquist (2002); <sup>c</sup> Ecorregiones (Olson *et al.* 2001b) que coinciden con el rango histórico, para el jaguar ver más detalles en Sanderson *et al.* (2002a).

#### 5.4.2. ¿Por qué el jaguar y el puma muestran respuestas de diferente magnitud a las presiones antrópicas?

En un análisis a nivel mundial, Cardillo *et al.* (2004) encontraron una relación directa entre el impacto humano (medido a través de la densidad de población humana) y el riesgo de extinción de especies de carnívoros. El resultado más llamativo de este trabajo fue que además de la presión antrópica, algunas características biológicas especie-específicas también adquieren un gran protagonismo cuando se quieren conocer las causas de su riesgo de extinción, sobre todo en aquellos carnívoros más expuestos a las poblaciones humanas. El tamaño del área de distribución, la densidad poblacional, la duración del período gestacional y el nivel trófico fueron los predictores biológicos más importantes (Cardillo *et al.* 2004). Swihart *et al.* (2003) encontraron que la amplitud del

nicho trófico y de uso de hábitat, en conjunto con la cercanía a los bordes de los rangos de distribución, constituían las principales variables que explicaban la sensibilidad de 32 especies de vertebrados a la fragmentación del hábitat. Estos hallazgos resaltan la necesidad de comprender los factores biológicos implicados en la respuesta diferencial de estas dos especies ante las acciones humanas para delinear acciones de conservación. Especies de amplio rango de distribución normalmente se caracterizan por ser especies generalistas, con nichos ecológicos amplios tanto a nivel trófico como de requerimientos de hábitat (Lawton 1993; Swihart *et al.* 2003; Jetz *et al.* 2008). Esto implica que las especies de amplia distribución no sólo ocupan regiones más extensas sino que habitan un mayor número de sitios dentro de su mismo rango de distribución que especies más especializadas con las que coexisten (Jetz *et al.* 2008). El rango histórico más extenso del puma (Fig. 5.5) podría ser consecuencia de su mayor capacidad para explotar un rango más amplio de hábitats que el jaguar, incluso dentro del rango de distribución compartido por ambos (Iriarte *et al.* 1990). La pérdida y modificación de los ambientes naturales generan nuevos ambientes antropizados, que en algunos casos sólo podrían ser aprovechados por especies como el puma. La mayor tolerancia y amplitud de nicho que describimos para esta especie ante el alterado paisaje del BAAP, concuerda con esta hipótesis, mostrando que el puma está ocupando a escala regional diversos ambientes modificados por el hombre que ya no son aptos para el jaguar.

Es difícil determinar cuáles son las características fisiológicas o comportamentales que permiten al puma ocupar una mayor diversidad de ambientes, tanto fuera como dentro del rango compartido con el jaguar. La mayor diferencia histórica entre las dos especies está marcada por la latitud, factor correlacionado directamente con la temperatura y la productividad de los ambientes. La base de presas está naturalmente determinada por la productividad, afectando, de manera indirecta, la abundancia y el tamaño de los territorios de muchos depredadores (Herfindal *et al.* 2005; Di Bitetti *et al.* 2008a). Como discutiré más adelante, la escasez de presas podría ser un factor limitante para que el jaguar subsista en algunos ambientes, y en particular, a mayores latitudes. Sin embargo, especialmente en América del Norte, existe una importante abundancia de presas de gran tamaño hasta altas latitudes en áreas históricamente sólo ocupadas por el puma (Reid 2006), lo que sugiere que otros factores podrían estar determinando los límites latitudinales de la distribución del jaguar. La mayor reducción en la distribución del jaguar ocurrió justamente en los extremos norte y sur de su rango histórico (Fig.

5.5). Swihart *et al.* (2003) encuentran que especies que se encuentran en los límites de su rango de distribución son más sensibles a la fragmentación y pérdida del hábitat. La interacción entre limitantes ambientales y el impacto humano podría explicar una mayor retracción del jaguar respecto al puma en el norte de la Patagonia Argentina y el sur de los Estados Unidos (Fig. 5.5), sin descartar otros factores que pueden estar interviniendo en estas regiones (presencia de otros depredadores como osos y lobos al norte, grado histórico de impacto humano, etc.). Si bien el BAAP constituye hoy el límite sur de la distribución del jaguar, históricamente su distribución se extendía unos 1.500 km hacia el sur 150 años atrás (Fig. 5.5). Por ello, las interacciones entre impacto humano y el límite de distribución no serían un argumento suficiente para explicar la mayor retracción del jaguar en el BAAP.

Las modificaciones en los ambientes naturales por causas humanas en general producen también un empobrecimiento en el hábitat que, desde la perspectiva de los grandes carnívoros, se traduce en la disminución de la base de presas (Cullen Jr. *et al.* 2001). Las presas de mayor tamaño son las primeras en verse afectadas por las presiones humanas, ya sea por persecución directa, por la reducción en el hábitat disponible o por la menor disponibilidad de alimento. Esto fue documentado en diversos ambientes dentro del rango de distribución del puma y el jaguar (Novack *et al.* 2005) y particularmente en varias regiones del BAAP (Cullen Jr. *et al.* 2000; Cullen Jr. *et al.* 2001; Di Bitetti *et al.* 2008b; Paviolo *et al.* en prensa). Pumas y jaguares son especies oportunistas, con nichos tróficos amplios que en general tienen una importante superposición cuando las especies habitan en simpatria (ver revisiones realizadas por Iriarte *et al.* 1990; de Oliveira 2002). El puma tiene un menor tamaño corporal que el jaguar en toda su distribución (Iriarte *et al.* 1990), y donde convive con el jaguar se describió que generalmente consume presas de menor tamaño (Polisar *et al.* 2003; Scognamillo *et al.* 2003; Haines 2006). Por ello, ante la disminución de la disponibilidad de presas grandes, causada por el hombre, los jaguares se verían más perjudicados porque no podrían cubrir sus requerimientos energéticos con presas pequeñas o medianas (Novack *et al.* 2005). Esto sería determinante en la capacidad del puma para sobrevivir en ambientes altamente disturbados, e incluso recolonizar áreas donde había sido extirpado, ante la recuperación de presas menores o la presencia de presas exóticas (Novaro *et al.* 2000; Thompson *et al.* 2009). Esto podría también explicar el menor efecto negativo sobre el puma de las pasturas y las áreas agrícolas a



pequeña escala en el BAAP, ya que estos usos posiblemente albergan abundantes presas medianas y pequeñas (Perovic 2002b).

Otros elementos importantes para comparar entre estas especies son el tamaño del territorio y la densidad en las que habitan. Si bien no existen muchos trabajos comparativos, el territorio del puma parece ser de menor tamaño que el del jaguar donde habitan en simpatria (Scognamillo *et al.* 2003; Silveira 2004). Esta diferencia posiblemente esté relacionada a, por un lado, la menor demanda energética absoluta del puma y, por otro, a una relativamente mayor biomasa de presas potenciales disponibles determinada por su mayor amplitud trófica. Territorios menores favorecerían que el puma pueda ocupar parches de hábitat más pequeños que el jaguar y a su vez implicaría que en los parches de hábitat relativamente grandes, un número proporcionalmente menor de individuos que lo ocupan estarían en potencial contacto con los bordes del parche y con el hombre. Apoyando esta hipótesis, encontramos que en el BAAP las regiones sólo aptas para el puma se caracterizan por áreas con menor frecuencia de bosque nativo, asociadas a parches de bosque de menor tamaño (Tabla 5.5). Sin embargo, son muy pocos los trabajos que estudian el tamaño del territorio de estas especies comparativamente y este patrón podría variar a lo largo de su distribución.

Trasladando esta relación de territorios a densidades poblacionales, esto implicaría que los pumas serían naturalmente más abundantes que los jaguares, y por lo tanto sus poblaciones menos propensas a extinguirse. Silveira (2004) estima a partir del tamaño del territorio, que la densidad de pumas es unas 3 veces más alta que las de jaguares en diferentes áreas de la región central de Brasil. Utilizando trampas fotográficas, Paviolo *et al.* (2008; 2009) encontraron densidades de puma entre 1,4 y 7 veces más altas que las de jaguar en el BAAP, posiblemente también asociado a territorios de pumas más pequeños (estimado a partir de las diferencias en la media de la distancia máxima entre recapturas; A. Paviolo, datos no publicados). Sin embargo, como mencionamos en el capítulo anterior, varios autores sugieren que hasta la década de 1990 el jaguar era posiblemente más abundante que el puma en la región (Crespo 1982; Crawshaw Jr. 1995; Paviolo *et al.* 2009). Noss *et al.* (2004), también mediante trampas fotográficas, encontraron densidades de pumas superiores a las de jaguares en los bosques secos de Bolivia, mientras que los jaguares presentaron densidades más altas que los pumas en los bosques húmedos de Belice. Silveira (2004) propone que estas diferencias entre la abundancia relativa podría estar relacionado a una mayor o menor representación de los hábitats preferenciales de cada especie en diferentes regiones. Noss *et al.* (2004)

mencionan a las precipitaciones como una de las posibles explicaciones para estas diferencias, asociando a las mayores densidades relativas de pumas con ambientes más secos. El hecho de que la abundancia proporcional de estas dos especies varíe a lo largo de su distribución significa que no sería la densidad natural más alta del puma una de las causas principales que justifique su respuesta diferencial a lo largo de su distribución.

Los grandes depredadores históricamente han sido perseguidos por el hombre (Kellert *et al.* 1996; Inskip y Zimmermann 2009; Karanth y Chellam 2009). La mortalidad directa causada por el hombre afectó a pumas y jaguares a lo largo de su distribución (Kellert *et al.* 1996; Sunquist y Sunquist 2002). Las dos especies fueron y son perseguidas como trofeos de caza, por miedo, o por los conflictos por la depredación de ganado, y sus efectos han sido notables en su retracción (Logan *et al.* 1986; Hoogesteijn y Mondolfi 1992; Aranda 1996; Harveson *et al.* 1999; Cunningham *et al.* 2001; Perovic 2002b; Sunquist y Sunquist 2002). No obstante, en las regiones donde habitan pumas y jaguares, el jaguar suele ser percibido como una mayor amenaza tanto para el hombre como para el ganado doméstico (Conforti y Azevedo 2003; Paviolo *et al.* 2009), a pesar de que en muchas de estas regiones el puma significa una mayor fuente de pérdidas de ganado o de accidentes con humanos. La percepción cultural de los grandes carnívoros tiene grandes implicancias en su persecución. Kellert *et al.* (1996), por ejemplo, describen cómo el puma es menos perseguido que osos pardos (*Ursus arctos*) y lobos (*Canis lupus*) en Norteamérica, a pesar de que el puma causa mayores daños en el ganado y en algunas regiones es incluso más peligroso para el hombre.

Por otro lado, a diferencia del puma, el jaguar fue históricamente cazado por el valor de su piel, lo que tuvo un importante impacto en la disminución y desaparición de muchas poblaciones (Sunquist y Sunquist 2002). Si bien desde la convención CITES la persecución del jaguar por su piel disminuyó notablemente, y la especie está protegida legalmente en muchos países (incluso con mayores niveles de protección que el puma), la mortalidad inducida por el hombre sigue siendo una causa muy importante de la declinación de las poblaciones de esta especie (Crawshaw Jr. 2002; Paviolo *et al.* 2008). En el Corredor Verde de Argentina y Brasil (dentro del BAAP), un análisis de viabilidad poblacional indicó que la principal causa de la declinación de los jaguares en esta región y la que más amenaza su supervivencia es la mortalidad directa causada por humanos (Lonsdorf *et al.* en preparación). Por otro lado, la mortalidad directa de jaguares también puede estar relacionada a su demanda de presas de mayor tamaño, ya

que ante la disminución de estas presas los jaguares podrían ser más propensos a la cacería de ganado domestico, favoreciendo su persecución por ganaderos (Azevedo 2008; pero ver Polisar *et al.* 2003). Todas estas evidencias sugieren que, por diversas razones, los jaguares sufren una tasa de mortalidad más alta que el puma por la persecución directa del hombre, lo que podría ser otra de las explicaciones de la diferente magnitud en la respuesta de pumas y jaguares ante la intervención humana.

Cardillo *et al.* (2004) encontraron que la capacidad intrínseca de recuperación poblacional (evaluada mediante el tiempo de gestación), era un predictor importante del riesgo de extinción para los carnívoros que sufren un mayor impacto humano en su rango de distribución. Pumas y jaguares son similares en sus aspectos sociales y reproductivos (Sunquist y Sunquist 2002). Según recopilaciones de diferentes fuentes realizadas por Currier (1983), Seymour (1989) y Sunquist y Sunquist (2002), el tiempo de gestación para el puma estaría entre los 82 y los 93 días, mientras que para el jaguar entre los 91 y los 111 días, marcando que el jaguar podría tener un período gestacional levemente mayor. Otro factor relacionado a la tasa de recuperación es el número de crías por camada (Purvis *et al.* 2000; Cardillo *et al.* 2004), y en este sentido el rango de crías para el puma es de 1 a 6, con medias estimadas por diferentes autores entre 2,2 a 3 crías, con el mayor porcentaje de los casos con 3 cachorros (45%, Currier 1983; Sunquist y Sunquist 2002). Para el jaguar el rango es de 1 a 4 crías (Seymour 1989) y la estimación del tamaño promedio de camada del studbook regional del jaguar en Norteamérica es de 1,74 crías, con un 57% de los casos con un sólo cachorro (North American regional jaguar studbook; Lonsdorf *et al.* en preparación). Estudios más detallados son necesarios para conocer si estas diferencias son determinantes, pero es posible que éstas impliquen que la capacidad de recuperación poblacional del puma sea superior a la del jaguar, favoreciendo la subsistencia de sus poblaciones en ambientes con mayores presiones humanas.

Otra posible causa de las diferencias en la respuesta entre pumas y jaguares asociada a las anteriores, es la liberación competitiva del puma ante la disminución o desaparición del jaguar por las presiones humanas (Moreno *et al.* 2006). Debido a su similitud morfológica y ecológica, diversos autores sugieren que podría existir competencia entre pumas y jaguares, ya sea por interferencia directa o, indirectamente, por utilizar los mismos recursos (Iriarte *et al.* 1990; Haines 2006; Moreno *et al.* 2006). El jaguar, debido a su mayor contextura física, desplazaría por competencia directa al puma hacia hábitats sub-óptimos o mantener sus abundancias relativamente bajas. La intervención

humana podría estar favoreciendo indirectamente al puma al eliminar a su mayor competidor natural, en un efecto similar al documentado como “liberación de los mesodepredadores” en diversos ambientes donde los depredadores tope son diezmados (Crooks y Soule 1999; Crooks 2002; Moreno *et al.* 2006). La mayor amplitud de nicho y capacidad de respuesta poblacional del puma frente a la presencia de disturbios antrópicos, le estaría permitiendo ocupar estos hábitats más alterados que a su vez implican un refugio de su competidor natural (Crooks 2002).

A manera de resumen, podemos citar algunas de las diferentes características discutidas aquí que podrían ser importantes para determinar la diferencia en la magnitud de respuesta del puma y el jaguar ante las alteraciones humanas del hábitat:

- Mayor tolerancia del puma. Un mayor rango histórico de distribución del puma que podría implicar adaptaciones fisiológicas o comportamentales para ocupar un mayor rango de ambientes, entre ellos los “nuevos” ambientes generados por la intervención humana.
- Diferencias en el nicho trófico y energéticas. El puma, a diferencia del jaguar, podría cubrir sus requerimientos energéticos con presas de menor tamaño, permitiéndole ser más tolerante a la ausencia de las presas mayores, que son las primeras en desaparecer por la intervención humana.
- La relación de los depredadores con el hombre. Históricamente el jaguar es una especie que sufre una mayor persecución directa por parte del hombre, pudiendo tener un impacto mayor sobre su tasa de mortalidad respecto al puma donde viven en simpatría.
- Patrones poblacionales intrínsecos. Una mayor tasa reproductiva del puma (reflejada por ejemplo en un mayor número de crías), podría tener un papel importante en sostener o recuperar poblaciones de puma en ambientes con mayores presiones humanas (ej. sostener una mayor tasa de “cosecha”).
- Liberación competitiva del puma. La disminución en la densidad de jaguares o su desaparición en las regiones más alteradas por el hombre, podría estar favoreciendo indirectamente al puma ante la erradicación de un competidor naturalmente más fuerte.
- Otras interacciones entre estos factores. La capacidad del puma de ocupar ambientes más diversos, sostener poblaciones con presas más pequeñas, tener mayor tasa reproductiva y sufrir una menor persecución directa por

parte del hombre, podrían estar interactuando para aumentar la superficie de hábitat apto para poblaciones de puma, su densidad poblacional y, por ende, en la viabilidad de sus poblaciones.

La importancia relativa de estos factores posiblemente es variable a lo largo del tiempo y en las distintas áreas ocupadas por ambas especies. Además, mientras observamos aquí que el jaguar es la especie más sensible a las presiones antrópicas, el puma cumple este rol en diversas regiones donde es el mayor depredador natural (Crooks 2002). Comparando los mapas de aptitud de hábitat de la Figura 5.3 encontramos que la diferente respuesta de pumas y jaguares determina también variaciones en la estructura de sus poblaciones a nivel espacial. Esto podría indicar que el BAAP actualmente presenta niveles de “fragmentación” mayores para el jaguar que para el puma en función de su percepción del paisaje. Este tema será analizado y discutido en mayor profundidad en el siguiente capítulo, enfocado en las interacciones entre el jaguar y el paisaje, y los efectos de estas interacciones en su estructura poblacional y conservación. Pumas y jaguares se ven amenazados por las acciones humanas en diferentes regiones del continente. Sin embargo, mientras que el jaguar manifiesta un creciente retroceso en la mayor parte de su distribución (pero ver Crawshaw Jr. 2002), el puma no sólo mantiene una gran proporción de su rango histórico, sino que se ha recuperado en algunas áreas donde había desaparecido (Novaro y Walker 2005; Di Blanco *et al.* 2008; Thompson *et al.* 2009). Grandes regiones del Continente Americano, especialmente en sus extremos norte y sur, carecen actualmente de uno de sus mayores depredadores naturales, y desconocemos los efectos que esto pueda tener en estos ecosistemas (Terborgh *et al.* 2001). Comprender cómo se relacionan las acciones humanas con el retroceso de estos depredadores puede ser de gran importancia para mitigar sus efectos y tomar acciones de conservación.



## Capítulo VI. Estructura espacial y conservación de los jaguares en el Bosque Atlántico del Alto Paraná<sup>13</sup>

### 6.1. Introducción

En el capítulo I de esta tesis mencioné la importancia que tiene el jaguar para la conservación de la biodiversidad del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP). En esta región, fueron identificadas dos Unidades de Conservación de Jaguar ("JCU"; Sanderson *et al.* 2002a; Sanderson *et al.* 2002c; Zeller 2007), las que se catalogaron entre las áreas prioritarias para la conservación de la especie a nivel continental, y una de ellas, protege la población de jaguares más austral del planeta (Sanderson *et al.* 2002c; ver Capítulo IV). Al ser el depredador de mayor tamaño, el jaguar no sólo es una especie clave para el BAAP (Miller y Rabinowitz 2002), sino que sus demandas de territorio y de recursos, la convierten en una especie estratégica para elaborar y evaluar planes de conservación de la biodiversidad, ya que tiene las características de una especie "paraguas" o "detective del paisaje" (Miller y Rabinowitz 2002; Cullen Jr *et al.*

---

<sup>13</sup> Resultados de este capítulo y los anteriores aportaron a las siguientes publicaciones:

- Paviolo, A., **C. De Angelo**, Y. Di Blanco y M. Di Bitetti. 2008. Jaguar population decline in the Upper Paraná Atlantic Forest of Argentina and Brazil. *Oryx* 42 (4):554–561. doi:10.1017/S0030605308000641.
- Di Bitetti, M., **C. De Angelo**, A. Paviolo, K. Schiaffino y P. Perovic. 2006. Monumento Natural Nacional en peligro: el desafío de conservar al yaguaré en la Argentina. En: *La Situación Ambiental Argentina 2005*, editado por A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. pp 420-431.
- Di Bitetti, M. S., Quiroga, V., **De Angelo, C. D.**, Altrichter, M., Paviolo, A., Cuyckens, E., Boaglio, G., Earnhardt, J. y E. Lonsdorf. en prensa. El yaguaré (*Panthera onca*) en la Argentina: situación poblacional, amenazas y acciones para su conservación. En: *Manejo de fauna en la Argentina: acciones para la conservación de especies amenazadas*, editado por D. Ramadori y G. Porini (Eds.). Dirección de Fauna de la Nación Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Haag, T., A. S. Santos, D. Sana, R. G. Morato, L. Cullen Jr, P. G. Crawshaw Jr., **C. De Angelo**, M. S. Di Bitetti, F. M. Salzano y E. Eizirik. en preparación. The effect of habitat fragmentation on the genetic structure of a top predator: loss of diversity and high differentiation among remnant populations of Atlantic Forest jaguars (*Panthera onca*). En preparación para *Molecular Ecology*.
- Lonsdorf, E., J. M. Earnhardt, M. D. Bitetti, **C. De Angelo**, A. Paviolo y L. Faust. en preparación. Spatially-explicit population viability analysis of jaguars (*Panthera onca*) in the Misiones Province, Argentina. En preparación para *Biological Conservation*.

2005a). Justamente, el jaguar fue seleccionado como especie “paraguas” para priorizar y clasificar las áreas de conservación a lo largo de todo el BAAP en la Visión de Biodiversidad (Di Bitetti *et al.* 2003).

Observamos en los últimos dos capítulos que los jaguares del BAAP se encuentran amenazados por la pérdida y modificación del hábitat, y por la presión humana directa (principalmente por la caza de este felino y sus presas). Un monitoreo participativo permitió determinar que el jaguar ha desaparecido de diversas áreas del BAAP y, mediante el análisis de aptitud de hábitat del Capítulo V, encontramos que alrededor de un 90% de la ecorregión se compone hoy por ambientes poco aptos para la especie. Sumado a esto, evaluaciones poblacionales a escala local muestran que las densidades de jaguar estimadas para el BAAP se encuentran entre las más bajas para la especie (Cullen Jr *et al.* 2005a; Paviolo *et al.* 2008). Paviolo *et al.* (2008) detectaron una importante caída poblacional en la región del llamado Corredor Verde de Argentina y Brasil, el fragmento boscoso más importante en la región y la principal JCU del Bosque Atlántico. Esta situación resalta la urgente necesidad de medidas de manejo y conservación de esta especie a nivel local y regional en el BAAP.

Comprender las interacciones entre las especies y el paisaje permiten direccionar medidas de manejo y conservación, especialmente vinculadas a la planificación en los usos de la tierra, detectar áreas de importancia para la creación de áreas protegidas, corredores biológicos, etc. (Dunning Jr *et al.* 2006). El análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) desarrollado en el capítulo anterior, permitió obtener un mapa preliminar sobre la aptitud del hábitat remanente para el jaguar en el BAAP. Sin embargo, diferentes autores sugieren que el ENFA, al basarse sólo en datos de presencias, puede sobrestimar las regiones aptas para la especie (Zaniewski *et al.* 2002; Engler *et al.* 2004; Chefaoui y Lobo 2008). Esto ocurre principalmente con especies con alta capacidad de dispersión o en retroceso poblacional, en donde una proporción no despreciable de las presencias puede tratarse de registros de individuos que no se encuentran en áreas de mayor aptitud (ver Fig. 1.1 del Capítulo I; Pulliam 2000; Soberon y Peterson 2005; Chefaoui y Lobo 2008). Por estos motivos, cuando se trabaja con especies en peligro se recomienda utilizar otro tipo de modelos de hábitat, como los Modelos Lineales Generalizados (GLM), que demostraron tener una mayor capacidad predictiva de la ocurrencia precisa de especies bajo estas circunstancias (Zaniewski *et al.* 2002; Engler *et al.* 2004; Chefaoui y Lobo 2008; Hirzel y Le Lay 2008).



Los modelos tradicionales de aptitud de hábitat usan una aproximación unidimensional para caracterizar el hábitat de menor a mayor calidad (Fig. 5.2 y 5.3 del Capítulo V; Guisan y Zimmermann 2000; Hirzel *et al.* 2006). Las áreas de mayor aptitud normalmente son asociadas con potenciales áreas “fuente” para la especie (regiones donde la población tiene tasas de crecimiento positivo), las áreas menos aptas se consideran “sumideros” (con tasa de crecimiento negativo y dependientes de migración desde las áreas fuente; Hanski 1998; Naves *et al.* 2003; Hirzel *et al.* 2006), y las áreas más inhóspitas se catalogan como “barreras”. Naves *et al.* (2003) desarrollaron dos modelos de hábitat por separado para detectar características diferentes en la aptitud del hábitat del oso pardo (*Ursus arctos*) en España: un modelo “natural” donde consideraron las condiciones del paisaje relacionadas con la existencia de recursos limitantes para la reproducción; y un modelo de “impacto humano” donde se concentraron en los factores asociados a la mortalidad de la especie. La combinación de estos modelos en un modelo bidimensional (Fig. 6.1) permitió categorizar al hábitat del oso, no sólo en potenciales fuentes y potenciales sumideros, sino también determinar otras dos categorías de hábitat importantes para establecer estrategias de conservación: los “refugios” caracterizados por hábitats pobres pero con pocas amenazas, donde la especie puede sobrevivir posiblemente con bajas tasas reproductivas; y los “sumideros atractivos”, caracterizados por hábitats en buenas condiciones (muchos recursos) pero con alta presión humana. Los “sumideros atractivos” constituyen ambientes de especial interés en planes de conservación, ya que pueden constituir verdaderas “trampas ecológicas” que lleven a la extinción de poblaciones naturales (Delibes *et al.* 2001; Naves *et al.* 2003; Battin 2004; Novaro *et al.* 2005; Nielsen *et al.* 2006).



**Figura 6.1.** Esquema que representa la aplicación bidimensional de modelos para detectar categorías de hábitat importantes para la conservación y el manejo de las especies (modificado de Naves *et al.* 2003).

El objetivo de este capítulo es combinar la información colectada sobre el jaguar y el paisaje del BAAP mediante modelos lineales generalizados para:

- Poner a prueba diferentes hipótesis en relación a los efectos de las condiciones del paisaje y de las presiones humanas a nivel de paisaje sobre la presencia del jaguar en el BAAP.
- Elaborar un modelo bidimensional que caracterice el hábitat del jaguar desde el punto de vista de la estructura espacial de la población en la región.
- Evaluar el potencial de aplicación de este modelo para planificar acciones de manejo a escala de paisaje y validar estrategias de conservación como la Visión de Biodiversidad del BAAP.

## **6.2. Métodos**

### **6.2.1. Área de estudio**

Este trabajo fue realizado en la porción del Bosque Atlántico compartida por Argentina, Brasil y Paraguay, que constituye la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP). El área seleccionada cubre unos 276.843 km<sup>2</sup> e incluye los principales remanentes de selva de esta ecorregión (ver Fig. 2.1 en el Capítulo II; Di Bitetti *et al.* 2003). Para más detalles sobre las características del BAAP y del área de estudio ver la descripción realizada en el Capítulo I y el análisis del Capítulo II.

### **6.2.2. Datos de origen y variables eco-geográficas**

Los datos de presencia de jaguares utilizados para este análisis, se originan a partir del monitoreo realizado entre los años 2002 y 2008 para esta especie en el área de estudio (ver Capítulo IV). Fueron seleccionados 106 registros de presencia de jaguar, eliminando aleatoriamente datos que se encontraran próximos entre sí para evitar posibles efectos de autocorrelación espacial (ver detalles de la selección de datos en el capítulo anterior, sección 5.2.2). Se generaron un total de 55 variables eco-geográficas para describir las condiciones del paisaje (humanas y naturales) en celdas de 330 x 330 m. El procedimiento para la obtención y cálculo de las variables descriptoras del paisaje se desarrolló en el Capítulo V (sección 5.2.2, Tabla 5.2.a y 5.2.b).

### 6.2.3. Análisis estadístico

#### *Pseudo-ausencias*

Para la utilización de modelos lineales generalizados es necesario contar tanto con datos de presencia como de ausencia, que conforman una variable respuesta de tipo binaria (presencia/ausencia). En relevamientos de especies raras, con densidades poblacionales muy bajas como ocurre con los grandes carnívoros, es difícil determinar con precisión registros de ausencias, por lo que existen diversas técnicas utilizadas para generar las llamadas “pseudo-ausencias” (ver discusiones sobre este tema en Engler *et al.* 2004; Chefaoui y Lobo 2008; VanDerWal *et al.* 2009). Entre las técnicas más utilizadas se encuentran: 1) puntos generados aleatoriamente en toda el área de estudio (Stockwell y Peters 1999); 2) puntos aleatorios alrededor de datos conocidos (Hirzel *et al.* 2001); 3) puntos aleatorios pero ponderados por condiciones ambientales (Zaniewski *et al.* 2002); 4) localizaciones en lugares visitados donde la especie no fue hallada (“pseudo-ausencias de inventario”; Elith y Leathwick 2007); y 5) puntos generados aleatoriamente pero en áreas preliminarmente clasificadas con baja aptitud de hábitat usando técnicas que sólo utilicen presencias (p. ej. ENFA, MAXENT, etc.; Engler *et al.* 2004; VanDerWal *et al.* 2009). Análisis comparativos entre diferentes métodos demostraron que la incorporación de pseudo-ausencias generadas con esta última técnica mejora la capacidad predictiva de los modelos frente a modelos que sólo consideran presencias o que generan pseudo-ausencias aleatoriamente en toda el área de estudio (Engler *et al.* 2004; Chefaoui y Lobo 2008).

Para la generación de pseudo-ausencias ponderadas por la aptitud del hábitat es necesario determinar el área geográfica y el valor de aptitud de hábitat (HS) por debajo del cual las pseudo-ausencias serán generadas. Engler *et al.* (2004) utilizan ENFA para estimar la HS y generan pseudo-ausencias aleatoriamente pero sólo en aquellas áreas con valores de HS por debajo de los cuales nunca fue registrada la especie. Este método asegura que las pseudo-ausencias sean generadas en ambientes con características ecológicas “alejadas” de las consideradas aptas para la especie. Chefaoui y Lobo (2008) demuestran que cuando se trabaja con especies en condiciones de no-equilibrio (p. ej. especies con hábitat en retracción), es posible que se encuentren datos de presencia en ambientes poco aptos y, en estos casos, generar pseudo-ausencias sólo en regiones donde nunca se encuentran presencias implica incluir únicamente regiones extremadamente inhóspitas para la especie. Esto puede resultar en modelos con buena

capacidad predictiva (tanto presencias como pseudo-ausencias serán predichas correctamente), pero es esperable que estos modelos sean poco realistas y sobrestimen el área ocupada por la especie (Titeux 2006; Chefaoui y Lobo 2008). Condiciones de no-equilibrio pueden ser características poblaciones espacialmente estructuradas (metapoblaciones o poblaciones fuente-sumidero), determinando que hábitats vacíos (donde la especie esté temporalmente extinta) o individuos en ambientes inapropiados (sumideros), sean eventos relativamente comunes (Pulliam 2000; Hirzel y Le Lay 2008; Hengl *et al.* 2009). En el análisis desarrollado por Chefaoui y Lobo (2008) con numerosas especies de distribución conocida, los modelos más realistas (que predicen una distribución similar a la conocida para la especie) se obtienen generando pseudo-ausencias por debajo de valores de aptitud de hábitat estimados con ENFA entre 30 y 40.

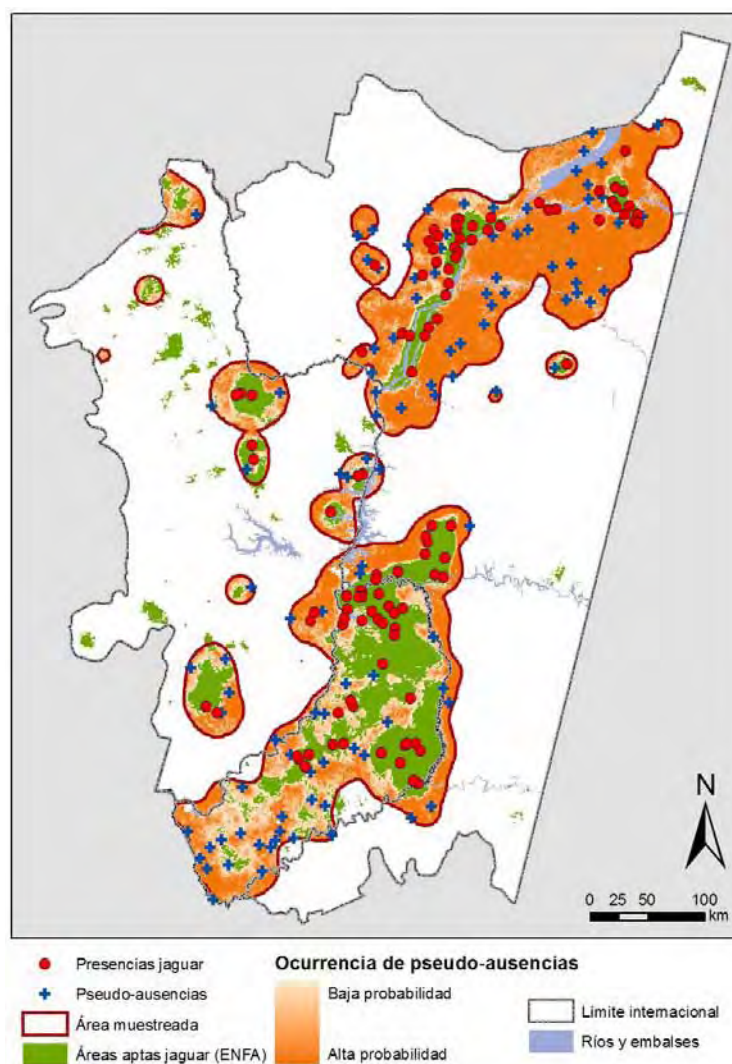
Una discusión similar surge al determinar el área geográfica en la que se generarán las pseudo-ausencias. Seleccionando un área geográfica muy grande respecto al área relevada se corre el riesgo de que las pseudo-ausencias ocurran sólo en regiones con condiciones muy diferentes a las evaluadas y, por ende, que las pseudo-ausencias difieran de las presencias sólo debido a la distancia geográfica y no a las características de la especie en estudio (VanDerWal *et al.* 2009).

Teniendo en cuenta estos potenciales problemas, la generación de las pseudo-ausencias para este trabajo fue realizada en forma aleatoria pero condicionadas de la siguiente manera (Fig. 6.2):

- se utilizó el modelo de aptitud de hábitat desarrollado mediante ENFA para el jaguar en el Capítulo V, para:
  - o que las pseudo-ausencias sólo se generaran en áreas con HS menor al valor límite determinado para hábitats aptos (Fig. 6.2; ver sección 5.2.3 del Capítulo V; Hirzel *et al.* 2006). Es decir, las pseudo-ausencias sólo ocurrieron en hábitats marginales y no aptos ( $HS < 25$ , un valor similar al sugerido por Chefaoui y Lobo 2008).
  - o la probabilidad de ocurrencia de las pseudo-ausencias estuvo ponderada por los valores de aptitud de hábitat, de manera que un mayor número de ausencias fueran generadas en los hábitats de menor aptitud (Fig. 6.2; Engler *et al.* 2004; Titeux 2006; Hengl *et al.* 2009).
- sólo fueron generadas pseudo-ausencias dentro del área determinada como relevada en el monitoreo participativo expuesto en el Capítulo IV (área estimada por el

método de Kernel alrededor de todos los registros colectados, incluyendo los de otras especies; Fig. 6.2). Así, las pseudo-ausencias ocurrieron sólo en áreas monitoreadas (Elith y Leathwick 2007; Phillips *et al.* 2008).

- se generaron el mismo número de pseudo-ausencias que de presencias (n=106; Engler *et al.* 2004; Kanagaraj *et al.* en revisión). Para evitar que las pseudo-ausencias ocurrieran muy cercanas entre sí, utilicé la misma grilla de 12x12 km que se utilizó en el Capítulo V para filtrar los datos de presencia de jaguar (ver sección 5.2.2). Sólo se generó hasta una pseudo-ausencia por cada celda de esta grilla (Kanagaraj *et al.* en revisión).



**Figura 6.2.** Área seleccionada para la generación aleatoria de pseudo-ausencias ponderadas inversamente por la aptitud de hábitat estimada por ENFA (mayor probabilidad de ocurrencia de una pseudo-ausencia cuanto menor la aptitud del hábitat). Las pseudo-ausencias fueron generadas sólo en hábitats categorizados como marginales y no aptos ( $HS < 25$ ), pero dentro del área estimada como área relevada por la red de monitoreo (ver Capítulos IV y V).

La obtención aleatoria de pseudo-ausencias ponderadas por HS fue realizada con las herramientas “Sampling Tools” de Hawth's Analysis Tools (Bayer 2004). Las pseudo-ausencias se combinaron con los puntos de presencias en una variable binaria (presencia/pseudo-ausencia).

### ***Modelos lineales generalizados***

Los modelos lineales generalizados (GLM) son una extensión de los modelos de regresión lineal clásicos pero que permiten analizar efectos no lineales entre las variables, y utilizar variables respuesta y predictoras de diferente tipo (continuas y categóricas), sin asumir una distribución normal (McCullagh y Nelder 1989). En este capítulo, la función utilizada como vínculo entre las variables independientes (EGVs) y la variable respuesta (presencia/pseudo-ausencia) fue una función de tipo “logit”, asumiendo una distribución binomial de la variable respuesta. Los modelos de tipo logísticos crean una función que permite estimar la probabilidad de ocurrencia (P) de la variable respuesta (McCullagh y Nelder 1989). Sin embargo, como en este caso la variable respuesta no consta de “verdaderas” ausencias, se considera que el modelo logístico estima una “probabilidad relativa” en lugar de probabilidad absoluta, ya que se desconoce la proporción real de presencias/ausencias (Pearce y Boyce 2006). Por esto, al referirme a los resultados del GLM en este capítulo, usaré el término “probabilidad relativa” o directamente haré referencia a la “aptitud del hábitat”, asumiendo una relación directa entre esta probabilidad relativa y las condiciones del hábitat. Los GLM fueron desarrollados con el paquete estadístico SPSS 15.0 (Versión 15.0.1 Nov 2006, Lead Technologies, Inc.).

#### **6.2.4. Hipótesis de trabajo y selección de modelos**

La mayor disponibilidad de bases de información (imágenes de satélite, bases de mapas digitales, datos censales, etc.) y el crecimiento de las herramientas vinculadas a los sistemas de información geográfica, permiten obtener múltiples variables eco-geográficas para describir el área en estudio a nivel de paisaje. Esto puede ayudar a generar modelos realistas y con muy buen ajuste, pero representar un desafío para obtener modelos simples y con interpretación biológica (Wiegand *et al.* 2003). Para seleccionar entre las 55 variables eco-geográficas y las múltiples combinaciones posibles de variables para conformar modelos, utilicé el método de “selección de modelos” propuesto por Burnham y Anderson (2002). Este método se basa en la

postulación *a priori* de una serie de hipótesis alternativas (no necesariamente excluyentes) sobre las relaciones biológicas entre las variables analizadas. Estas hipótesis son expresadas en diferentes modelos matemáticos (GLM en este caso) y puestas a prueba a través del ajuste de los modelos con datos colectados en el campo. La construcción de los modelos se fundamenta en el conocimiento previo del sistema ecológico en estudio, y de esta manera se asegura que las hipótesis (modelos) que resultan con mayor apoyo de los datos tienen una interpretación biológica. Los criterios de selección de hipótesis se basan en el ajuste de los datos a los modelos, pero se pondera negativamente la complejidad de los mismos para obtener modelos parsimoniosos y de alto valor explicativo (Burnham y Anderson 2002; Johnson y Omland 2004; Hobbs y Hilborn 2006).

Utilicé dos ejes de trabajo dentro de los cuales se postularon hipótesis sobre las interacciones entre las variables y la presencia del jaguar (Tablas 6.1 y 6.2). El primer eje reflejó las condiciones propias del paisaje en estudio, haciendo referencia a las características del bosque nativo, las condiciones abióticas (“ambiente”) y los usos de la tierra antrópicos (eje de “paisaje”, Tabla 6.1). El segundo eje integró las características antrópicas vinculadas a las presiones directas sobre el jaguar y sus presas (eje de “disturbios”, Tabla 6.2). En cada eje se postularon hipótesis particulares, agrupadas dentro de hipótesis generales, involucrando los diferentes aspectos a poner a prueba. Cada hipótesis particular se transformó en uno o varios modelos, según las características de las EGV usadas para representar las hipótesis (Tablas 6.1 y 6.2).

Para construir los modelos en cada hipótesis particular se agruparon todas las EGV relacionadas y se realizaron pruebas univariadas (U de Mann-Whitney) para observar las diferencias entre presencias y pseudo-ausencias. Aquellas variables que no presentaron diferencias univariadas fueron removidas. Luego se estimó la correlación entre las variables restantes mediante los coeficientes de correlación por rangos de Spearman (Sokal y Rohlf 1995) y de aquellas variables que mostraron alta correlación ( $r > 0,7$ ) se mantuvo sólo la que presentó mayores diferencias en las pruebas univariadas (Naves *et al.* 2003; Kanagaraj *et al.* en revisión). De esta manera, tanto en las hipótesis particulares como las generales, los modelos alternativos fueron creados mediante combinaciones de variables que mostraron alguna diferencia entre presencias y pseudo-ausencias pero que no presentaron alta correlación. Con cada variable se crearon GLM univariados para funciones de tipo lineal, cuadrático y cúbico con el fin de detectar posibles relaciones no-lineales en la predicción univariada (Guisan y Zimmermann

2000). Las EGV pre-seleccionadas fueron combinadas para postular las hipótesis mediante GLM. El ajuste de los GLM fue evaluado mediante la corrección para muestras pequeñas del Criterio de Información de Akaike (AICc), que tiene las ventajas de evaluar tanto el ajuste del modelo como penalizar su complejidad, permitiendo comparar varios modelos simultáneamente (Burnham y Anderson 2002; Johnson y Omland 2004). En los casos en que las EGV pudieran ser representadas a diferentes escalas (diferentes radios de análisis, ver Tabla 5.3 del capítulo anterior), la escala de mejor ajuste fue seleccionada por este mismo método para las hipótesis particulares.

Dentro de cada hipótesis particular se seleccionó aquella que obtuvo el menor AICc (mejor combinación de ajuste y parsimonia), y se realizó el mismo procedimiento comparativo dentro de cada hipótesis general y dentro de cada eje. De esta manera, se seleccionaron las hipótesis o combinación de hipótesis con mayor soporte de los datos dentro de cada eje para conformar un modelo general para el “paisaje” y otro para los “disturbios” humanos directos. Estos modelos a su vez fueron combinados en un modelo global. Para seleccionar el modelo general de cada eje se evaluó el valor de AICc y su “peso” relativo frente a los otros modelos posibles. Los pesos relativos fueron estimados a partir de la verosimilitud de su diferencia en AICc respecto al modelo de menor AICc ( $\Delta AICc$ ), siguiendo a Johnson y Omland (2004), y Hobbs y Hilborn (2006).



**Tabla 6.1.** Hipótesis generales y particulares utilizadas para generar los modelos y determinar las variables para el modelo general en el eje relativo al paisaje. Las hipótesis son puestas a prueba mediante los GLM construidos con las EGVs seleccionadas (ver Tabla 5.1 y 5.2 para la definición de las variables).

Hipótesis generales y su justificación	Hipótesis particulares	EGVs
<p><b>Bosque nativo (B):</b> la presencia de los jaguares en el BAAP está estrechamente relacionada a la presencia y características del bosque nativo. Cullen Jr. (2006) determinó que los ambientes de bosques y bañados (aquí incorporados dentro de la misma categoría de “bosques nativos”) fueron los ambientes seleccionados preferencialmente por el jaguar en la región norte del BAAP. La cantidad de ambiente natural y su conectividad, ha demostrado tener importancia para diferentes especies de carnívoros (Schadt <i>et al.</i> 2002a; Naves <i>et al.</i> 2003; Kautz <i>et al.</i> 2006; Harihar <i>et al.</i> 2009) y la disminución en ambas condiciones se relacionan al proceso de fragmentación y pérdida de hábitat que afectan negativamente a diversas especies de vertebrados en la región (Chiarello 1999, 2000; Vieira <i>et al.</i> 2009). Por otro lado, el BAAP presenta una rápida dinámica de degradación en algunas regiones (ver capítulo II) y diferentes autores postulan que puede existir un “retraso” temporal en la respuesta de las especies al proceso de fragmentación (Brooks <i>et al.</i> 1999; Lindborg y Eriksson 2004; Metzger <i>et al.</i> 2009).</p>	<p><b>Cantidad de bosque:</b> la presencia del jaguar está asociada a ambientes con mayor cobertura de bosque nativo.</p> <p><b>Conectividad del bosque:</b> la presencia del jaguar es favorecida por la conectividad del bosque nativo (“disponibilidad” de porciones de bosque nativo en áreas cercanas).</p> <p><b>Cantidad y conectividad del bosque:</b> ambas condiciones en conjunto son las determinantes en la ocurrencia del jaguar.</p> <p><b>Historia de fragmentación:</b> la existencia de bosque nativo en el pasado cercano aumenta la probabilidad de presencia del jaguar, mientras que áreas fragmentadas desde hace mucho tiempo (antes de 1973) tienen menor posibilidad contener a la especie.</p> <p><b>Efectos combinados de las condiciones del bosque:</b> la presencia del jaguar está determinada por la cantidad, conectividad y/o historia de fragmentación del bosque nativo.</p>	<p>bos04_r (radios 1 a 10 km)</p> <p>bos04_c (radios 4 a 10 km)</p> <p>bos73_r (radios 4 a 10 km)</p>
<p><b>Ambiente (A):</b> las condiciones topográficas y geográficas del paisaje tienen importancia en la selección del hábitat del jaguar. Este felino se asocia a cursos de agua en diferentes regiones donde habita (Crawshaw Jr y Quigley 1991; Hatten <i>et al.</i> 2005; Cullen Jr. 2006; Somma 2006). Ortega-Huerta y Medley (1999) describen que los jaguares seleccionan áreas de mayor altitud y pendiente en la región de Tamaulipas, México, posiblemente relacionado a ambientes de mayor refugio respecto a presiones humanas.</p>	<p><b>Ríos:</b> los jaguares están presentes en áreas cercanas a los ríos o con abundancia de ríos en áreas aledañas.</p> <p><b>Altitud:</b> los jaguares se encuentran en regiones de mayor altitud.</p> <p><b>Pendiente del terreno:</b> los jaguares están presentes en áreas de mayor pendiente del terreno.</p> <p><b>Efectos combinados del ambiente:</b> la presencia del jaguar está determinada por el efecto combinado de los factores ambientales.</p>	<p>rios_d</p> <p>rios_r (1-10 km)</p> <p>altitud</p> <p>pend</p>
<p><b>Usos de la tierra (U):</b> los diferentes usos de la tierra son determinantes en la presencia de la especie. Los usos de la tierra varían en el grado de cobertura (refugio) y en la disponibilidad de presas naturales o introducidas que ofrecen al jaguar. Además, los distintos usos están asociados a diferentes grados de presencia humana. Las características de los usos de la tierra que rodean los ambientes naturales han demostrado ser importantes en la presencia de otros carnívoros (Revilla <i>et al.</i> 2004; Land <i>et al.</i> 2008; Kanagaraj <i>et al.</i> en revisión).</p>	<p><b>Tipo de usos de la tierra:</b> la presencia del jaguar está negativamente asociada a los usos antrópicos, particularmente a aquellos que ofrecen una menor cobertura del suelo (menor refugio para el jaguar y sus presas principales; p. ej. agricultura intensiva) y/o que están asociadas a una mayor presencia humana (p. ej. agricultura a pequeña escala).</p> <p><b>Efectos combinados de los usos:</b> la presencia del jaguar está determinada por los efectos combinados de diferentes usos de la tierra.</p>	<p>agr_r</p> <p>mix_r</p> <p>pas_r</p> <p>plant_r</p>
<p><b>Efectos conjuntos de hipótesis generales:</b> la presencia del jaguar en el BAAP está determinada por la combinación de efectos de las condiciones del bosque nativo (B), el ambiente (A) y/o los usos de la tierra antrópicos circundantes (U).</p>		

**Tabla 6.2.** Hipótesis generales y particulares utilizadas para generar modelos y determinar las variables para el modelo general en el eje relativo al disturbio humano directo. Las hipótesis son puestas a prueba mediante los GLM construidos con las EGVs seleccionadas (ver Tabla 5.1 y 5.2 para la definición de las variables).

<b>Hipótesis generales y su justificación</b>	<b>Hipótesis particulares</b>	<b>EGVs</b>
<u>Protección y accesibilidad (PA)</u> : la presencia del jaguar es favorecida por la protección del hábitat y afectada negativamente por la accesibilidad humana. Ambos factores se relacionan tanto con la presión de caza del jaguar y sus presas, como con otros disturbios directos sobre la especie (presencia humana, atropellamientos, etc.). Trabajos recientes encontraron una fuerte asociación entre la densidad de esta especie y el grado de protección en el BAAP (Paviolo <i>et al.</i> 2008), y lo mismo fue observado en la región para otros felinos y algunas de las principales presas del jaguar (Di Bitetti <i>et al.</i> 2008a; Di Bitetti <i>et al.</i> 2008b; Paviolo <i>et al.</i> en prensa). Estudios con otros grandes depredadores encuentran una asociación negativa de la presencia de estas especies a las vías de acceso humano (Dickson y Beier 2002; Kerley <i>et al.</i> 2002; Nielsen <i>et al.</i> 2004) y positiva a la protección del hábitat (Nowell y Jackson 1996; Woodroffe y Ginsberg 1998; Kanagaraj <i>et al.</i> en revisión).	<u>Protección</u> : la presencia del jaguar se ve favorecida por el grado de protección del hábitat.  <u>Costo de acceso</u> : los jaguares ocurrirán con mayor frecuencia en áreas más distantes a las áreas pobladas y de más difícil acceso.  <u>Accesibilidad y protección</u> : los jaguares están presentes en áreas más inaccesibles pero esta condición se ve afectada por la presencia de áreas protegidas (interacción) que favorecen la presencia de la especie incluso sobre las vías de acceso.	anp_cat  acces  anp_cat *acces
<u>Población rural (PR)</u> : la densidad de población rural se relaciona negativamente con la presencia del jaguar. La densidad de población es un indicador del grado de impacto humano (Sanderson <i>et al.</i> 2002b) y se ha visto asociada al riesgo de extinción de carnívoros (Cardillo <i>et al.</i> 2004). Mientras que la población urbana está mayormente representada por la variable de costo de acceso (ver sección 5.2.2 del capítulo anterior), la densidad de población rural puede reflejar otro factor de presión o disturbio relacionado no sólo a la cacería sino a otras presiones y a la explotación de otros recursos del bosque (extracción de madera, presión de ganaderos, etc.). Altrichter <i>et al.</i> (2006) encontraron una correlación positiva entre la edad de los asentamientos rurales y el tiempo ocurrido desde la desaparición del jaguar en el Chaco argentino, sugiriendo que no sólo presencia humana actual es un factor importante, sino también las condiciones históricas de poblamiento de una región.	<u>Actual</u> : la ocurrencia de los jaguares es menor en áreas con mayor densidad de población rural.  <u>Actual e histórica</u> : la ocurrencia de los jaguares es menor en áreas que históricamente han tenido una alta densidad de población rural.	pobrur2000  pobrur_med
<u>Efectos combinados de las hipótesis generales</u> : la presencia del jaguar está determinada por el grado de protección y/o accesibilidad de una región (PA), sumado a los efectos de la densidad de población rural (PB).		

### ***Evaluación final de los modelos generales***

Los modelos generales de cada eje y el modelo global, fueron evaluados en su capacidad predictiva por diferentes métodos. Se utilizaron las medidas clásicas de evaluación a partir del área bajo la “curva característica operativa del receptor” (AUC; Guisan y Zimmermann 2000), y las predicciones de aciertos en las presencias (*sensitividad*) y ausencias (*especificidad*) determinados a partir del punto de corte óptimo para cada modelo, seleccionado por el índice de Kappa máximo (Hirzel *et al.* 2006). Se incluyó, además, el índice de Boyce continuo (Hirzel *et al.* 2006), que ha demostrado ser de utilidad fundamentalmente para evaluar modelos que utilizan sólo presencias (ver detalles en la sección 5.2.3 del capítulo anterior). Los cálculos de estos índices fueron realizados con las funciones de validación de Biomapper 4.07.303 (Hirzel *et al.* 2008).

Para evaluar la robustez de estos modelos y un potencial sobre ajuste a los datos utilizados, realicé una validación cruzada (Fernández *et al.* 2003; Pearce y Boyce 2006; Kanagaraj *et al.* en revisión). Se particionaron los datos de presencias y pseudo-ausencias en 10 segmentos, nueve de los cuales fueron usados para generar los modelos y el segmento restante fue usado para su evaluación. Repitiendo este proceso 10 veces con las diferentes particiones, se observaron los porcentajes promedio de clasificación correcta de presencias y pseudo-ausencias usando el valor 0,5 como punto de corte de clasificación en todos los casos.

### **6.2.5. Estimación de la aptitud de hábitat y estructura espacial de la población**

#### ***Mapas de aptitud de hábitat del jaguar***

Los modelos generales de cada eje y el modelo global se utilizaron para estimar la probabilidad relativa de presencia del jaguar para todas las celdas del área de estudio. Para ello usé los mapas de las distintas EGVs en la ecuación del modelo logístico (Ecuación 6.1), mediante la función “Map Calculator” de ArcGIS Spatial Analyst para ArcMap 9.1 (ESRI Inc. 2004).

$$P_{(y)} = \frac{e^{(a+\beta_1 \times V_1 + \beta_2 \times V_2 + \dots + \beta_n \times V_n)}}{1 + e^{(a+\beta_1 \times V_1 + \beta_2 \times V_2 + \dots + \beta_n \times V_n)}}$$

**Ecuación 6.1.** Relación funcional usada para estimar la probabilidad relativa de ocurrencia de la especie ( $P_{(y)}$ ) en función de una serie  $n$  de variables independientes ( $V_i$ ), donde  $a$  representa el valor de la intersección y  $\beta_i$  los coeficientes de regresión correspondientes estimados a partir de los modelos lineales generalizados (Guisan y Zimmermann 2000).

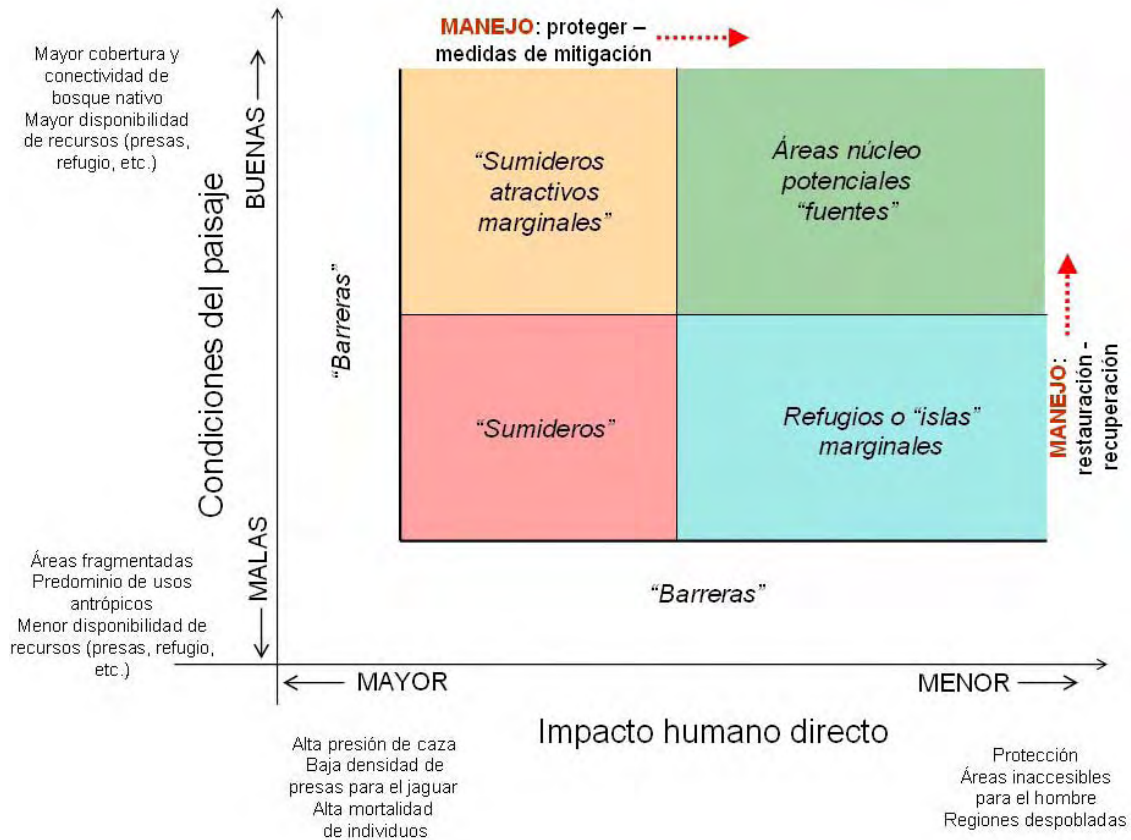
En los tres mapas resultantes (dos modelos generales y el modelo global), los valores continuos de probabilidad relativa de presencia fueron clasificados en categorías de aptitud de hábitat combinando los criterios usados por Naves *et al.* (2003) y el método sugerido por Hirzel *et al.* (2006). Los mapas de aptitud de hábitat de los modelos generales de cada eje fueron combinados para construir un modelo bidimensional.

### ***Modelo bidimensional***

En el modelo bidimensional descrito por Naves *et al.* (2003; Fig. 6.1) se utiliza un eje relacionado a la reproducción (representado por las condiciones naturales de disponibilidad de recursos alimenticios, modelo que es complementado con datos de presencia de hembras con crías) y otro asociado con la mortalidad (representada por factores humanos). Nielsen *et al.* (2006) usan la misma estructura para el oso pardo en Canadá, pero utilizan casos de mortalidad causados por humanos para crear el modelo de factores humanos, lo que fortalece la capacidad predictiva del modelo principalmente para localizar los “sumideros atractivos” (ver Fig. 6.1). Sin embargo, obtener datos de mortalidad o de hembras reproductivas a escala de paisaje suele ser altamente complejo para otras especies de depredadores o en otras regiones (Karanth y Nichols 2002), y a diferencia de lo que sucede con los osos, no siempre las condiciones de productividad de los ambientes pueden explicar directamente la abundancia de recursos de otros carnívoros (presas). Por ello, Kanagaraj *et al.* (en revisión), utilizan el mismo esquema de Naves *et al.* (2003) para el tigre asiático, pero incluyen como variables en el eje natural el valor de la aptitud de hábitat para las principales presas del tigre, de manera de asociar directamente este eje a la potencial abundancia de recursos para esta especie. En el BAAP encontramos otra limitante para aplicar este modelo bidimensional. La abundancia de las principales presas del jaguar está fuertemente ligada con las mismas presiones humanas que causan la mortalidad de esta especie (Cullen Jr. *et al.* 2000; Cullen Jr. *et al.* 2001; Paviolo 2002; Di Bitetti *et al.* 2008b; Paviolo *et al.* 2008; Paviolo

*et al.* 2009; Paviolo *et al.* en prensa; Paviolo en preparación). Por esto, mortalidad y abundancia de recursos para el jaguar posiblemente se encuentren altamente correlacionadas en esta región, haciendo compleja su separación en dos ejes distintos para obtener un modelo bidimensional.

Sin embargo, para hipotetizar sobre la posible estructura espacial de las poblaciones de jaguares en el BAAP y detectar diferentes categorías de hábitat (p. ej. posibles sumideros atractivos), existen otros elementos que pueden ser separados en dimensiones diferentes de manera análoga al enfoque de Naves *et al.* (2003). Si bien la disponibilidad de presas del jaguar y su mortalidad posiblemente estén en gran medida determinados por las presiones humanas (Paviolo 2002; Paviolo *et al.* 2008; Paviolo *et al.* en prensa), los procesos de establecimiento de territorios y de dispersión de individuos es probable que tengan una mayor relación con las condiciones de configuración del paisaje natural y la matriz de usos humanos, que también tienen implicancias en la disponibilidad de recursos para esta especie (presas y refugio, por ejemplo). Es posible entonces, que encontremos diferentes regiones del BAAP que tengan buenas condiciones para la presencia del jaguar en cuanto a las características del paisaje (cobertura del bosque, conectividad, tipo de uso de hábitat circundante, etc.), constituyendo hábitats potencialmente atractivos para el establecimiento de territorios o la dispersión del jaguar, pero que tengan fuertes presiones humanas directas, convirtiéndolos en potenciales “sumideros atractivos” (Fig. 6.3). Por otro lado, la existencia de regiones con condiciones pobres en cuanto a la configuración del paisaje pero inaccesibles al hombre o con protección, pueden constituirse en refugios o indicar, por ejemplo, sectores de áreas protegidas con efectos de borde determinados por el paisaje circundante con características poco aptas para el jaguar (Fig. 6.3).



**Figura 6.3.** Esquema del modelo bidimensional aplicado en este capítulo. El modelo de disturbios e impactos humanos directos se expresa en el eje horizontal al igual que en la Figura 6.1, pero el eje de las ordenadas representa el modelo que caracteriza las condiciones del paisaje. Se detallan las condiciones asociadas a los extremos de cada eje para definir las categorías de hábitat, y las principales medidas de manejo pertinentes.

Además, las medidas necesarias de manejo y conservación para enfrentar estos dos componentes pueden ser muy diferentes. Para los disturbios humanos directos son necesarias medidas de control de caza y protección, entre otras medidas de mitigación para disminuir el impacto humano sobre el jaguar y sus presas (pasafaunas en rutas, medidas regulatorias de impacto turístico, etc.). Las medidas de conservación asociadas a mantener o mejorar las condiciones del paisaje se relacionan principalmente a políticas de planificación territorial, planes de reforestación y restauración, creación de áreas de amortiguamiento y corredores biológicos, etc. Por estos motivos, los dos modelos de hábitat generales que resultaron de cada eje (Tablas 6.1 y 6.2), fueron combinados en un modelo bidimensional siguiendo el esquema propuesto en la Fig. 6.3.

### **6.2.6. Evaluación del paisaje de conservación del BAAP**

Como un ejemplo de las aplicaciones del modelo bidimensional de hábitat para el jaguar, el mapa resultante fue superpuesto con el “paisaje de conservación” de la Visión de Biodiversidad para el BAAP (Fig. 1.5; Di Bitetti *et al.* 2003). Se caracterizaron las áreas de conservación definidas en la Visión de Biodiversidad por el porcentaje ocupado por las diferentes categorías de hábitat determinadas para el jaguar en este análisis, discutiendo posibles aplicaciones del modelo desarrollado en este capítulo para validar y mejorar la implementación de la Visión y otros planes de conservación regionales.

## **6.3. Resultados**

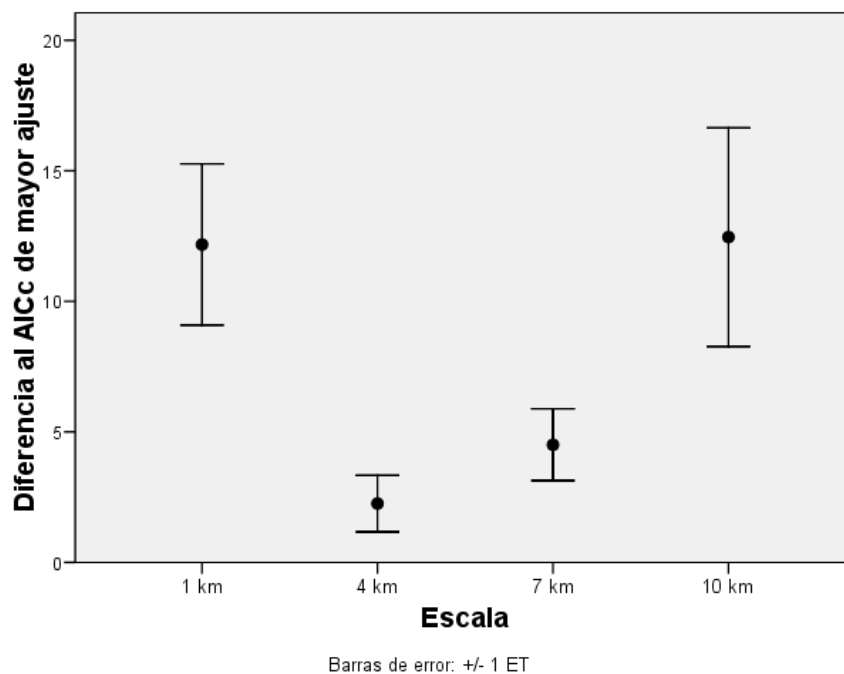
### **6.3.1. Evaluación de hipótesis y selección de modelos**

Las condiciones del paisaje demostraron tener importancia en la determinación de la presencia del jaguar en el BAAP (Tabla 6.3). La frecuencia y conectividad del bosque nativo tuvieron efectos positivos en la presencia de la especie, al igual que la frecuencia histórica de bosque nativo. El modelo con mayor soporte dentro de la hipótesis general de bosque (B) se constituyó por la combinación de la frecuencia local (radio de 1 km), la conectividad (en un radio de 7 km) y las condiciones históricas del bosque. La presencia del jaguar también se mostró asociada a regiones con alta frecuencia de ríos, principalmente al considerarse junto a las características del bosque. La altitud y las pendientes no fueron variables de importancia (Tabla 6.3). Los usos de la tierra demostraron un efecto negativo en la ocurrencia de la especie, y el mayor soporte en las hipótesis de “usos” se obtuvo al considerar de manera conjunta la frecuencia de agricultura intensiva localmente (radio de 1 km), y de agricultura a pequeña escala y pasturas en las áreas cercanas (radio de 4 km). El modelo de mayor parsimonia y ajuste a los datos analizados en el eje de paisaje se obtuvo por la combinación de las hipótesis generales sobre las condiciones del bosque nativo y los usos de la tierra (Tabla 6.3). El siguiente modelo en importancia por su peso relativo fue la combinación de las condiciones del bosque con la frecuencia de los ríos en áreas cercanas.

En el eje de disturbios humanos directos, nuevamente los efectos combinados de las hipótesis generales planteadas constituyeron el modelo de mayor importancia y peso relativo (Tabla 6.4). La presencia del jaguar se vio favorecida por la protección y por las regiones de menor acceso humano, pero el efecto de la interacción entre las dos variables demostró un mayor ajuste. La población rural promedio de los últimos 30 años

tuvo un efecto negativo sobre la presencia del jaguar y el modelo que incluye esta variable ofreció un soporte levemente superior que el que considera sólo los valores de densidad de población rural más recientes.

Dentro de las variables particulares se evaluaron diferentes EGVs que pudieran representarla, pero en las Tablas 6.3 y 6.4 sólo se muestra el modelo que obtuvo el mayor ajuste. Entre estos casos se encuentran las variables que fueron evaluadas con análisis de vecindad a diferentes escalas (Tablas 5.3 y 5.4 del capítulo anterior). Existió una importante variación entre la escala de mayor ajuste para cada variable, pero los radios de 4 y 7 km alrededor de la celda analizada fueron en general las escalas de mayor ajuste en modelos univariados (Fig. 6.4).



**Figura 6.4.** Relación entre el ajuste (AICc) de modelos univariados y las escalas analizadas para variables de paisaje y disturbio humano. En cada variable se determinó la escala con el menor valor de AICc (mayor ajuste) y se calculó la diferencia de AICc para las otras escalas respecto a ésta. Se representa el valor medio de la diferencia y el error estándar de 15 variables analizadas para las 4 escalas de vecindad.



**Tabla 6.3.** Valores de significación ( $\chi^2$ ), ajuste (AICc) y peso relativo ( $w_r$ ) correspondientes a las hipótesis particulares y generales evaluadas en el eje de paisaje.  $D^2_{adj}$  es un estimador de la proporción de desviación total explicada por el modelo (Guisan y Zimmermann 2000). Se destacan los modelos de mayor ajuste (menor AICc).

Hipótesis general	Hipótesis particulares	Variables (sentido del efecto “+” o “-“)	$\chi^2$ de Wald	gl	p	-2log	$D^2_{adj}$	AICc	$\Delta_{AICc}$	$L_{(M Y)}$	$w_r$
<b>Nula</b>	Nula	Intersección	0,0	-	-	293,9	-	295,91	113,0	0,000	0,00
<b>Bosque (B)</b>	Cantidad de bosque	bos04_r7 (+)	97,1	1	<0,001	196,8	0,33	200,85	17,9	0,000	0,00
	Conectividad	bos04_c7 (+)	77,9	1	<0,001	216,0	0,26	220,05	37,1	0,000	0,00
	Cantidad y conectividad	bos04_r1 (+), bos04_c7 (+)	103,9	2	<0,001	190,0	0,35	196,16	13,2	0,001	0,00
	Historia	bos73_r7 <sup>3</sup> (+ - +)	67,3	3	<0,001	226,6	0,22	234,76	51,8	0,000	0,00
	<b>Combinación</b>	<b>bos04_r1(+), bos04_c7(+), bos73_r7<sup>3</sup>(+++)</b>	120,7	5	<0,001	<b>173,8</b>	<b>0,39</b>	<b>185,63</b>	<b>2,7</b>	<b>0,262</b>	<b>0,11</b>
<b>Ambiente (A)</b>	<b>Ríos</b>	<b>rios_r4(+)</b>	<b>11,4</b>	<b>1</b>	<b>0,001</b>	<b>282,5</b>	<b>0,03</b>	<b>286,55</b>	<b>103,6</b>	<b>0,000</b>	<b>0,00</b>
	Altitud	altitud (n.s.)	0,3	1	0,583	293,6	0,00	297,65	114,7	0,000	0,00
	Pendiente	pend (n.s.)	0,0	1	0,838	293,9	0,00	297,91	115,0	0,000	0,00
	Combinación	altitud (n.s.), pend (n.s.), rios_r4 (+)	11,5	3	0,009	282,4	0,03	290,57	107,6	0,000	0,00
	<b>Usos (U)</b>	Agricultura intensiva	agr_r1(-)	19,4	1	<0,001	274,5	0,06	278,56	95,6	0,000
	Agricultura pequeña escala	mix_r4 (-)	71,0	1	<0,001	222,9	0,24	227,00	44,0	0,000	0,00
	Pasturas	pas_r4 (-)	30,4	1	<0,001	263,5	0,10	267,51	84,6	0,000	0,00
	Plantaciones	plant_r10 <sup>2</sup> (- +)	18,1	2	<0,001	275,8	0,05	281,89	98,9	0,000	0,00
	<b>Combinación</b>	<b>agr_r1(-), mix_r4 (-), pas_r4 (-)</b>	<b>108,3</b>	<b>3</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>184,6</b>	<b>0,37</b>	<b>192,77</b>	<b>9,8</b>	<b>0,007</b>	<b>0,00</b>
<b>Combinaciones</b>	B + A	bos04_r1(+), bos04_c7(+), bos73_r7 <sup>3</sup> (+++), rios_r4(+)	124,9	6	<0,001	169,0	0,41	183,55	0,6	0,741	0,31
	A + U	rios_r4(+), agri_r1(-), mix_r4(-), pas_r4(-)	109,5	4	<0,001	184,4	0,36	194,69	11,7	0,003	0,00
	<b>B + U</b>	<b>bos04_r1(+), bos04_c7(+), bos73_r7<sup>3</sup>(+++), agr_r1, (-) mix_r4(-), pas_r4(-)</b>	<b>129,8</b>	<b>8</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>164,1</b>	<b>0,42</b>	<b>182,95</b>	<b>0,0</b>	<b>1,000</b>	<b>0,41</b>
	B + A + U	bos04_r1(+), bos04_c7(+), bos73_r7 <sup>3</sup> (+++), rios_r4(+), agr_r1(-), mix_r4(-), pas_r4(-)	130,2	9	<0,001	163,7	0,42	184,75	1,8	0,407	0,17

<sup>2</sup>, <sup>3</sup>. Variables que mostraron un mayor ajuste en su función cuadrática o cúbica respectivamente.

**Tabla 6.4.** Valores de significación ( $\chi^2$ ), ajuste (AICc) y peso relativo ( $w_r$ ) correspondientes a las hipótesis particulares y generales evaluadas en el eje de disturbio humano.  $D^2_{adj}$  es un estimador de la proporción de desviación total explicada por el modelo (Guisan y Zimmermann 2000). Se destacan los modelos de mayor ajuste (menor AICc).

Hipótesis general	Hipótesis particulares	Variables (sentido del efecto “+” o “-“)	$\chi^2$ de Wald	gl	$p$	-2log	$D^2_{adj}$	AICc	$\Delta_{AICc}$	$L_{(MijY)}$	$w_r$
<i>Nula</i>	Nula	Intersección	0,0	-	-	293,9	-	295,91	80,8	0,000	0,00
<i>Protección y acceso humano (PA)</i>	Protección	anp_cat (+++)	62,6	2	<0,001	231,3	0,21	237,4	22,3	0,000	0,00
	Costo de acceso	acces (+)	37,9	1	<0,001	256,0	0,12	260,0	44,9	0,000	0,00
	<b>Protección y costo de acceso</b>	<b>interacción anp_cat * acces (+++)</b>	<b>76,5</b>	<b>3</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>217,4</b>	<b>0,25</b>	<b>225,6</b>	<b>10,5</b>	<b>0,005</b>	<b>0,01</b>
<i>Población rural (PR)</i>	Actual	pobrur2000 (-)	21,2	1	<0,001	272,7	0,07	276,8	61,7	0,000	0,00
	<b>Promedio histórico</b>	<b>pobrur_med (-)</b>	<b>21,7</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>272,2</b>	<b>0,07</b>	<b>276,3</b>	<b>61,2</b>	<b>0,000</b>	<b>0,00</b>
<i>Combinación</i>	<b>PA + PR</b>	<b>interacción anp_cat * acces (+++), pobrur_med (-)</b>	<b>87,0</b>	<b>4</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>206,9</b>	<b>0,29</b>	<b>215,1</b>	<b>0,0</b>	<b>1,000</b>	<b>0,99</b>

### 6.3.2. Modelos generales

Tanto el modelo general del eje de paisaje como el de disturbios humanos mostraron altos valores de ajuste (Tablas 6.3, 6.4 y 6.5) y ambos presentaron una capacidad predictiva general de más del 70% (tanto de presencias como de pseudo-ausencias). El modelo de paisaje predijo porcentajes mayores de presencias y pseudo-ausencias que el modelo de disturbio humano, que obtuvo valores más altos en la predicción de pseudo-ausencias que de presencias (Tabla 6.5). En la validación cruzada ambos modelos obtuvieron porcentajes similares, demostrando que se trata de modelos robustos y que no existió sobre ajuste a los datos utilizados (Pearce y Boyce 2006). Los modelos generales fueron combinados en un modelo global (Tabla 6.6). Éste tuvo un mayor ajuste que los modelos generales por separado ( $AICc = 176,5$ ), aunque con capacidad predictiva intermedia (80%; Tabla 6.5).

Con el índice de Boyce continuo (Tabla 6.5, Fig. 6.3) se observó un incremento monótonico entre la aptitud de hábitat y la proporción de datos predichos/esperados, demostrando la consistencia y significación de los tres modelos respecto a un modelo aleatorio (Hirzel *et al.* 2006). Los parámetros estimados para cada modelo (Tabla 6.6) fueron utilizados para calcular los mapas de “probabilidad relativa” de presencia del jaguar para toda el área de estudio. Estos mapas fueron reclasificados en categorías de aptitud de hábitat. Regiones con valores de probabilidad relativa por debajo del cual sólo se encontraron un 5% de los datos de presencia fueron categorizados como “barreras” (Naves *et al.* 2003). Las áreas catalogadas como marginales fueron las regiones con valores entre el límite establecido para “barreras” y el corte entre la curva del índice de Boyce de cada modelo y el valor esperado para un modelo aleatorio (donde  $PE=1$ , ver Fig. 6.3 y sección 5.2.3 del Capítulo V). Las regiones con valores superiores se catalogaron como “aptas”, y las diferentes categorías de hábitat apto se determinaron por los “escalones” o cambios de pendiente de la curva del índice de Boyce (Hirzel *et al.* 2006). La mayor superficie de hábitat catalogado como “apto” fue predicha por el modelo general del Paisaje (Fig. 6.4.a), seguido por el modelo Global (Fig. 6.4.c). El modelo de disturbios humanos presentó una superficie apta más restringida que los otros modelos desarrollados (Fig. 6.4.b).

**Tabla 6.5.** Evaluación de los modelos finales seleccionados. El índice de Boyce evalúa el grado de correlación entre los valores de aptitud de hábitat y la proporción entre las presencias predichas por el modelo y las esperadas por azar en función al área disponible (ver Fig. 6.3). Los otros indicadores determinan el grado de ajuste en función de la proporción de aciertos en la clasificación de presencias y ausencias. La validación cruzada representa el porcentaje promedio de clasificaciones correctas de presencias (sensitividad) y ausencias (especificidad) y general, de particiones de datos no usadas para generar modelos en 10 repeticiones.

Modelo	Sólo presencias	Presencias y ausencias				Validación cruzada		
	Boyce	AUC	Sens	Esp	General	Sens	Esp	General
Paisaje	0,998	0,905	84,0 %	82,1 %	83,1 %	85,0 %	82,0 %	83,5%
Disturbios	0,998	0,841	71,7 %	77,4 %	74,6 %	74,0 %	82,0 %	78,0 %
Global	0,977	0,915	84,9 %	80,2 %	82,6 %	80,0 %	79,0 %	79,5 %

**Tabla 6.6.** Parámetros correspondientes a los modelos generales de cada eje y al modelo global (ver Tabla 5.1 y 5.2 para la definición de las variables).

Modelo	Parámetro	$\beta$	Error típico	$\chi^2$ de Wald	gl	Sig.
PAISAJE	(Intersección)	-3,311	1,898	3,043	1	0,081
	bos04_r1	4,2 <sup>E-02</sup>	2,9 <sup>E-02</sup>	2,156	1	0,142
	bos04_c7	3,6 <sup>E-03</sup>	2,5 <sup>E-03</sup>	2,079	1	0,149
	bos73_r7	0,017	0,008	4,826	1	0,028
	bos73_r7 <sup>2</sup>	-1,9 <sup>E-05</sup>	1,1 <sup>E-05</sup>	3,098	1	0,078
	bos73_r7 <sup>3</sup>	6,4 <sup>E-09</sup>	4,5 <sup>E-09</sup>	2,082	1	0,149
	agr_r1	-0,062	0,041	2,316	1	0,128
	mix_r4	-0,009	0,003	8,106	1	0,004
	past_r4	-0,005	0,004	1,609	1	0,205
DISTURBIO	pobru_r_med	-0,093	0,018	27,430	1	0,000
	anp_cat=0 * acces	3,0 <sup>E-04</sup>	9,2 <sup>E-05</sup>	10,997	1	0,001
	anp_cat=1 * acces	7,9 <sup>E-04</sup>	2,9 <sup>E-04</sup>	7,179	1	0,007
	anp_cat=2 * acces	0,003	0,001	11,775	1	0,001
GLOBAL	anp_cat=0 * acces	1,8 <sup>E-04</sup>	1,8 <sup>E-04</sup>	1,027	1	0,311
	anp_cat=1 * acces	1,2 <sup>E-04</sup>	3,1 <sup>E-04</sup>	0,144	1	0,704
	anp_cat=2 * acces	0,001	0,001	3,535	1	0,060
	pobru_r_med	-0,076	0,032	5,833	1	0,016
	bos04_r1	0,008	0,028	0,084	1	0,771
	bos73_r7	0,011	0,004	6,094	1	0,014
	bos73_r7 <sup>2</sup>	-1,3 <sup>E-05</sup>	7,3 <sup>E-06</sup>	3,163	1	0,075
	bos73_r7 <sup>3</sup>	4,5 <sup>E-09</sup>	3,3 <sup>E-09</sup>	1,880	1	0,170
	agr_r1	-0,093	0,041	5,269	1	0,022
mix_r4	-0,011	0,003	14,405	1	0,000	
past_r4	-0,009	0,003	7,216	1	0,007	

Fig. 6.5.a) *Modelo general del eje de paisaje.*

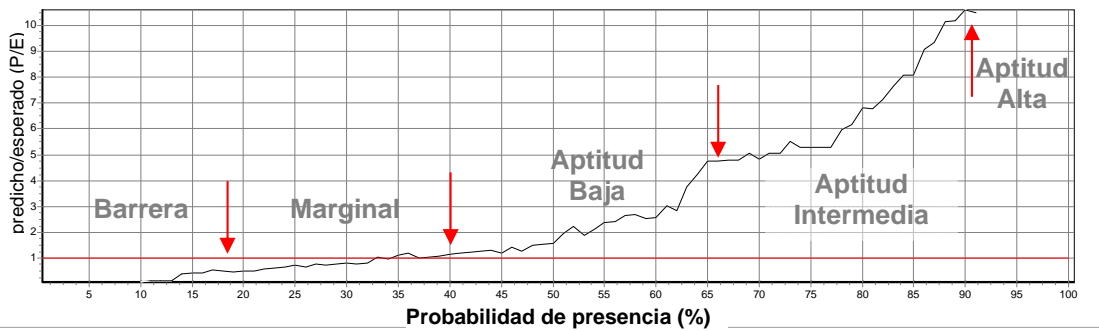


Fig. 6.5.b) *Modelo general del eje de disturbio humano.*

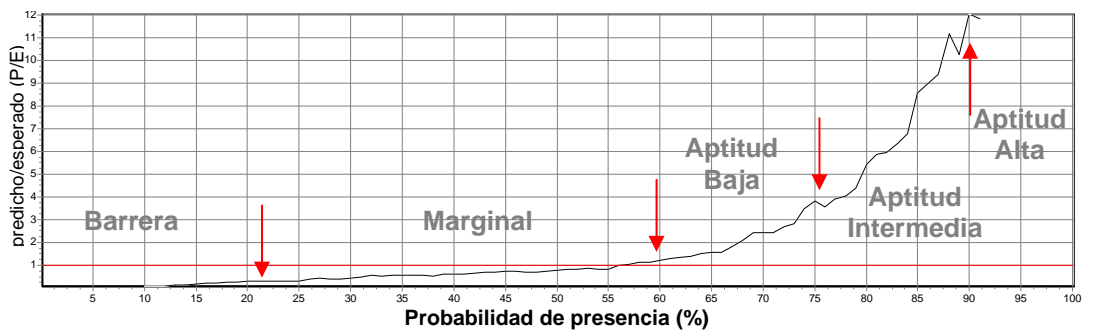
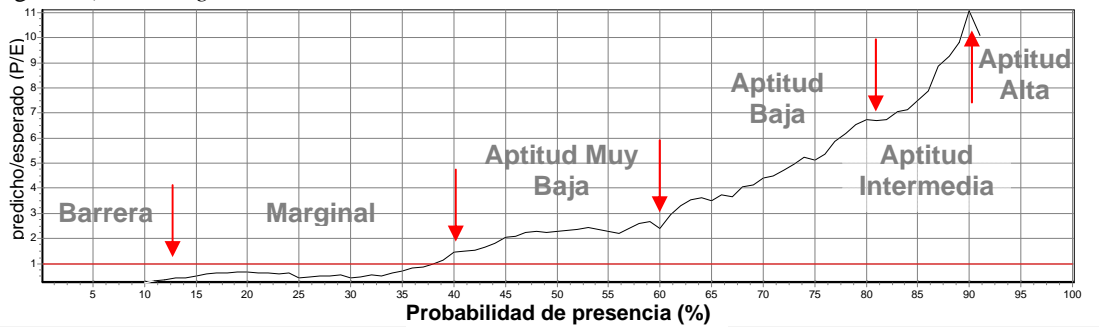
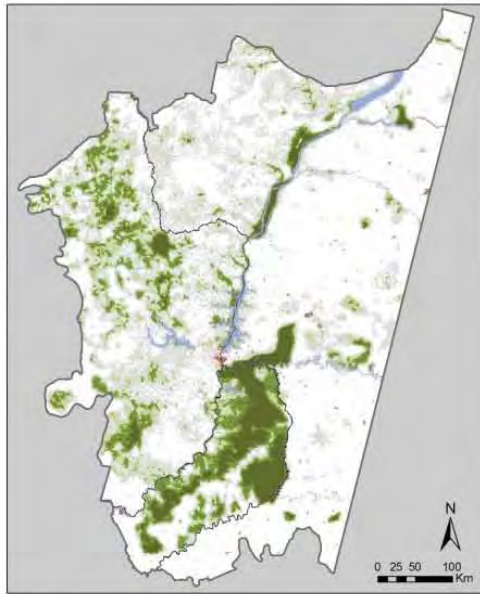


Fig. 6.5.c) *Modelo global.*



**Figura 6.5.** Curvas de ajuste de los modelos (índice continuo de Boyce): a) modelo general del eje de paisaje; b) modelo general del eje de disturbios humanos directos; c) modelo global. La línea continua negra indica la proporción entre los valores predichos por el modelo y lo esperado por azar en relación a lo disponible en el área de estudio. La línea roja indica la curva esperada para un modelo aleatorio. Las flechas señalan los puntos de corte seleccionados para la determinación de categorías de aptitud de hábitat.

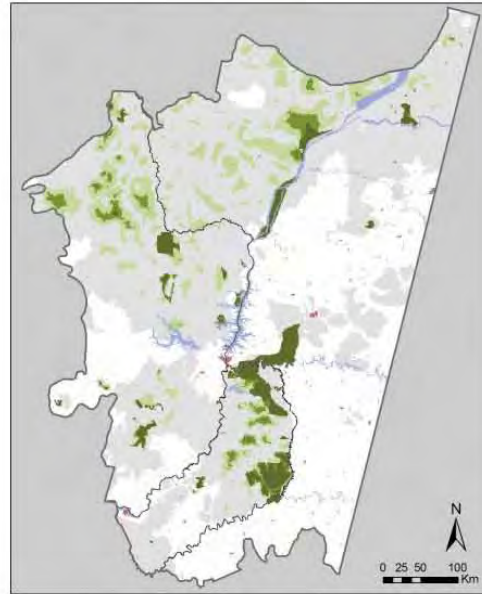
Fig. 6.6.a)



Aptitud relativa del hábitat

White	Light Green	Dark Green		
Barrera	Matriz	Baja	Media	Alta

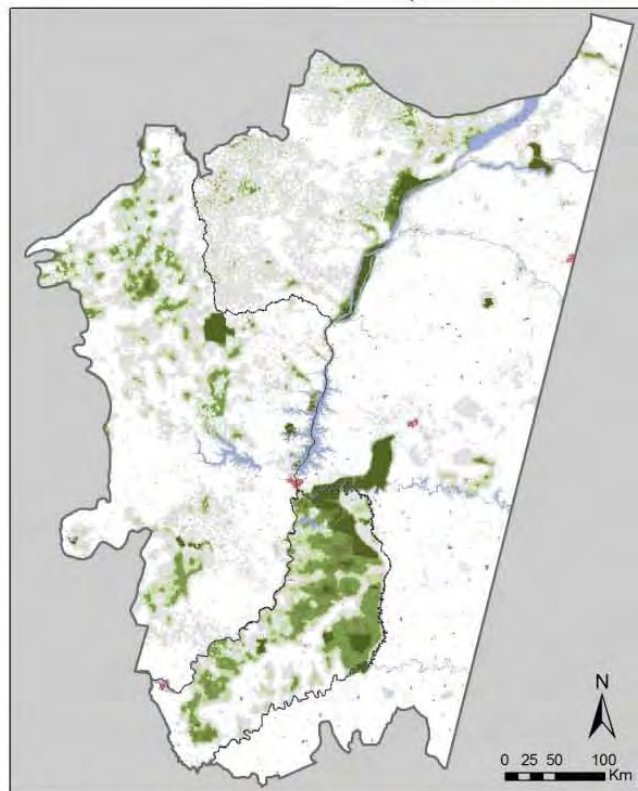
Fig. 6.6.b)



Aptitud relativa del hábitat

White	Light Green	Dark Green		
Barrera	Matriz	Baja	Media	Alta

Fig. 6.6.c)



Aptitud relativa de hábitat

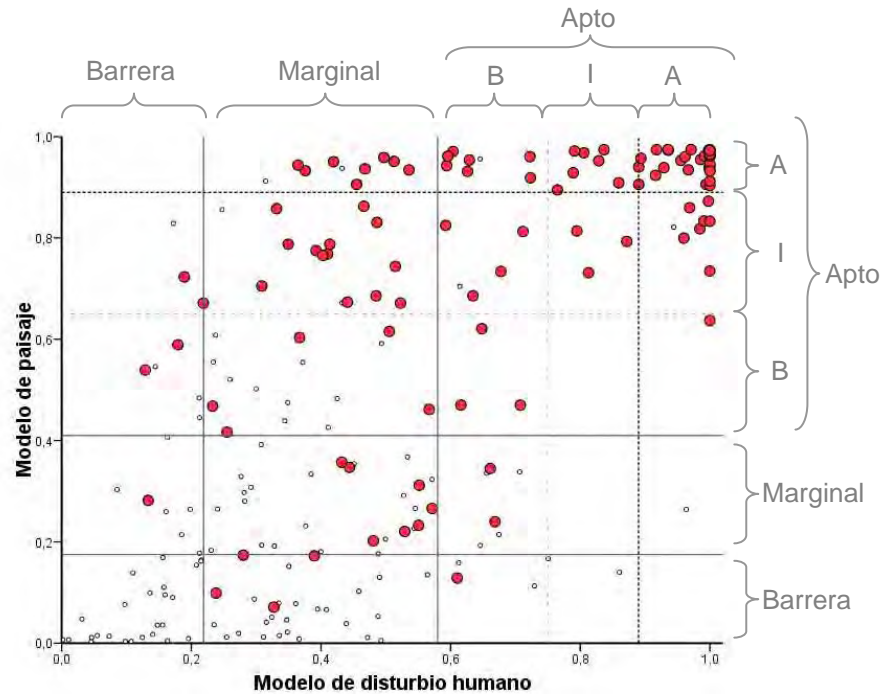
White	Light Green	Dark Green			
Barrera	Matriz	Muy baja	Baja	Media	Alta

Limite internacional  
Rios y embalses  
Áreas urbanas

**Figura 6.6.** Aptitud del hábitat para el jaguar en el BAAP estimados por modelos lineales generalizados. a) Eje de condiciones del paisaje; b) Eje de disturbios humanos directos; c) Modelo global. Se consideraron tres categorías diferentes de hábitats aptos en los modelos generales para cada eje (a y b) y cuatro en el modelo general (c) (ver Fig. 6.5). Ver detalles del modelo global en el Anexo digital 9.6.

### 6.3.3. Modelo bidimensional

Las categorías de aptitud de hábitat determinadas por los modelos generales de cada eje (Fig. 6.5.a y 6.5.b.) se combinaron en un modelo bidimensional (Fig. 6.7).



**Figura 6.7.** Construcción del modelo bidimensional compuesto por los modelos de paisaje y disturbio humano. Las líneas horizontales y verticales corresponden a los puntos de corte determinados para las categorías de aptitud de hábitat de cada modelo (ver Fig. 6.5.a y 6.5.b). Se presenta la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudo-ausencias (círculos pequeños vacíos). En las categorías de hábitat apto B = Baja; I = Intermedia; y A = Alta.

Los principales límites usados para determinar categorías fueron los que separaron entre las barreras y las áreas marginales, y entre las áreas marginales y los hábitats aptos (Fig. 6.7). Estos límites diferenciaron tres tipos principales de hábitat (Fig.6.8):

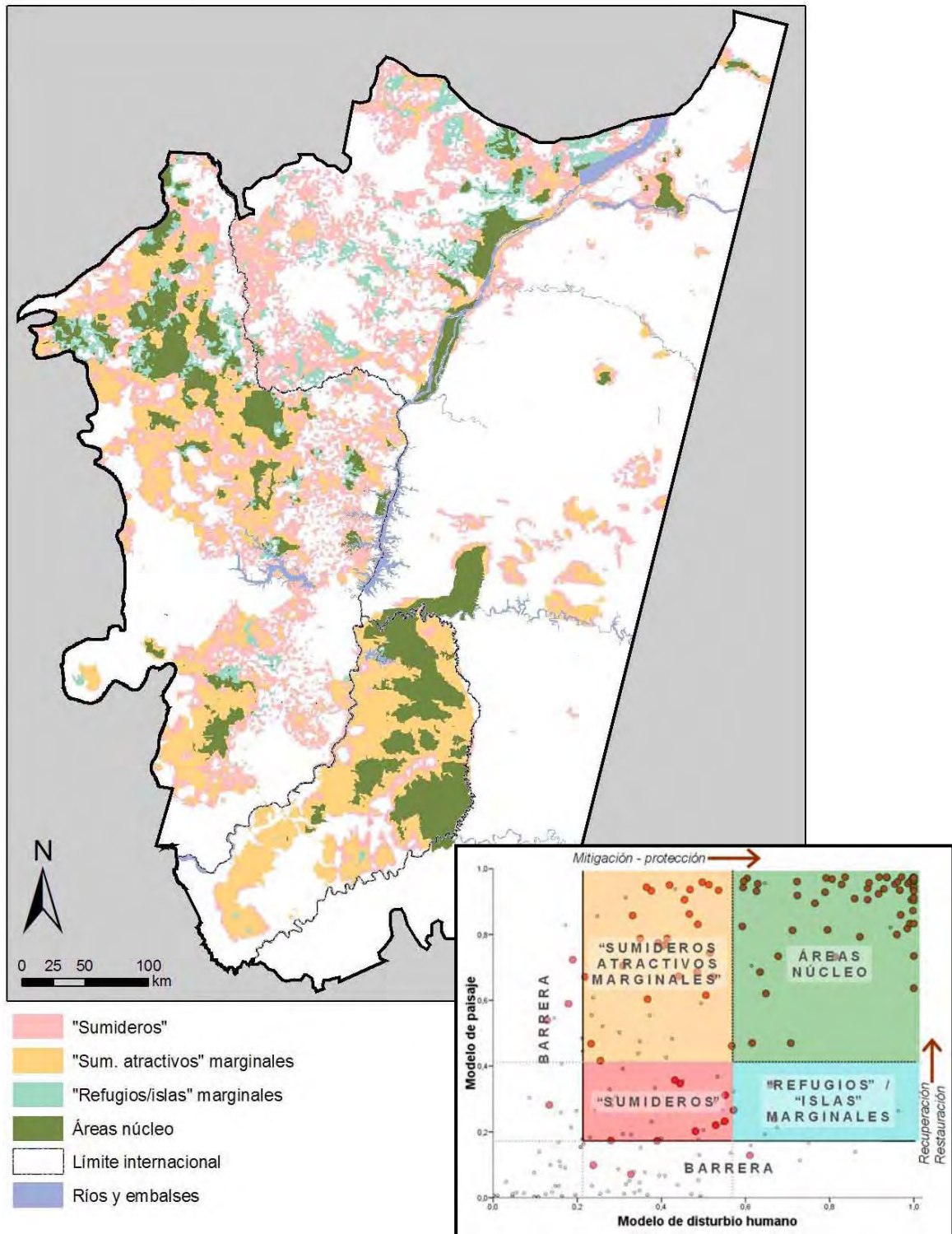
- Áreas núcleo: áreas categorizadas como aptas en los dos ejes analizados.
- Barreras: áreas consideradas “barreras” por alguno de los dos modelos o por los dos.
- Áreas marginales: áreas consideradas como marginales por alguno de los dos modelos o por los dos. Estas áreas fueron divididas en:
  - o “*Sumideros*” : áreas categorizadas como marginal en los dos modelos, con condiciones pobres respecto al paisaje y fuertes presiones humanas.
  - o “*Sumideros atractivos marginales*” : áreas aptas en sus condiciones de paisaje y por lo tanto pueden ser regiones “atractoras” de individuos en dispersión, pero sostienen importantes presiones antrópicas.

- “*Refugios o islas marginales*”: áreas con condiciones pobres de paisaje pero inaccesibles, despobladas y/o protegidas.

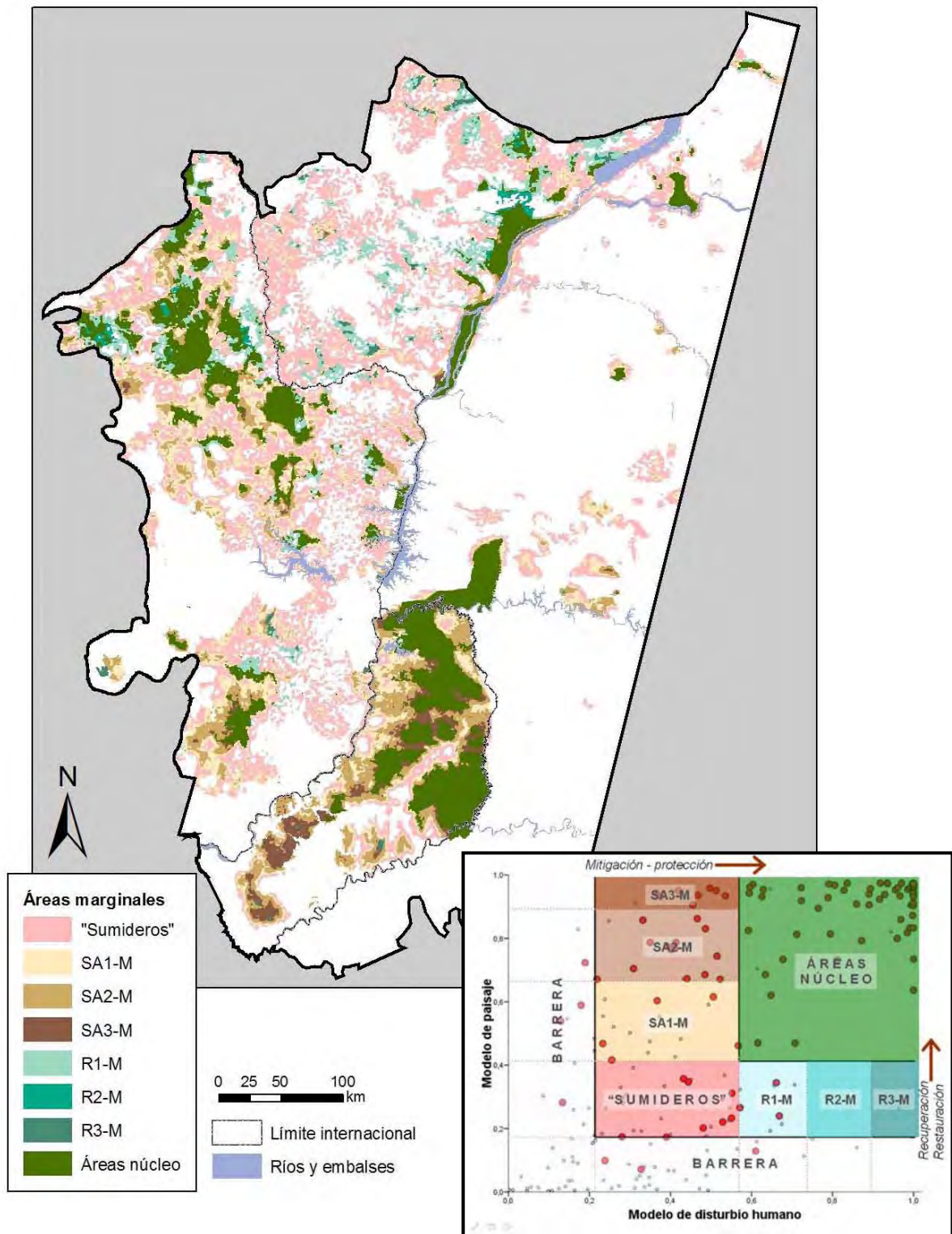
Debido a la ausencia de datos demográficos (tasa de crecimiento, migraciones, etc.), los nombres se colocan entre comillas representando categorías potenciales (es decir, “posibles sumideros”, “posibles sumideros atractivos”, etc.). La distancia máxima de un dato de presencia a un área categorizada como núcleo fue de 23 km. El área núcleo de menor tamaño que se encuentra totalmente aislada (rodeada de “barreras”) pero que tuvo registros de presencia de jaguar fue la Reserva das Perobas en el centro del Estado de Paraná en Brasil (Fig. 6.12), con una superficie “núcleo” de 74 km<sup>2</sup>. Las áreas núcleo de menos de 74 km<sup>2</sup> y ubicadas a más de 23 km de otra área núcleo fueron recategorizadas como “refugios/islas” para filtrar pequeñas áreas aisladas con bajo significado para el jaguar (Hirzel y Le Lay 2008). Luego de esta selección, las áreas núcleo suman 20.670 km<sup>2</sup>, y representan un 7,5% del área de estudio, una superficie algo menor al hábitat estimado como apto mediante el ENFA en el Capítulo anterior.

Para aumentar la resolución del modelo bidimensional, se utilizaron las subdivisiones de las categorías de hábitat apto de ambos ejes para definir subcategorías, tanto en las áreas marginales como en las áreas núcleo. Los “sumideros atractivos” marginales fueron subdivididos según sus condiciones de aptitud de paisaje en tres categorías (Fig. 6.9): SA1-M, SA2-M y SA3-M (ordenados de peores a mejores condiciones de paisaje). De manera análoga, se subdividieron los “refugios” marginales: R1-M, R2-M y R3-M (ordenados de mayor a menor presión humana). Estas divisiones permitieron detectar regiones que aún mantienen buenas condiciones de paisaje pero altas presiones humanas (SA3-M), constituyendo áreas clave debido a su potencial como trampas ecológicas (áreas atractivas para el jaguar pero con alta mortalidad), y de importancia para recibir algún grado de protección para convertirse en corredores o anexarse a las áreas núcleo (Fig. 6.9). En el extremo opuesto se encuentran los “refugios” R3-M, que caracterizan fragmentos pequeños y aislados de bosque con baja presión humana o que están protegidos, que de ser recuperados (conectados, restaurados, etc.), pueden transformarse en áreas núcleo o integrarse como “trampolines ecológicos” en planes de conservación (Fig. 6.9).





**Figura 6.8.** Combinación de los modelos de paisaje y de disturbios humanos en un modelo bidimensional. En el mapa se observa la distribución de las áreas núcleo y las áreas marginales con sus categorías principales. El gráfico presenta los límites de corte entre las categorías que están representadas en el mapa (ver Fig. 6.5.a y b), y la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudoausencias (círculos vacíos).



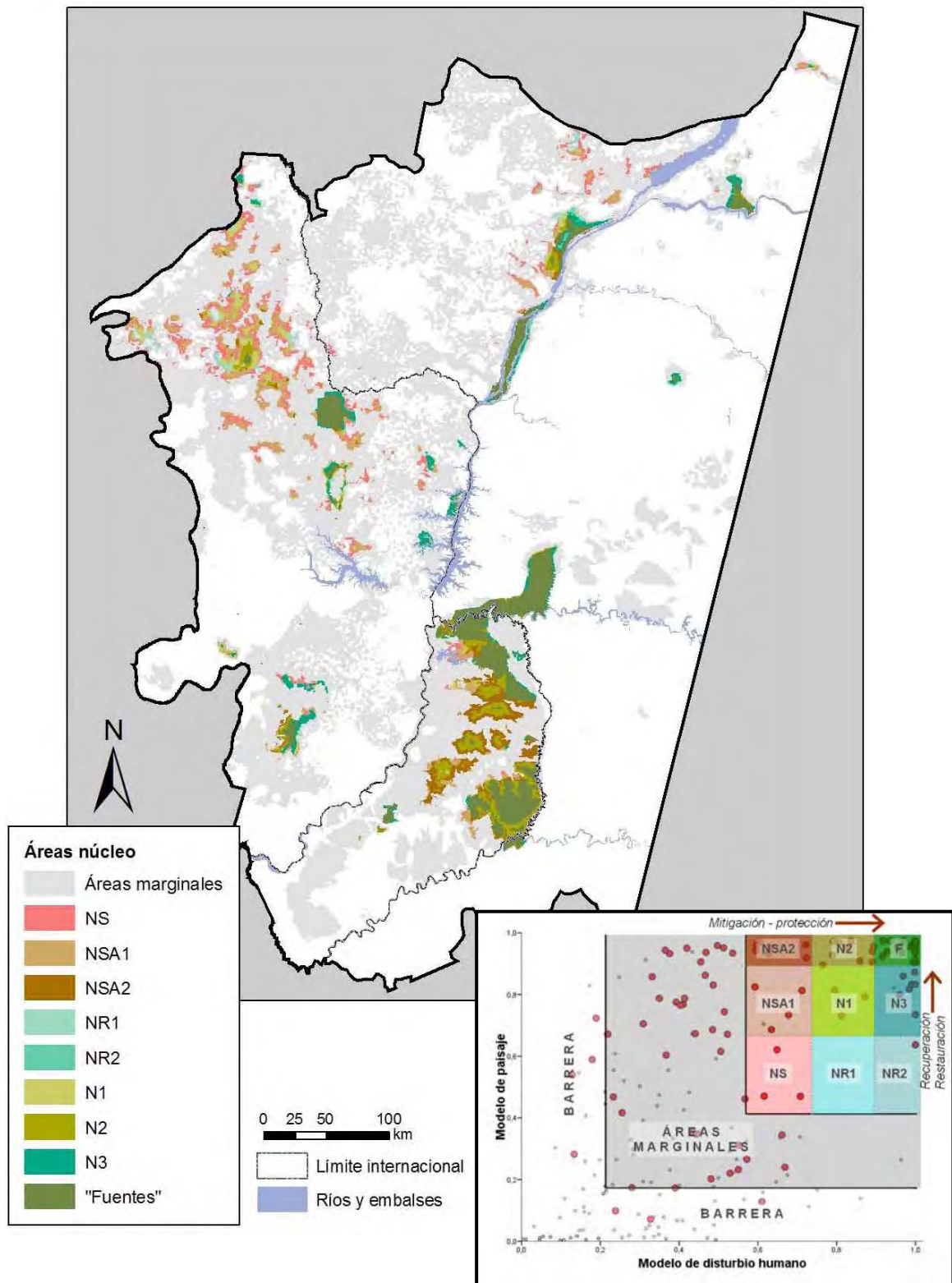
**Figura 6.9.** Subdivisión de las áreas marginales (M), derivadas de la figura 6.8: “sumideros atractivos marginales” (SA1-M a SA3-M) y “Refugios marginales” (R1-M a R3M). El gráfico presenta los límites de corte entre las sub-categorías representadas por los mismos colores del mapa (ver Fig. 6.5.a y b), y la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudo-ausencias (círculos vacíos). Ver detalles en el Anexo digital 9.7.

Las áreas núcleo se subdividieron de la misma forma, para determinar su estructura interna (Fig. 6.10). Esto permitió detectar las regiones de las áreas núcleo sometidas a mayores presiones humanas y condiciones de paisaje más pobres (NS), y regiones con mejores condiciones de paisaje pero con importantes presiones humanas y con posibilidades de constituir “sumideros atractivos” dentro de las áreas núcleo (NSA1 y NSA2). En el otro extremo se determinaron las áreas con característica de paisaje más pobres, pero con menores presiones humanas (NR1 y NR2), que determinan refugios de mayor importancia.

Finalmente, otras cuatro categorías caracterizan a las áreas catalogadas con aptitud media o alta por los dos modelos combinados (N1, N2, N3 y F). Estas áreas son las que tienen el mayor potencial de constituir áreas “fuente” para el jaguar, ya que mantienen buenas condiciones de paisaje y bajo impacto humano directo. Sin embargo, mientras las áreas de tipo F presentan las mejores condiciones, las otras categorías son áreas que deberían ser manejadas (mediante protección y/o mejoras en las condiciones de paisaje) para garantizar su constitución efectiva como áreas “fuente” para la especie. Las áreas de tipo N1 y N2 que mantienen algún grado de presión humana, por lo que medidas de mitigación de estas presiones podrían rápidamente convertirlas en áreas de tipo “fuente”. Las áreas N3 en cambio, caracterizan las regiones de las áreas núcleo con mayor “efecto de borde”. Áreas protegidas pequeñas, rodeadas de matriz antrópica y/o con formas irregulares, caracterizan estos tipos de hábitat. Las medidas de manejo pertinentes se relacionan con la restauración y recuperación de bosques nativos, promoción de actividades de uso sustentable, etc. con el fin de establecer áreas de “amortiguamiento”, mejorar el diseño de las áreas protegidas, etc.

Una evaluación preliminar del significado de estas categorías fue realizado con 35 casos confiables de jaguares muertos (cazados, atropellados, etc.) o removidos (capturados por conflictos con el ganado), registrados entre 1998 y 2008 por la red de monitoreo del Proyecto Yaguareté (Capítulo IV) y por Paviolo *et al.* (2008) para la región del Corredor Verde de Argentina y Brasil (Fig. 6.11.a). Los casos fueron catalogados de acuerdo a las diferentes categorías de hábitat y se compararon con la proporción de casos esperados por la superficie disponible de cada categoría para esta región (subunidad A delimitada en la Fig. 6.12).





**Figura 6.10.** Subdivisión de las áreas núcleo (N) derivadas de la figura 6.8. El gráfico presenta los límites de corte entre las sub-categorías (ver Fig. 6.5.a y b) representadas por los mismos colores del mapa, y la distribución de los datos de presencia (círculos rojos) y pseudo-ausencias (círculos vacíos). Ver detalles en el Anexo digital 9.8.

Fig. 6.11.a)

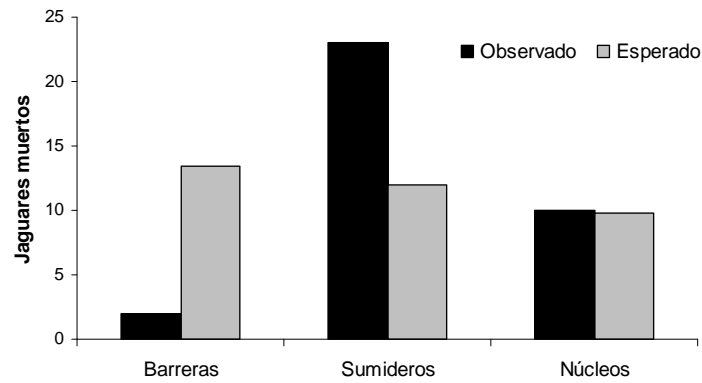
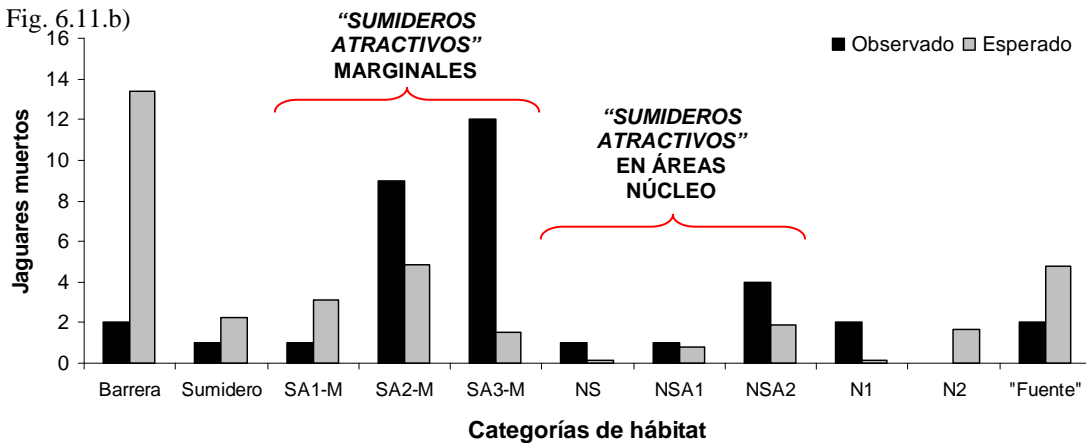


Fig. 6.11.b)



**Figura 6.11.** Casos de jaguares muertos o removidos en el Corredor Verde de Argentina y Brasil entre 1998 a 2008 ( $n = 35$ ) en las categorías y subcategorías de hábitat determinadas por el modelo bidimensional. Los casos observados (barras negras) se comparan con los casos esperados por azar (barras grises) a partir de la superficie disponible para cada categoría. a) Categorías generales de hábitat (los sumideros incluyen a tanto a los “sumideros” como a los “sumideros atractivos marginales”); b) Subcategorías. Ver en el texto y en las Figuras 6.9 y 6.10 las referencias de las categorías. No se incluyen las categorías poco representadas en el área seleccionada (casos esperados cercanos o iguales a 0).

Mientras que en las barreras los casos registrados fueron menores a lo esperado por la superficie disponible, en las áreas consideradas sumideros (“sumideros marginales” y “sumideros atractivos marginales” en conjunto) ocurrieron un mayor número de muertes que lo esperado (Fig. 6.11.a;  $\chi^2 = 0,00005$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ). En áreas núcleo en cambio, la proporción de casos registrados fue similar a la esperada por la superficie de áreas núcleo clasificadas para esta región (Fig. 6.11.a). Al observar el detalle en las subcategorías (Fig. 6.11.b), fueron los “sumideros atractivos marginales” con las mejores condiciones de paisaje, pero las mayores presiones humanas (SA2-M y SA3-M), los que presentaron una mayor cantidad de jaguares muertos o removidos respecto a lo esperado. Por el otro lado, en las áreas núcleo también fueron los posibles “sumideros atractivos” (NSA2 principalmente) los que mostraron este patrón, mientras que las áreas “fuente” mostraron el patrón inverso.

#### **6.3.4. Evaluación de la Visión de Biodiversidad**

El modelo resultante de la combinación de los modelos de hábitat generados presentó importante similitud con el paisaje de conservación de la Visión de Biodiversidad (Fig. 1.5; Di Bitetti *et al.* 2003). Cerca del 80% de las áreas núcleo determinadas en la Visión coinciden con las áreas detectadas como núcleo para el jaguar, con un alto porcentaje representado por las áreas “fuente” (Tabla 6.7). Las otras categorías consideradas como prioritarias en la Visión de Biodiversidad (áreas con alto potencial de ser protegidas, áreas núcleo potenciales y áreas que necesitan ser evaluadas), en su mayor parte están constituidas por áreas núcleo para el jaguar o hábitats con buenas condiciones de paisaje pero altas presiones humanas (“sumideros atractivos” marginales). En cambio, los corredores propuestos por la Visión coinciden principalmente con áreas catalogadas como “barreras” o “sumideros” para el jaguar, por lo que es posible que una baja proporción de estos corredores sean funcionales para la especie en las condiciones actuales del paisaje. Las regiones que en la Visión de Biodiversidad fueron detectadas como áreas con necesidades de corredores, aparecen en su mayor porcentaje como “barreras” o “sumideros” para el jaguar.

La superposición de estos dos “paisajes”, permitió además detectar nuevas áreas núcleo de potencial importancia para la conservación del jaguar no tenidas en cuenta en la Visión. Entre las más importantes se encuentran dos áreas en el Alto Paraná brasileño, el Parque Nacional Ilha Grande y el Parque Estadual Ivinhema. La evaluación de las condiciones de los diferentes hábitats marginales permite actualizar y considerar nuevas opciones de corredores potenciales para ser discutidos en el marco de la Visión (Fig. 6.9; Tabla 6.7). El análisis desarrollado para el jaguar también permitió describir la estructura interna de las áreas núcleo de la visión desde la perspectiva del jaguar, que ayuden a delinear estrategias de manejo de las mismas (Fig. 6.10; Tabla 6.7).

**Tabla 6.7.** Evaluación del paisaje de conservación de la Visión de Biodiversidad en relación al modelo bidimensional de aptitud de hábitat para el jaguar en el BAAP. Las categorías del modelo bidimensional corresponden a las Figuras 6.7, 6.8 y 6.9.

Visión de Biodiversidad	Barrera	Sumidero	Sumideros atractivos marginales			Refugios marginales			Áreas núcleo								
			SA1-M	SA2-M	SA3-M	R1-M	R2-M	R3-M	NS	NSA1	NSA2	NR1	NR2	NI	N2	N3	"F"
Áreas núcleo	3%	1%	2%	9%	6%	0%	0%	0%	1%	4%	10%	0%	0%	2%	12%	7%	<b>43%</b>
Áreas con alto potencial para convertirse en áreas protegidas	3%	3%	10%	<b>35%</b>	22%	0%	0%	0%	0%	7%	14%	0%	0%	0%	6%	0%	0%
Áreas núcleo potenciales	6%	6%	12%	<b>15%</b>	1%	6%	0%	3%	10%	9%	2%	1%	3%	9%	0%	<b>15%</b>	2%
Áreas de bosque que necesitan ser evaluadas	4%	5%	7%	5%	0%	9%	4%	0%	15%	<b>22%</b>	2%	3%	0%	14%	8%	0%	2%
Áreas satélite	9%	3%	10%	<b>28%</b>	2%	0%	0%	23%	1%	12%	1%	1%	1%	3%	0%	7%	1%
Corredores principales	<b>21%</b>	17%	<b>21%</b>	20%	2%	1%	0%	0%	2%	3%	1%	0%	1%	1%	1%	3%	6%
Corredores secundarios	<b>28%</b>	16%	13%	15%	2%	6%	1%	1%	6%	8%	0%	1%	0%	2%	0%	0%	0%
Expansiones laterales de los corredores	<b>23%</b>	19%	18%	18%	4%	3%	1%	0%	5%	6%	0%	1%	0%	1%	0%	0%	0%
Áreas aisladas	<b>67%</b>	8%	14%	5%	0%	0%	0%	1%	0%	0%	0%	0%	1%	0%	0%	3%	1%
Corredores potenciales	<b>65%</b>	18%	8%	3%	0%	1%	0%	0%	1%	1%	0%	0%	0%	0%	0%	1%	0%
Áreas que necesitan un corredor	<b>87%</b>	10%	3%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
Cuencas hídricas prioritarias	<b>56%</b>	20%	8%	3%	0%	6%	1%	0%	2%	2%	0%	1%	0%	0%	0%	0%	0%

## **6.4. Discusión**

### **6.4.1. Ventajas y limitaciones de los modelos de hábitat desarrollados**

Los modelos cuantitativos son una representación matemática del sistema en estudio o de su funcionamiento (Jackson *et al.* 2000). Construidos a partir del conocimiento previo existente sobre el sistema, los modelos pueden representar hipótesis científicas que se verán fortalecidas o rechazadas en función del apoyo que reciban de las observaciones sobre el objeto de estudio (Hobbs y Hilborn 2006). En sistemas complejos como los sistemas biológicos, y ecológicos en particular, los modelos son especialmente útiles porque permiten simplificar estos sistemas en los principales parámetros que se cree que definen su funcionamiento (Wiegand *et al.* 2003; Johnson y Omland 2004). Los modelos de hábitat conforman hipótesis sobre la forma en que las especies responden al paisaje en el que habitan (Johnson y Omland 2004). Como cualquier hipótesis, un modelo de hábitat es sostenido mientras sea respaldado por datos empíricos, pero puede ser rechazado o modificado a medida que se generan nuevos conocimientos sobre el sistema. Mientras tanto, los modelos de hábitat constituyen un importante instrumento para generar conocimiento sobre las relaciones entre las especies y su ambiente y, al ser espacialmente explícitos, se convierten en herramientas sumamente útiles para direccionar acciones de manejo y conservación hacia áreas concretas del territorio (Dunning Jr *et al.* 2006).

En este capítulo, utilicé diferentes instancias de formulación de modelos para comprender cómo los jaguares responden ante un ambiente fuertemente alterado por el hombre, tanto en relación a las características del paisaje como a las presiones directas que ejerce sobre la especie reflejadas a escala regional. Los modelos fueron formulados explícitamente *a priori* como hipótesis o conjuntos de hipótesis, de manera de facilitar el proceso de selección y combinación de variables, pero principalmente para tener una mayor comprensión sobre el significado de los modelos postulados (Burnham y Anderson 2002; Conroy *et al.* 2006; Hobbs y Hilborn 2006). Si bien el método de trabajo con múltiples hipótesis alternativas fue descripto hace mucho tiempo (Chamberlin 1890), su aplicación ha tomado mayor relevancia recientemente y es particularmente útil en la ecología (Johnson y Omland 2004) y tiene estrecha relación



con nuevas estrategias aplicadas a la biología de la conservación como por ejemplo, el manejo adaptativo (Conroy *et al.* 2006; Hobbs y Hilborn 2006).

Sin embargo, para interpretar los resultados y modelos, también es fundamental considerar las limitaciones que presentan los datos y variables utilizadas para formularlos y evaluarlos. En este caso, la variable dependiente usada para parametrizar los modelos se conforma en una variable binaria de tipo presencia/pseudo-ausencia. Las pseudo-ausencias tienen cierto grado de dependencia respecto a las presencias, ya que fueron generados a partir de análisis preliminares realizados con los mismos datos. Esto limita la utilidad de los criterios clásicos de evaluación que observan la capacidad predictiva de las ausencias y el índice de AUC (Chefaoui y Lobo 2008). Sin embargo, los modelos generados obtuvieron altos valores de ajuste también con el índice continuo de Boyce, que sólo utiliza los datos de presencia, respaldando los resultados obtenidos por los otros métodos de evaluación (Tabla 6.5).

Otro elemento a tener en cuenta es la imposibilidad de contar con datos independientes para la validación de los modelos generados. Contar con suficientes datos como para construir modelos sólidos es una limitante importante debido a la dificultad de obtener información de especies como el jaguar (ver Capítulo IV). Si bien es posible sólo utilizar una parte de los datos obtenidos para generar los modelos y otra para evaluarlos, esto implica un sacrificio de información que podría ser importante para generar modelos finales más robustos. Una alternativa para abordar este problema es el mecanismo de validación cruzada (Fernández *et al.* 2003; Engler *et al.* 2004; Chefaoui *et al.* 2005; Pearce y Boyce 2006; Kanagaraj *et al.* en revisión), como el que utilicé para evaluar los modelos generales y el modelo global. Este método permite tener una estimación de la robustez de los modelos generados (Pearce y Boyce 2006; Hirzel y Le Lay 2008). La disminución de la capacidad predictiva de los modelos al extraer aleatoriamente parte de los datos se relaciona a una excesiva dependencia del modelo a datos específicos, indicando modelos poco útiles para ser extrapolados a un área mayor a la relevada (Hirzel y Le Lay 2008). La capacidad predictiva de los modelos desarrollados en este capítulo no disminuyó en la validación cruzada (Tabla 6.5), demostrando que su extrapolación al área de estudio es aceptable, considerando que la configuración de su paisaje es similar al área relevada. Sin embargo, estos modelos fueron elaborados y evaluados sólo para la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná, por lo que su aplicación a otras regiones no es recomendable sin una evaluación previa con datos de campo.

Por otro lado, existen ciertas limitantes en cuanto a la forma en que las variables eco-geográficas representan el paisaje. A pesar de los diferentes grados de protección existentes en las áreas protegidas de la región, en este análisis sólo fue posible incorporar tres niveles de protección (variable categórica, ver Tabla 5.1 del Capítulo anterior). La inclusión de variables con un mayor número de categorías de protección o análisis de vecindad de las áreas protegidas (*anp\_r*, ver Tabla 5.1), resultaron en modelos inconsistentes (p. ej. modelos resultantes cercanos a mapas binarios que sólo predicen presencias en áreas mejor protegidas). Un problema similar ocurrió con las plantaciones forestales que al combinarlas en un mismo modelo con los otros usos de la tierra analizados también resultaba en modelos casi binarios que predecían presencias sólo en áreas con plantaciones. Estos problemas se presentan posiblemente por la baja frecuencia relativa de este tipo de coberturas (áreas protegidas y plantaciones) en relación al total del área de estudio (ver Fig. 2.3 y 2.10 en el Capítulo II). Las pseudoausencias, aunque fueran generadas totalmente por azar, tienen bajas probabilidades de recibir un valor diferente de cero en estas variables, y esto posiblemente explique los problemas encontrados. Al considerar la protección como variable categórica, se mejoró la respuesta de los modelos. Sin embargo, serán necesarios análisis específicos de diferentes porciones del BAAP para poder analizar en más detalle los efectos de los diferentes grados de protección y de las plantaciones forestales para esta especie.

La determinación de las escalas espaciales y temporales de mayor importancia para los procesos ecológicos en estudio, es algo complejo y difícil de abordar (Wiens 1989; Heglund 2002). Comparando el efecto de cada variable a diferentes escalas espaciales ayuda a resolver parte de este problema, permitiendo detectar la escala que mejor pueda representar la percepción del paisaje por la especie en estudio (Wiegand *et al.* 2008). En diferentes especies de carnívoros se ha encontrado que la escala óptima tiene relación con el tamaño del territorio de la especie, principalmente con el territorio de las hembras (Schadt *et al.* 2002a; Naves *et al.* 2003; Kanagaraj *et al.* en revisión). Para el jaguar, distintas variables mostraron mayor ajuste a diferentes escalas, reflejando que la escala de percepción de este felino posiblemente sea diferente según la condición del paisaje analizada. Sin embargo, al observar todas las variables en conjunto (Fig. 6.4), en promedio, el mayor efecto se encuentra en las escalas intermedias analizadas (4 y 7 km de radio). Este rango de valores comprende el radio estimado para el área de acción de una hembra adulta de jaguar (Cullen Jr *et al.* 2005a; D. Sana, datos no publicados; A. Paviolo, datos no publicados) y además implica que, posiblemente, pocas variables

tengan importancia a escalas mayores o menores a las evaluadas. Las escalas temporales presentan desafíos mayores para ser abordados en modelos de tipo estático como el utilizado con el jaguar. La inclusión de variables que integren la historia del paisaje (fragmentación del bosque, densidad poblacional, etc.) permite incursionar en algunos análisis a nivel temporal, pero existen importantes limitantes en cuanto a la disponibilidad de datos históricos y a la combinación entre datos históricos y actuales en un mismo modelo, porque muchas veces están fuertemente correlacionados. Esta fue la razón por la que sólo el bosque en 1973 fue usado como variable histórica, ya que presentó niveles de correlación bajos con el bosque actual. Nuevas aproximaciones sobre cómo incorporar variables históricas deberían ser evaluadas en un futuro para mejorar la comprensión sobre el posible impacto de la dinámica del paisaje en modelos de este tipo (Guisan y Zimmermann 2000; Heglund 2002).

#### **6.4.2. Las respuestas del jaguar a las condiciones del paisaje**

Modelos de hábitat a partir de GLM fueron utilizados para comprender los patrones de selección del hábitat a escala regional de diferentes especies (Fernández *et al.* 2003; Olivier y Wotherspoon 2006; Chefaoui y Lobo 2007; Soares y Brito 2007). En el caso del jaguar en el BAAP, donde la especie ocupaba históricamente la mayor parte del paisaje, los modelos de hábitat permiten principalmente detectar las condiciones del paisaje que están determinando la subsistencia de la especie en un ambiente transformado por el hombre (LaRue y Nielsen 2008). En este capítulo, el alterado paisaje del BAAP fue interpretado tanto en sus características propias de configuración (patrones de cobertura y usos de la tierra, características topográficas, etc.), como en condiciones antrópicas evaluadas a escala del paisaje que reflejan la presencia humana y sus presiones directas sobre la especie.

#### ***El paisaje***

Los jaguares están presentes preferentemente en áreas con cobertura de bosque nativo, pero que a su vez tienen cierto grado de conectividad con áreas de bosque cercanas (Tabla 6.3). La selección del jaguar de hábitats con cobertura y conectividad de bosque nativo fue descrita por Cullen Jr. (2006) en la región norte del BAAP y Crawshaw Jr. (1995) en el Parque Nacional do Iguacu en el Corredor Verde de Argentina y Brasil, y también sugerida por Zuercher *et al.* (2001) en la región de Mbaracayú en el este Paraguay. Cullen Jr. (2006), encontró una preferencia del jaguar por ambientes de

bosques nativos o bañados naturales, tanto en la selección de territorios como en la selección de hábitats dentro del territorio. Análisis a escala regional en otras áreas de la distribución del jaguar también encontraron que la cobertura del ambiente natural era importante para determinar la persistencia de esta especie (Ortega-Huerta y Medley 1999; Hatten *et al.* 2005; Somma 2006). La cobertura y conectividad de superficies de hábitat natural también constituyen importantes factores para la persistencia otras especies de carnívoros (Sweaner *et al.* 2000; Crooks 2002; Schadt *et al.* 2002a; Naves *et al.* 2003; Dickson *et al.* 2005; Carroll y Miquelle 2006; Kanagaraj *et al.* en revisión). En el análisis de este capítulo, el modelo de mayor ajuste combina la cantidad de bosque localmente (en un radio de 1 km) y la conectividad a una escala mayor (7 km; ver Tabla 6.3). Esto indica que posiblemente el jaguar no sólo selecciona áreas cubiertas por ambientes naturales, sino que demanda que las superficies de bosque estén interconectadas a escalas mayores.

La persistencia del jaguar también se mostró relacionada a las condiciones históricas del bosque (evaluada en este caso por la cantidad de bosque en un radio de 7 km para el año 1973; Tabla 6.3). Tilman *et al.* (1994) argumentan que la fragmentación y pérdida del hábitat no sólo tienen un efecto inmediato de amenaza sobre las especies, sino que también existe un “retardo” en la forma en que las modificaciones del hábitat pueden afectar a las poblaciones naturales. Un ejemplo de estos “retardos” está asociado a los procesos de extinción y recolonización descritos para las metapoblaciones (Hanski 1998). El incremento de la fragmentación aumenta las probabilidades de extinción de poblaciones locales y disminuye las probabilidades de recolonización (Davies *et al.* 2001). Sin embargo, el tiempo que transcurre entre el proceso de fragmentación y su efecto sobre la extinción de las poblaciones estructuradas, puede variar de acuerdo a las características de la especie y a las condiciones del paisaje. Esto hace difícil evaluar cuáles de las poblaciones encontradas hoy en realidad se tratan de poblaciones potencialmente extintas (con altas probabilidades de extinción local y bajas o nulas posibilidades de recolonización; Hanski 1998). Tanto Tilman *et al.* (1994) como Hanski (1998) plantean diferentes modelos que explican estos retardos y predicen efectos a largo plazo de la fragmentación del hábitat. Diferentes trabajos han brindado soporte a estas predicciones, encontrando que la historia de fragmentación y conectividad del paisaje se convierten en variables que explican una parte importante de los patrones de riqueza y abundancia de especies de diferentes grupos biológicos en ambientes fragmentados (Brooks *et al.* 1999; Lindborg y Eriksson 2004; Ernoult *et al.* 2006;

Metzger *et al.* 2009). A pesar de esto, la historia del paisaje es pocas veces tomada en cuenta en los modelos de hábitat para predecir la ocurrencia de las especies (Guisan y Zimmermann 2000; Heglund 2002). En el caso del jaguar en el BAAP, la importancia de las condiciones históricas del bosque ayuda a explicar, por ejemplo, la existencia de jaguares en pequeños y aislados fragmentos del este de Paraguay, que hasta no hace muchos años conformaban una gran masa boscosa continua (Fig. 2.5.a del Capítulo II y Fig. 4.3.a del Capítulo IV). También permiten comprender por qué el jaguar no está presente en fragmentos boscosos relativamente grandes en la región sur de la Provincia de Misiones, áreas con muy poca cobertura boscosa hace unos 30 años y donde el bosque está recuperándose por el abandono de tierras anteriormente productivas (Fig. 2.5.a del Capítulo II y Fig. 4.3.a del Capítulo IV). Parches de bosque de características similares en cuanto a su estado de fragmentación actual (tamaño, superficie, etc.), posiblemente representen comunidades muy diferentes en su estructura y composición de especies debido a su historia. Mayor importancia aún puede tener la historia de fragmentación del bosque para explicar patrones de estructuración de las poblaciones a nivel genético (Frankham *et al.* 2002; Haag *et al.* en preparación).

Para la escala y el paisaje analizados, las características topográficas del paisaje mostraron poca relación con la presencia de la especie, y los jaguares sólo se mostraron vinculados a regiones con mayor frecuencia de cursos de agua, patrón también observado en el análisis del capítulo anterior. Esta asociación fue descripta a otras escalas para la especie en el BAAP (Cullen Jr. 2006), y en otros ambientes (Crawshaw Jr y Quigley 1991). Sin embargo, la menor importancia relativa de los ríos respecto a las otras características del paisaje hizo que ésta hipótesis tuviera menos soporte respecto a las otras consideradas en este eje (Tabla 6.3).

Los usos antrópicos tuvieron un efecto negativo sobre la presencia del jaguar, confirmando la hipótesis planteada (Tabla 6.3). La agricultura intensiva (a escala local), y la agricultura a pequeña escala y pasturas a escala regional (en un radio de 4 km), fueron los usos que mostraron el mayor efecto, principalmente al ser combinados en un mismo modelo. La agricultura intensiva representa, posiblemente, uno de los cambios más abruptos en las características del hábitat del BAAP para el jaguar (pérdida total de cobertura, mínima presencia de presas, etc.), pero también está asociada a una menor presencia de población humana, explicando su efecto más localizado en relación a otros usos. La agricultura a pequeña escala presenta un ambiente más heterogéneo, con un mayor grado de cobertura (pequeños parches de bosque nativo, pequeñas plantaciones,

cultivos perennes, etc.), aunque con una mayor densidad de población humana que podría influir sobre las áreas del entorno. Las pasturas se relacionan a un bajo grado de cobertura del suelo y relativamente baja presencia humana, pero con la presencia de presas potenciales para el jaguar que pueden tanto atraer a la especie como ser causa de su mayor persecución por parte de los pobladores locales (Azevedo 2008). Las diferentes proporciones y distribución de estos usos a lo largo del paisaje hacen difícil el análisis de sus efectos particulares. Las plantaciones forestales representan el uso antrópico con mayor grado de cobertura del suelo y una baja densidad de población humana asociada, por lo que su efecto negativo podría ser menor. En el capítulo anterior, se observó incluso un efecto positivo de las plantaciones forestales respecto a otros usos en el modelo de ENFA. Sin embargo, en el análisis con GLM las plantaciones tuvieron un soporte relativamente bajo respecto a los otros usos y no fueron incluidas en el modelo de usos de la tierra, ni en los modelos generales (Tabla 6.3; ver discusión más arriba). De todas maneras, la ausencia de las plantaciones forestales en los modelos tiene un efecto indirecto. Si bien las áreas con plantaciones forestales tienen menor cobertura de bosque (o sea que implican indirectamente un efecto negativo), también representan regiones con una menor cobertura de los otros usos de la tierra. Esto se traduce en un menor efecto negativo en los modelos respecto a áreas ocupadas por agricultura intensiva, pasturas o agricultura a pequeña escala.

La combinación de las características del bosque con las condiciones de los usos circundantes constituyó la descripción del paisaje que mejor predijo la presencia del jaguar en el BAAP (Tabla 6.3). Esto destaca la importancia de considerar no sólo las condiciones del ambiente natural a la hora de planificar estrategias de conservación, sino también tener en cuenta las características de la matriz antrópica que lo rodea (Revilla *et al.* 2004).

### ***Los disturbios humanos directos***

Los jaguares se encuentran asociados a las regiones más inaccesibles para el hombre, y su presencia se ve favorecida por la protección del hábitat (Tablas 6.4). Por cómo fue construida, la variable de costo de acceso se asocia a la presión de la población urbana, porque la accesibilidad es medida desde pueblos y ciudades. A su vez, refleja el efecto directo de las rutas, ya que éstas constituyen las principales vías de acceso y su efecto es mayor cerca de áreas pobladas donde el tránsito vehicular es más intenso (ver Tabla 5.2 y sección 5.2.2 del capítulo anterior). Al incorporar los usos de la tierra como vías de

acceso, la variable de accesibilidad también puede reflejar parte del impacto de la población rural (ver Tabla 5.2 y sección 5.2.2 del capítulo anterior). Por esto, el costo de acceso representa, por un lado la facilidad de acceso de cazadores, pero también otros aspectos de la presión humana directa, como el acceso para la explotación maderera y otros recursos, la presión directa del tránsito en rutas, el acceso turístico, etc.

La protección del hábitat se vincula principalmente al control contra la caza, pero a su vez también implica otras medidas que reducen el impacto humano, ya que limitan el acceso humano en general (p. ej. control de velocidad en rutas, control de la explotación forestal, entre otros). Sendas y caminos son usados con frecuencia por grandes felinos, y este comportamiento se ve más marcado en áreas protegidas o alejadas, donde estas especies son menos perseguidas y suelen ser más abundantes (Noss *et al.* 1996; Karanth y Nichols 2002; Kerley *et al.* 2002; Dickson *et al.* 2005). Los jaguares en el BAAP también utilizan con frecuencia caminos y sendas de áreas protegidas (Cullen Jr. 2006; Paviolo en preparación), lo que explica la importancia encontrada en la interacción entre accesibilidad y protección, ya que en las áreas protegidas la presencia de la especie frecuentemente es registrada sobre las vías de acceso.

La densidad de población rural también demostró tener un efecto negativo sobre el jaguar en la región (Tabla 6.4). El BAAP presenta una dinámica demográfica muy variada y la densidad de población rural fue y es heterogénea en la ecorregión (ver capítulo II). La presencia de pobladores rurales no sólo tiene relación con la presión de caza sobre el jaguar y sus presas, sino también con el nivel de explotación de otros recursos del bosque nativo. Es difícil contar con información histórica sobre los niveles y efectividad de protección, o las variaciones históricas de la accesibilidad humana en regiones amplias. Sin embargo, los datos demográficos han sido colectados sistemáticamente durante muchos años y a escalas regionales. Por ello, estos datos pueden ofrecer una alternativa para describir la presión por parte de los pobladores que ha sufrido una región a través del tiempo (Woodroffe 2000). Altrichter *et al.* (2006), por ejemplo, utilizan la edad de los “puestos” (asentamientos humanos, generalmente habitados por una familia) como un indicador de la historia de la presión humana sobre el jaguar en el Chaco argentino, encontrando una correlación positiva entre la antigüedad del puesto y el tiempo desde el último avistaje de la especie en la región. En el BAAP, la densidad promedio de población rural de los últimos 30 años manifestó un efecto negativo sobre la presencia del jaguar, y este efecto fue levemente superior respecto a sólo considerar la densidad de población rural más reciente (Tabla 6.4).

Análisis más detallados, evaluando diferentes alternativas sobre la extrapolación de los datos demográficos al paisaje y analizando otras escalas temporales pueden revelar patrones más claros en este aspecto.

Davies *et al.* (2006) encontraron una estrecha relación entre la densidad de población humana y el riesgo de extinción de especies de aves a nivel mundial, y el mismo efecto fue detectado por Cardillo *et al.* (2004) para los carnívoros. Patrones similares se describieron para los carnívoros a nivel local (Woodroffe 2000), determinando que tanto la historia e intensidad de la presencia humana afectan significativamente a estos depredadores, aunque este efecto también está relacionado con la actitud cultural frente a estas especies (Linnell *et al.* 2001; Conforti y Azevedo 2003; Altrichter *et al.* 2006).

Los factores antrópicos actualmente constituyen la principal causa de muerte de la mayor parte de los grandes depredadores (Woodroffe y Ginsberg 1998; Kerley *et al.* 2002; Naves *et al.* 2003; Nielsen *et al.* 2004; Kiffner *et al.* 2009). Los grandes carnívoros son afectados por la caza directa (Woodroffe y Ginsberg 1998; Salom-Perez *et al.* 2007; Karanth y Chellam 2009), como es el caso del jaguar en el BAAP, en donde a pesar de ser una especie protegida continua siendo un trofeo apreciado por los cazadores (Crawshaw Jr. 2002; Paviolo *et al.* 2008). Los depredadores también son perseguidos en muchas regiones por los conflictos con el ganado doméstico (Nowell y Jackson 1996; Treves y Karanth 2003; Inskip y Zimmermann 2009), hecho que también ha sido documentado como causa de muerte de jaguares en diferentes regiones del BAAP (Crawshaw Jr. 2002; Schiaffino *et al.* 2002; Abreu *et al.* 2009; Paviolo en preparación). Sumada a la cacería, la presencia humana trae aparejados otros disturbios que suelen afectar a los carnívoros. La mortalidad causada por atropellamiento por automóviles puede tener un impacto importante en algunas especies (Cramer y Portier 2001; Kerley *et al.* 2002; Beier *et al.* 2003; Kramer Schadt *et al.* 2004), y existen casos documentados para el jaguar en por lo menos tres áreas protegidas del BAAP (Parque Nacional Iguazú, K. Schiaffino com. pers.; Parque Nacional do Iguazu, M. Xavier da Silva com. pers.; Parque Estadual Morro do Diabo, Cullen Jr. 2006). Algunos depredadores tienen además, un comportamiento evasivo ante la presencia humana (Kerley *et al.* 2002) y se alejan, por ejemplo, de áreas con actividad turística (Noss *et al.* 1996; Ripple y Beschta 2006, 2008). Este último punto no ha sido demostrado para el jaguar en el BAAP, donde la especie es aún frecuente en áreas cercanas a los paseos turísticos de las Cataratas del Iguazú (ver Fig. 4.3 del Capítulo IV), el área con mayor actividad turística en toda la ecorregión. Sin embargo, este sitio se encuentra dentro de



una de las áreas con mayor protección del BAAP (Giraudó *et al.* 2003a), por lo que es difícil evaluar si existe o no un efecto de la presencia de turistas. El efecto del turismo podría incluso llegar a ser positivo si se minimizan sus posibles impactos negativos (atropellamiento por vehículos, infraestructura, etc.), ya que la presencia de turistas desincentiva la de los cazadores.

La cacería y los disturbios humanos también afectan la abundancia de las principales presas del jaguar (Polisar *et al.* 2003; Salom-Perez *et al.* 2007). Las especies más perseguidas por los cazadores, coinciden con las principales presas del jaguar en el BAAP (Giraudó y Abramson 2000; Paviolo *et al.* en prensa). Esto ha resultado en que muchas de las presas del jaguar hayan desaparecido de algunos sectores del BAAP (Cullen Jr. *et al.* 2000; Cullen Jr. *et al.* 2001) o se vean diezmadas en las áreas menos protegidas y más accesibles a los cazadores (Paviolo 2002; Di Bitetti *et al.* 2008b; Paviolo *et al.* en prensa).

### ***Los efectos del paisaje y de los disturbios humanos directos***

El método de selección de modelos usando el Criterio de Información de Akaike pondera negativamente la complejidad de los modelos (Burnham y Anderson 2002). Sin embargo, en los dos ejes analizados los modelos con menor AICc (mejor ajuste) fueron modelos que combinaron más de una de las hipótesis generales planteadas (Tablas 6.3 y 6.4). Esto demuestra que, si bien algunas variables tienen mayor importancia relativa, la respuesta del jaguar a los cambios del paisaje en el BAAP depende de la interacción de diversos factores. Los dos ejes analizados no reflejan procesos totalmente independientes ya que tanto las condiciones del paisaje afectan los disturbios humanos (p. ej. favorecen que una región sea más accesible), y los disturbios humanos alteran las características del paisaje (p. ej. un área protegida normalmente mantiene una mayor cobertura de bosque). Sin embargo, cada eje demostró independientemente buenos niveles de ajuste (Tabla 6.5), y el soporte de los datos fue aún mayor al combinar los dos ejes en un modelo global, a pesar de aumentar notoriamente su complejidad (Tablas 6.5 y 6.6). El respaldo de los datos a ambos modelos generales por separado y al modelo global, indica la importancia de considerar ambos ejes como dimensiones distintas para definir categorías de hábitat para el jaguar.

### **6.4.3. La estructura espacial de la población de jaguares en el BAAP**

#### ***Fragmentación del hábitat y estructura de las poblaciones***

La destrucción del hábitat natural implica la reducción del área disponible para una especie determinada, lo que normalmente trae aparejado la degradación del hábitat remanente y su subdivisión en parches parcial o totalmente aislados (Hanski 1998; Davies *et al.* 2001; Frankham *et al.* 2002). La fragmentación del hábitat puede determinar entonces, que una población geográficamente continua se transforme en una población espacialmente estructurada (Hanski 1998). El grado de estructuración variará desde poblaciones subdivididas en parches hasta pequeñas poblaciones totalmente independientes, según las características de la especie y del hábitat. En las poblaciones divididas en parches, una alta tasa de migración entre ellos permite que los procesos demográficos sigan ocurriendo de manera similar a cuando constituían una población continua. En las poblaciones totalmente fragmentadas, los procesos de migración son esporádicos o no existen y la demografía de cada parche es independiente del resto. Entre estos extremos hay una serie continua de configuraciones espaciales, donde varía la importancia relativa de los procesos demográficos internos de cada parche y la migración entre los mismos (Thomas y Kunin 1999). Las metapoblaciones son un ejemplo de poblaciones estructuradas, donde los procesos de extinciones y recolonización de los parches de hábitats forman una parte sustancial de su dinámica (Hanski 1998). Los modelos teóricos que describen el funcionamiento de las metapoblaciones, son de gran relevancia para comprender el posible efecto de la fragmentación del hábitat en las poblaciones naturales, principalmente relacionado a la importancia de la dinámica interna de los parches, de la conectividad entre ellos e incluso de los hábitats vacíos con potencialidad de ser ocupados (Beier 1996; Noss *et al.* 1996; Hanski 1998, 2004).

Sin embargo, las metapoblaciones en sentido clásico son raramente descriptas para especies de mamíferos grandes como el jaguar, debido a sus largos intervalos intergeneracionales y baja tasa reproductiva que impiden que los procesos de extinción y recolonización puedan ser detectados en escalas temporales acotadas (Elmhagen y Angerbjörn 2001). Para estos casos se considera que es posible hallarse ante poblaciones estructuradas que pueden funcionar como una metapoblación ante la presencia de:

- 1) hábitats fragmentados en parches lo suficientemente grandes como para mantener subpoblaciones reproductoras (Hanski 1999). Esto es particularmente importante cuando el hábitat remanente constituye una pequeña proporción del área (Hanski 2004).
- 2) existencia de procesos demográficos que ocurran a escala local (dentro de cada parche) y regional (entre los parches; Hanski 1999). Elmhagen y Angerbjörn (2001) plantean que un indicador de la existencia de estos procesos es encontrar subpoblaciones con diferentes “destinos” demográficos, es decir con diferentes tasas de crecimiento, por ejemplo.

Los mayores depredadores demandan grandes superficies de hábitat, por lo que los efectos de la fragmentación en paisajes modificados por el hombre suele tener un efecto significativo en la estructuración de las poblaciones de estas especies (Weber y Rabinowitz 1996; Sanderson *et al.* 2002c; Karanth y Chellam 2009). De allí a que numerosos trabajos con grandes depredadores se enfoquen en detectar la estructura espacial de las poblaciones para su manejo y conservación (Noss *et al.* 1996; Fernández *et al.* 2003; Naves *et al.* 2003; Nielsen *et al.* 2004; Revilla *et al.* 2004; Wikramanayake *et al.* 2004; Nielsen *et al.* 2006; Kanagaraj *et al.* en revisión). Con los pumas en Norteamérica, por ejemplo, evidencias de estructuración poblacional y posible funcionamiento de metapoblaciones fueron descritas en diferentes regiones mediante mapas de aptitud de hábitat (LaRue y Nielsen 2008), modelos de viabilidad poblacional (Beier 1996), datos de migración y movimientos de individuos (Sweaner *et al.* 2000), y genética de poblaciones (Ernest *et al.* 2003).

### ***Los jaguares en el BAAP***

Como observamos en el Capítulo II, el BAAP ha perdido la mayor parte de su ambiente natural y los remanentes se encuentran altamente fragmentados y degradados (Huang *et al.* 2007; Izquierdo *et al.* 2008; Ribeiro *et al.* 2009). Por otro lado, tanto en el Capítulo V como en este capítulo, encontramos que este fragmentado paisaje está constituido por menos de un 10% de hábitat apto para el jaguar. Estas porciones de hábitat consideradas aptas se encuentran distribuidas en parches con diferentes grados de aislamiento (Fig. 6.8). Tanto la matriz que los separa (Fig. 6.9) como su estructura interna (Fig. 6.10) es muy variada en cuanto a sus cualidades de paisaje y al grado de presiones humanas a los que están sometidos (Fig. 6.11). Esta situación sugiere que hoy en día los jaguares del BAAP subsisten en una o varias poblaciones estructuradas a modo de metapoblaciones.

Cullen Jr. *et al.* (2005a) incorporan información de densidad y uso de hábitat del jaguar para la región norte del BAAP (Alto Paraná – Paranapanema; Fig. 6.12) en un análisis de viabilidad poblacional espacialmente explícito (RAMAS Gis; Akçakaya 2002). Mediante este análisis, estos autores detectaron una estructura de tipo metapoblacional, donde los parches de mayor tamaño conforman las subpoblaciones más estables que funcionan como fuentes de individuos para los parches más pequeños. Las áreas detectadas como parches en este análisis, coinciden con las áreas núcleo descritas aquí para esta porción del BAAP (Fig. 6.8 y 6.12; ver Cullen Jr *et al.* 2005a; Cullen Jr. 2006).

Dentro de las áreas del Corredor Verde de Argentina y Brasil (Fig. 6.12), Paviolo *et al.* (2008) detectaron importantes diferencias en las densidades poblacionales del jaguar, encontrando mayores densidades en la región norte (Iguazú – Urgua-í) respecto al bloque sudeste del corredor (Yabotí), donde las densidades parecen ser extremadamente bajas. Lonsdorf *et al.* (en preparación), partiendo de estos datos y utilizando la información del paisaje generada en esta tesis, elaboraron un análisis de viabilidad espacialmente explícito para la población de jaguares del Corredor Verde. Este análisis, determinó una posible estructura de fuente-sumidero para esta población encontrando que las presiones humanas que favorecen la mortalidad de jaguares constituyen la principal amenaza para esta población (Lonsdorf *et al.* en preparación). Coincide con este análisis el hecho de que en este capítulo grandes porciones de la Provincia de Misiones fueron clasificadas como potenciales sumideros atractivos (Fig. 6.8).

Otra evidencia de la estructuración espacial de la población de jaguares del BAAP surge de análisis a nivel genético. Haag *et al.* (en preparación) determinaron mediante la comparación de muestras obtenidas de cuatro porciones del BAAP (Corredor Verde en el sur, y Parque Estadual Ivinhema, Represa Porto Primavera y Parque Estadual Morro do Diabo en el norte; ver Fig. 6.12 y Anexos digitales 9.7 y 9.8) que los jaguares de esta región ya no constituyen una población panmíctica. En especies como el jaguar, se estima que la estructuración genética causada por la fragmentación se ve retardada por sus largos tiempos generacionales y su alta capacidad de dispersión (Frankham *et al.* 2002). Sin embargo, las cuatro regiones analizadas mostraron un importante grado de aislamiento y bajas tasas de migración, especialmente la región de Morro do Diabo, que ya muestra una reducida variabilidad genética, lo que estaría asociado al alto grado de aislamiento de esta área desde hace varias generaciones y a su superficie relativamente pequeña (Haag *et al.* en preparación).

Estas evidencias apoyan el patrón detectado por el modelo bidimensional, en donde la población de jaguares del BAAP se encontraría estructurada en subpoblaciones, posiblemente representadas por las principales áreas núcleo descritas. La existencia de diferentes estructuras internas de las áreas núcleo y de características variables de la matriz que las separan, indica que estas subpoblaciones presentan variables condiciones y grados de aislamiento (Fig. 6.8, 6.9 y 6.10). A lo largo de las diferentes regiones del BAAP podemos encontrar entonces, ejemplos de distintos tipos de poblaciones estructuradas, desde poblaciones distribuidas en pequeños parches separados por una matriz bien diferenciada, como en el extremo norte del BAAP (Cullen Jr *et al.* 2005a), a regiones donde el paisaje no marcaría los principales límites entre las poblaciones sino principalmente las presiones humanas directas, determinando estructuras de tipo fuente-sumidero a lo largo de grandes áreas continuas, como el Corredor Verde de Argentina y Brasil (Lonsdorf *et al.* en preparación). La supervivencia de muchas de estas subpoblaciones estaría sujeta al mantenimiento de la conectividad entre áreas y/o a la reducción de las presiones humanas. En ambos casos, especial atención deben tener las regiones que pueden funcionar como “sumideros atractivos”, tanto en las áreas marginales como en las áreas núcleo. La evaluación preliminar realizada con datos de mortalidad de jaguares en el Corredor Verde (Fig. 6.11) no proviene de un relevamiento sistemático por lo que la superficie usada para estimar los casos esperados fue determinada de manera arbitraria. Sin embargo, el mismo patrón de una mayor proporción de casos de mortalidad en las áreas catalogadas como “sumideros atractivos” se encontró al modificar el área usada como referencia (datos no presentados). Esto sugiere que estas áreas pueden estar constituyendo verdaderas “trampas ecológicas”, donde los jaguares son atraídos por las condiciones del paisaje óptimas hacia regiones donde son fácilmente cazados, atropellados o removidos por conflictos con el ganado. Las “trampas ecológicas” han demostrado tener el potencial efecto de poner en riesgo o extinguir poblaciones naturales (Delibes *et al.* 2001; Battin 2004).

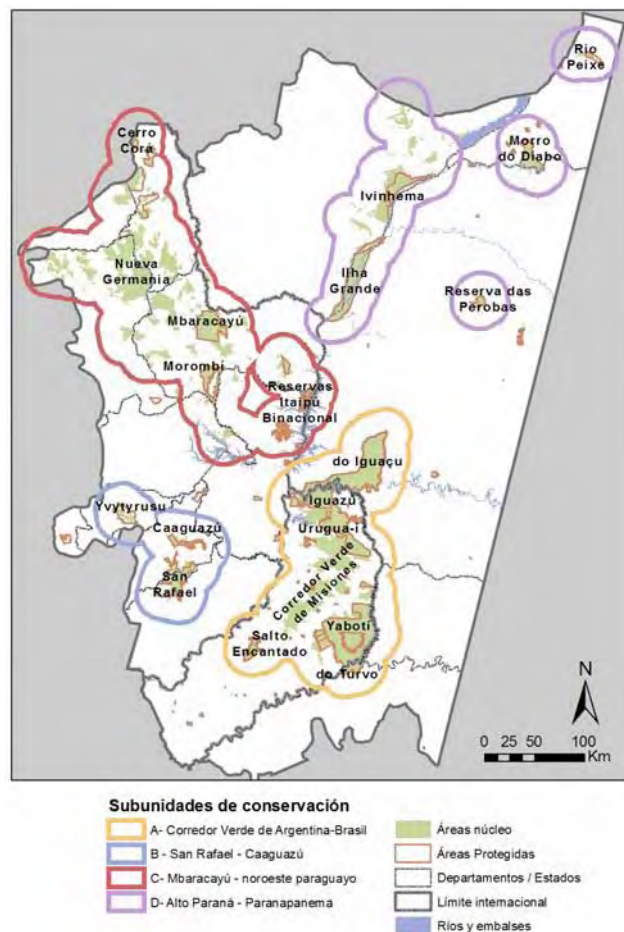
#### **6.4.4. Aplicaciones al manejo y la conservación**

La evaluación y elaboración de planes de conservación deben considerar no sólo aspectos biológicos, sino otros componentes involucrados como los sociales, económicos y oportunidades políticas (Knight *et al.* 2008). No es el objetivo de este capítulo hacer un análisis particular de las diferentes acciones y planes de conservación para toda la ecorregión, sino presentar la información colectada como una herramienta

que pueda ser utilizada para diferentes planes que se encuentran en marcha a nivel regional.

### ***Propuesta de subunidades poblacionales de manejo***

La combinación de información sobre la estructura espacial de las poblaciones del BAAP con las condiciones geopolíticas de la región puede ayudar a determinar subunidades de manejo. En este caso, partiendo de la distribución de las áreas núcleo y su localización geopolítica, y utilizando la distancia máxima determinada entre un dato de presencia y un área núcleo (23 km), las áreas núcleo fueron agrupadas en cuatro grandes grupos que pueden constituir (o ya constituyen) subunidades de manejo de poblaciones a nivel regional (Fig. 6.12; ver detalles en las Fig. 6.8, 6.9 y 6.10, y en Anexos Digitales 9.7 y 9.8). Las características de cada subunidad se describen en la Tabla 9.7 de los Apéndices.



**Figura 6.12.** Subunidades de conservación propuestas para los jaguares del BAAP. En la región del Alto Paraná – Paranapanema (D) se incorporaron a la subunidad principal las tres áreas núcleo más pequeñas y aisladas por estar geográficamente más próximas. Los contornos que demarcan las subunidades representan un cinturón (*buffer*) de 23 km alrededor de las áreas núcleo. Ver detalles en Tabla 9.7 de los Apéndices y los Anexos Digitales 9.7 y 9.8.

### ***La Visión de Biodiversidad y los jaguares del BAAP***

En la sección 6.3.4, presenté un ejemplo de cómo el modelo bidimensional desarrollado puede ser usado para evaluar la Visión de Biodiversidad del Bosque Atlántico del Alto Paraná (Di Bitetti *et al.* 2003). La Visión utilizó sistemas de información geográfica para realizar tres análisis principales: identificación de unidades de paisaje; análisis de fragmentación; análisis de amenazas y oportunidades. Estos tres análisis se combinan en un mapa final que define el paisaje de conservación del BAAP (Fig. 1.5). En diferentes etapas de este análisis, se utiliza al jaguar como especie “paraguas”, es decir, se evalúa la importancia del paisaje en función de las demandas que podría tener esta especie para sobrevivir. Sin embargo, cuando la visión fue desarrollada existía muy poca información disponible sobre esta especie en el BAAP. Mediante el análisis realizado en este capítulo, no sólo incluimos información actualizada y detallada sobre el paisaje del BAAP, sino que el modelo resultante se desarrolló a partir de datos empíricos de presencia de la especie en la ecorregión. La Tabla 6.7 es un ejemplo de una evaluación general de la Visión desde la perspectiva del paisaje elaborado para el jaguar. La superposición de ambos paisajes puede brindar criterios para validar o mejorar este plan de conservación ecorregional como lo establece la “meta n° 6” de esta Visión (Di Bitetti *et al.* 2003).

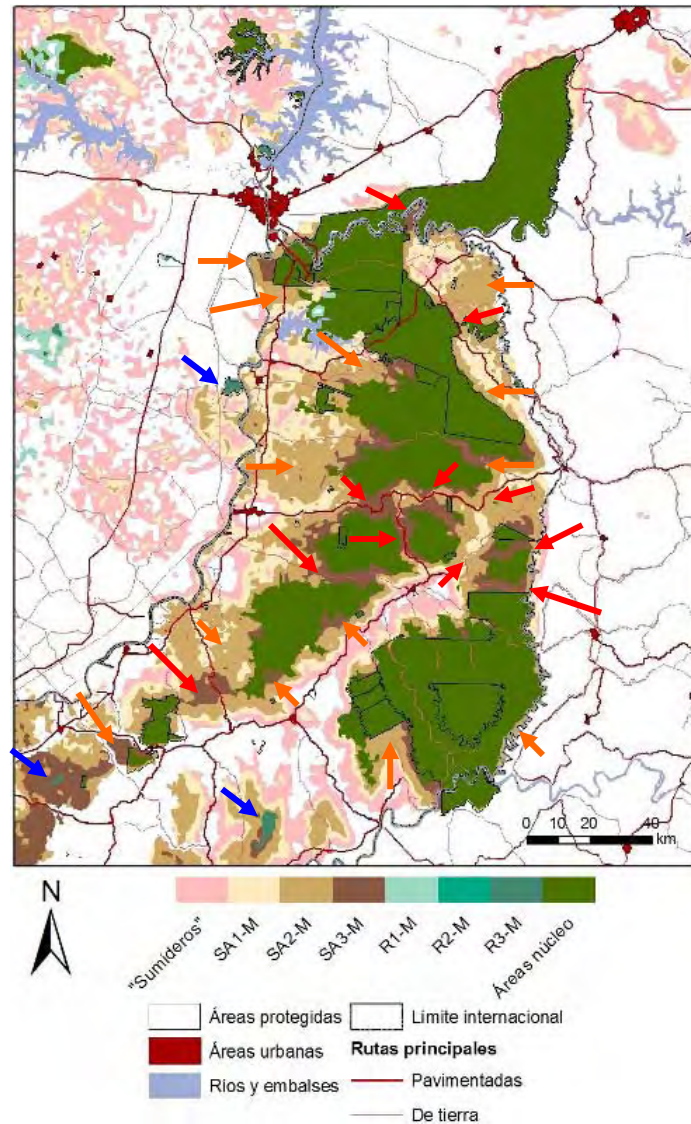
### ***Paisaje de conservación del jaguar en el Corredor Verde de Argentina y Brasil***

En el año 2006 se conformó la subcomisión para el Plan de Manejo del Yaguareté en la Selva Paranaense (Chalukian 2006), que está a cargo de la elaboración de un plan de manejo para los jaguares del Corredor Verde de Argentina y Brasil. Entre las prioridades determinadas en este plan se encuentra la elaboración de un paisaje de conservación para el jaguar en la región (Schiaffino en preparación). Por otro lado, en el año 2007 la legislatura argentina aprobó la Ley de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos (Ley N° 26.331). Esta ley promueve el desarrollo de planes provinciales de ordenamiento territorial, determinando tres niveles básicos de conservación de bosques (verde: sectores de bajo nivel de conservación, que pueden destinarse a otros uso; amarillo: sectores de mediano valor, donde se permite aprovechamiento sostenible, turismo, recolección e investigación; y rojo: sectores de muy alto valor para la conservación que deben ser mantenidos en pie y protegidos). Entre los principales criterios para definir estas áreas se encuentran: “asegurar la superficie de bosques necesaria para conservar comunidades representativas de los

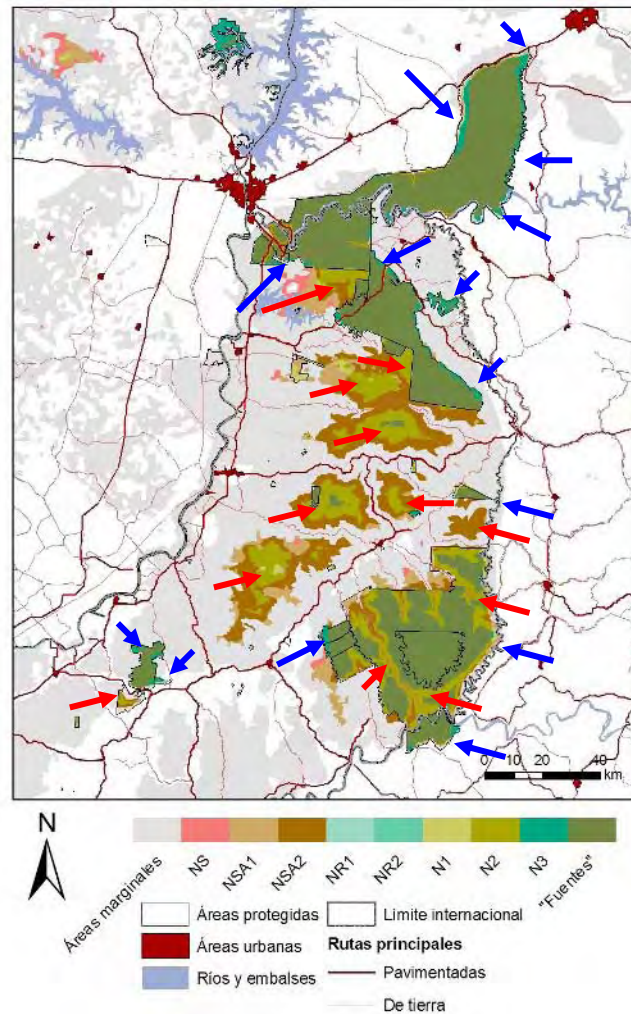
ecosistemas naturales, especialmente teniendo en cuenta grandes herbívoros y carnívoros”; la “vinculación con áreas protegidas existentes y la integración ecorregional”; y “la existencia de valores biológicos sobresalientes”. Estos tres criterios tienen estrecha relación con un paisaje de conservación que pueda sostener una población viable de jaguares en la ecorregión del BAAP, particularmente en este caso en el Corredor Verde de Argentina y Brasil.

Las Figuras 6.12 y 6.13 presentan un ejemplo de cómo el modelo bidimensional generado en este capítulo puede ser un insumo tanto para direccionar las acciones de manejo dentro del Plan de Manejo para el jaguar, como para la planificación territorial de la Provincia de Misiones dentro de Ley de Presupuestos Mínimos de Bosques Nativos. Respecto a esto último, las bajas densidades poblacionales detectadas en la región sugieren que para conservar una población viables de jaguares en este sector será necesario mantener una importante superficie cubierta de bosques nativos en la región. Esto implica que, como mínimo, deberían determinarse como áreas “rojas” y “amarillas” para el sector del Corredor Verde todas las áreas núcleo, junto a las áreas marginales con mejores condiciones de paisaje (SA3-M) y las principales áreas SA2-M que puedan constituir corredores entre áreas núcleo (flechas rojas, Fig. 6.12).





**Figura 6.12.** Estructura de las áreas marginales para el jaguar en el Corredor Verde de Argentina y Brasil. Las flechas rojas y anaranjadas indican algunas de las áreas que necesitan medidas de protección porque pueden estar actuando como “sumideros atractivos”. Estas áreas también pueden implicar las regiones fuera de las áreas núcleo donde deben tomarse acciones preventivas para evitar conflictos con el ganado doméstico. Las flechas rojas señalan además, áreas que tienen prioridad para implementar medidas de mitigación de las presiones humanas y mantener sus condiciones de paisaje debido a que constituyen los principales corredores que conectan las áreas núcleo. Las flechas azules indican áreas aisladas, potenciales refugios si estuvieran conectadas con áreas núcleo. Ver detalles en el Anexo digital 9.7.



**Figura 6.13.** Estructura de las áreas núcleo para el jaguar en el Corredor Verde de Argentina y Brasil. Las flechas rojas indican algunas de las principales áreas que necesitan mejorar sus niveles de protección o mitigación para constituirse en áreas “fuente”, o fortalecer o conectar las áreas existentes. Las flechas azules indican algunas de las áreas “fuente” que necesitan áreas de amortiguamiento. Ver detalles en el Anexo digital 9.8.

#### 6.4.5. La conservación de los jaguares en el BAAP

La población de jaguares del Bosque Atlántico del Alto Paraná presenta un alto grado de amenaza debido al proceso de fragmentación y degradación del hábitat, y a las fuertes presiones humanas que existen sobre esta especie y sus presas (Crawshaw Jr. 1995; Crawshaw Jr. *et al.* 2004; Cullen Jr *et al.* 2005a; Di Bitetti *et al.* 2006a; Paviolo *et al.* 2008). Lo que constituía una población continua a lo largo de la ecorregión, hoy conforma una serie de poblaciones locales con diferente grado de aislamiento determinado tanto por las restricciones del paisaje como por las amenazas directas sobre la especie.

Usando las estimaciones de densidades de jaguar existentes para la ecorregión, encontramos en promedio un jaguar por cada 100 km<sup>2</sup> de hábitat disponible (Cullen Jr. 2006; Paviolo *et al.* 2008; Paviolo en preparación). Extrapolando este valor al total de áreas aptas estimadas (unos 20 mil km<sup>2</sup> de áreas núcleo), la población total del jaguares en el BAAP podría estar representada por alrededor de 200 individuos adultos (Di Bitetti *et al.* 2006a). Estos individuos se distribuyen a lo largo de diferentes parches, muchos de ellos aislados entre sí (Fig. 6.8 y 6.12). Esto implica que la conservación de la especie en la ecorregión representa el doble desafío de disminuir las amenazas que existen sobre estas poblaciones locales y de mantener procesos de migración entre los distintos parches para permitir los procesos de recolonización y reducir la pérdida de variabilidad genética que ya comenzaron a evidenciarse (Cullen Jr *et al.* 2005a; Di Bitetti *et al.* 2006a; Haag *et al.* en preparación). Estas medidas de manejo deben tener en cuenta además la dinámica del paisaje, que como observamos en el Capítulo II, está estrechamente asociada a factores socioeconómicos. En este sentido, debe prestarse particular atención a las regiones donde en el Capítulo II encontramos a las “fronteras”, que son las regiones con mayores posibilidades de sufrir los cambios más abruptos en el paisaje. Por otro lado, debe ser evaluada, en las medidas de manejo y en las proyecciones de escenarios futuros, la historia de la fragmentación del paisaje que, como observamos aquí, es relevante para determinar la presencia del jaguar. Esto implica que muchos de los pequeños fragmentos que hoy contienen jaguares posiblemente representen relictos poblacionales con bajas posibilidades de mantenerse sin medidas de manejo urgentes.

Diferentes iniciativas de investigación y conservación se están desarrollando en los tres países que componen este paisaje. En el Corredor Verde de Argentina y Brasil se está culminando con un plan de manejo para el jaguar (Schiaffino en preparación), y continúan en desarrollo tareas de investigación tanto en la región argentina (el Proyecto en el que se enmarca esta tesis; Paviolo en preparación) como brasilera (M. Xavier da Silva y L. Cullen Jr., com. pers.). En el extremo norte del BAAP continua el monitoreo de jaguares por parte de investigadores del Instituto de Pesquisas Ecológicas y Pro Carnívoros y, además, recientemente ha comenzado a discutirse el desarrollo de un plan de manejo a nivel regional (Cullen Jr. com. pers.). Desde el año 2008, en Paraguay comenzó un programa de monitoreo de jaguares en la región de Mbaracayú y Morombí, liderado por la Fundación Moisés Bertoni, que ha empezado a coordinar esfuerzos para

elaborar también un plan de manejo para la especie (M. Velázquez y E. Duarte, com. pers.).

La integración entre estos diferentes grupos de trabajo y planes de conservación serán fundamentales para la conservación del jaguar en la ecorregión (Cullen Jr *et al.* 2005a; Di Bitetti *et al.* 2006a; Paviolo *et al.* 2006a; Haag *et al.* 2009a). Las dos Unidades de Conservación de Jaguares descritas para la ecorregión por la Wildlife Conservation Society (Fig. 1.6; Sanderson *et al.* 2002a; Sanderson *et al.* 2002c; Zeller 2007) se corresponden sólo con dos de las cuatro subunidades descritas en este capítulo. Para establecer un programa de conservación a escala ecorregional, estas JCU deberán ser consideradas a largo plazo como una única unidad de manejo, incluyendo las dos subunidades descritas en el este de Paraguay para constituir la Unidad de Conservación de Jaguares del Bosque Atlántico del Alto Paraná.

## Capítulo VII. Conclusiones generales

Pumas y jaguares coexistieron con el hombre por más de 10.000 años en el Bosque Atlántico del Alto Paraná (Holz y Placci 2003). Sin embargo, la magnitud de los cambios generados en el paisaje del BAAP por la civilización humana en los últimos años está amenazando esta coexistencia. ¿Cuáles fueron los cambios causados por el hombre? ¿Responden estos cambios al patrón global de transición en los usos de la tierra? ¿Dónde persisten pumas y jaguares en este paisaje? ¿Cuáles fueron los efectos de estos cambios sobre la presencia de estas especies? ¿Ambos depredadores respondieron de la misma forma a ellos? ¿Qué implicancias tienen los cambios en el paisaje en la conservación de estas especies en el BAAP? Para buscar respuesta a estas incógnitas fue necesario no sólo describir el paisaje del BAAP sino explorar su historia (Capítulo II), desarrollar nuevas herramientas que permitieran coleccionar y analizar la información sobre la presencia de estos grandes felinos (Capítulos III y IV), y luego integrar esta información para comprender las interacciones entre las especies y el paisaje, y aplicarlo a estrategias de conservación (Capítulos V y VI).

### *Los desafíos*

Fueron diversos los desafíos para responder estos interrogantes. Por un lado, relevar un área muy amplia como es el BAAP, la ecorregión más extensa del Bosque Atlántico, que es compartida por tres países con una gran diversidad histórica y cultural. Por el otro, las dificultades propias que acompañan el trabajo con especies amenazadas, debido a que su estado de amenaza normalmente se asocia con su escasez. A esto se suma que los grandes felinos se caracterizan, con pocas excepciones, como especies poco conspicuas (nocturnos o crepusculares, muy sigilosos y normalmente evitan los encuentros con humanos). Al trabajar en uno de los ambientes más amenazados del planeta (Myers *et al.* 2000; Olson y Dinerstein 2002) y con las especies potencialmente más sensibles a las presiones humanas (Weber y Rabinowitz 1996), se presentaba además el desafío no sólo de generar nuevos conocimientos, sino también de facilitar el uso de estos conocimientos para aplicarlos en planes de conservación.

### ***Las herramientas***

Las herramientas usadas para afrontar estos retos fueron de las más diversas: desde técnicas moleculares de laboratorio hasta el análisis de imágenes satelitales a escala de paisaje. El BAAP fue caracterizado no sólo en su configuración, sino también en su historia, tanto en sus características de usos de la tierra como de la población humana (Capítulo II). Esto implicó una intensa búsqueda de fuentes de información para cubrir más de 30 años de historia y más de 250 mil km<sup>2</sup> de superficie, y luego transformarlas en formatos comparables. Los sistemas de información geográfica (SIG) y diferentes herramientas de la ecología del paisaje fueron indispensables para lograr esta meta.

Para relevar la distribución de los dos grandes felinos a escala regional, fue necesario contar con métodos para recolectar e identificar evidencias de la presencia de estas especies. Huellas y heces constituyeron la principal fuente de información en gran parte de la región, y la diferenciación entre especies de estos registros se convirtió en un punto crítico. La genética molecular permitió determinar el origen específico de las heces, lo que significó participar en el desarrollo de nuevos marcadores moleculares para diferenciar entre estas especies (Capítulo IV). La identificación de huellas, por otro lado, implicó la puesta a prueba de los métodos de diferenciación de huellas existentes y el desarrollo de técnicas multivariadas para la identificación precisa de las huellas colectadas en el campo (Capítulo III). La simplificación de estos métodos en claves y planillas de identificación pueden ser herramientas prácticas para aplicar en otros estudios que requieran de la identificación de huellas de estas especies (Capítulo III).

La recolección de huellas, heces y otros registros de pumas y jaguares, también demandó la “construcción” de una nueva herramienta de trabajo. Una red de monitoreo participativo donde más de 300 personas tomaron parte, permitió obtener información de esta extensa ecorregión (Capítulo IV). Ayudó además, a darle un valor local a cada registro colectado, ya sea para el conocimiento de la diversidad biológica del área o como incentivo para el interés en la conservación de estas especies. Esto demostró que el trabajo participativo y la colaboración entre investigadores, resultan en instrumentos muy útiles para recolectar información a nivel regional y coordinar acciones de conservación (Capítulo IV).

Los SIG y la ecología del paisaje nuevamente tomaron relevancia en la interpretación final de la información colectada, donde la caracterización del paisaje del BAAP se combinó con los datos de presencia de pumas y jaguares (Capítulos V y VI). Análisis muy diversos se aplicaron para generar variables que representaran el paisaje natural y antrópico del BAAP (Capítulo V). Diferentes enfoques y herramientas estadísticas fueron necesarios, primero, para observar comparativamente la respuesta de estos depredadores ante la modificación del hábitat (análisis factorial de nicho ecológico, Capítulo V) y, luego, para profundizar sobre las interacciones entre el jaguar y el paisaje, y generar hipótesis sobre la configuración espacial de las poblaciones de jaguares en el BAAP (modelos lineales generalizados, Capítulo VI). En este último análisis, planteo una propuesta alternativa para la aplicación de modelos de hábitat de forma bidimensional. Este nuevo enfoque, pretende ser una herramienta con menor demanda de información (sin necesidad de datos de reproducción o mortalidad) y con una directa aplicación para la zonificación de medidas de manejo del paisaje y de protección de la especie (Capítulo VI).

### ***El conocimiento generado***

El desarrollo y la aplicación de estas herramientas resultaron en nuevos conocimientos sobre las características del ambiente estudiado y sus mayores depredadores naturales. El Bosque Atlántico del Alto Paraná constituye en la actualidad un paisaje sumamente heterogéneo (de Gusmão Câmara 2003; Di Bitetti *et al.* 2003), pero esta heterogeneidad no sólo se observa en su configuración sino también en la historia que subyace detrás de diferentes porciones de este ambiente. En el Capítulo II encontramos que las particularidades socioeconómicas de las distintas regiones y de los países que componen el BAAP determinaron que, incluso áreas que hoy presentan un mismo patrón de usos de la tierra o estado de fragmentación del bosque, tuvieron historias de uso muy diferentes. Sin embargo, estas características no necesariamente significan que procesos netamente distintos dirigieron los cambios de usos de la tierra, sino que pueden interpretarse como etapas dentro de una trayectoria global de transición, y que las diferencias se encuentran principalmente en la dinámica de esta transición determinada por los contextos socioeconómicos (Foley *et al.* 2005). Jaguares y pumas retrajeron su

distribución en este heterogéneo paisaje, pero aún persisten en algunas porciones principalmente asociados a regiones que aún mantienen cierto grado de cobertura de bosque nativo (Capítulo IV). Sin embargo, la presencia y configuración del bosque no es el único determinante de la persistencia de estas especies. Tanto las características de los usos de la tierra, como el impacto directo de la presencia humana en el paisaje, determinan que hoy encontremos o no a pumas y jaguares en la región (Capítulo V y VI). Los pumas demostraron ser más tolerantes a los cambios antrópicos que los jaguares (Capítulo V), lo que implicó que la superficie de hábitat remanente catalogado como apto para el puma fuera más del doble que el hábitat apto estimado para el jaguar. La historia de fragmentación y demográfica del BAAP demostró ser importante para explicar la presencia del jaguar en la región. La persistencia de esta especie está marcada por múltiples condiciones de la configuración del paisaje y de la forma en que interactúan con éste las presiones humanas directas. Los jaguares habitan hoy en un paisaje fragmentado, representado por diversos tipos de hábitats, que varían tanto en sus condiciones de paisaje como de presiones humanas. Esto determina una compleja estructura espacial de las poblaciones de jaguares en el BAAP, que demanda grandes esfuerzos a escala regional para su conservación (Capítulo VI).

### ***Las perspectivas futuras de investigación***

Surgen diferentes preguntas y potenciales líneas de investigación a partir de cada uno de los aspectos abordados. Las distintas historias del paisaje que encontramos en los tres países que componen el BAAP (Capítulo II) presentan un contexto sumamente interesante para explorar las respuestas de diferentes grupos biológicos a estos escenarios. Además, el BAAP constituye un área ideal para profundizar sobre las interacciones entre factores socio-económicos y los cambios en los usos de la tierra, debido a la diversidad de condiciones que se presentan sobre un mismo ambiente natural. Ambas líneas de trabajo son fundamentales para comprender el paisaje actual y predecir los impactos ambientales de las posibles políticas de desarrollo que se implementen en cada región<sup>14</sup>.

---

<sup>14</sup> La Biol. Andrea Izquierdo está realizando su tesis doctoral abordando parte de estos aspectos en la Provincia de Misiones referidos a la migración rural-urbana y sus implicancias para los patrones de uso de la tierra y la biodiversidad.



Los métodos y variables empleadas en el Capítulo III pueden servir de base para desarrollar técnicas aún más seguras de identificación de huellas de estas y otras especies. Principalmente, se pueden establecer protocolos más estrictos de identificación para ser aplicados en relevamientos de huellas con condiciones controladas (trampas de huella) donde se obtengan huellas de buena calidad. Esto podría hacerse no sólo para diferenciar especies, sino también determinar el sexo de los animales (ver Sharma *et al.* 2003) y hasta diferenciar entre individuos (ver Smallwood y Fitzhugh 1993; Isasi-Catalá y Barreto 2008).

Mediante la continuidad de la red de monitoreo participativo (Capítulo IV), se pueden implementar relevamientos de otras especies, e incrementar y complementar la información sobre pumas y jaguares para responder nuevas preguntas. La persistencia y mejoras en las actividades de monitoreo, permitirán evaluar el efecto en el tiempo de medidas de manejo y conservación. Los mapas de aptitud de hábitat de ambas especies (Capítulos V y VI), servirán para enfocar monitoreos en áreas específicas con potencial para la presencia de pumas y/o jaguares. La continuidad en la recolección de heces permitirá explorar la variación en la dieta de ambas especies bajo las diferentes condiciones de paisaje<sup>15</sup>. Material genético, extraído de las heces colectadas y de otras fuentes, contribuirá a análisis más completos sobre la estructura poblacional de estas especies en relación a la fragmentación del BAAP desde la perspectiva de la “genética del paisaje” (ver Manel *et al.* 2003)<sup>16</sup>.

La información recolectada para el puma y los mapas de aptitud de hábitat realizados con ENFA en el Capítulo V, brindan la posibilidad de abordar un análisis similar al desarrollado para el jaguar con modelos lineales generalizados. Considerando la mayor cantidad de datos de puma, este análisis podría ser enfocado a responder preguntas más específicas sobre los impactos de los diferentes usos de la tierra, las diferentes escalas espaciales y temporales, etc.

---

<sup>15</sup> La tesis de Licenciatura de Lucía Palacio en la Universidad Nacional de Mar del Plata representa un análisis preliminar en este aspecto.

<sup>16</sup> Eduardo Eizirik, Taiana Haag y colaboradores, continúan trabajando en la caracterización y análisis genético de los carnívoros de la región para abordar este tipo de interrogantes.

Estudios a escala local sobre pumas y jaguares en el BAAP serán fundamentales para poner a prueba diferentes hipótesis planteadas en los últimos capítulos. Por ejemplo, trabajos comparativos sobre abundancia, dieta y comportamiento de pumas y jaguares, ayudarán a comprender mejor las interacciones entre estas especies y sus respuestas ante las presiones antrópicas. Estudios de densidad y dinámica poblacional del jaguar en diferentes áreas núcleo permitirán conocer el funcionamiento de las potenciales “fuentes” o “sumideros”, y validar la estructura espacial de la población de jaguares del BAAP. Muchos de estos aspectos a escala local, están siendo abordados por Agustín Paviolo en su tesis doctoral (Paviolo en preparación), dentro del mismo proyecto donde se enmarca este trabajo. Sumado a esto, desde marzo de 2009 un macho adulto de jaguar está siendo monitoreado mediante un collar GPS en el Parque Nacional Iguazú de Argentina, en el marco del Proyecto Yaguareté, y se espera poder contar con información similar de un mayor número de animales en esta región y de otras áreas del BAAP. Los diferentes tipos y características de la matriz que separan las áreas núcleo de las poblaciones de jaguar en el BAAP (Capítulo VI) plantean nuevas incógnitas en cuanto a la conectividad del paisaje para esta especie. Información precisa sobre el uso del hábitat por los jaguares, permitirán comprender mejor cómo percibe el paisaje el jaguar, y delinear de manera más precisa potenciales corredores o áreas que necesitan manejo (Crawshaw Jr. 1995; Cullen Jr. 2006).

### ***Las aplicaciones al manejo y conservación de los grandes felinos y el BAAP***

Un ejemplo sobre cómo la información generada en esta tesis puede significar un avance para la conservación del jaguar surge del PVA realizado por Eizirik *et al.* (2002) para la población de jaguares del Corredor Verde del BAAP (CV). Estos autores utilizan la información disponible en ese momento para estimar el tamaño y la viabilidad de esta población de jaguares. Para ello, extrapolan estimaciones de densidad de jaguares del Parque Nacional do Iguazu para principios de los años '90 (Crawshaw Jr. 1995) al total de remanentes boscosas estimados para el año 1999 en la región (14.873 km<sup>2</sup> en su proyección más pequeña). Esto presentaba un panorama ciertamente optimista de la situación de los jaguares en el Corredor Verde, con números poblacionales mínimos estimados en más 400 individuos adultos. No obstante, Eizirik y

colaboradores destacaban la necesidad de contar con información actualizada y precisa para mejorar este análisis.

A través del trabajo de esta tesis, actualicé las superficies remanentes de bosque de esta región (Capítulo II), determiné que los jaguares se encontraban en muy pocos de estos remanentes (Capítulo IV), y estimé la superficie aproximada de hábitat remanente con aptitud para la presencia de la especie en todo el BAAP y en el CV en particular (8.981 km<sup>2</sup>, Capítulos V y VI). Combinando esta información con nuevas estimaciones de densidad de jaguares para el CV (Paviolo *et al.* 2008; Paviolo en preparación), encontramos que esta región tendría actualmente una población de menos de 60 jaguares adultos (Paviolo *et al.* 2008). Con la coordinación de los Dres. Mario Di Bitetti, Laury Cullen Jr., Joanne Earnhardt y Eric Lonsdorf, tanto la información recolectada en esta tesis como los trabajos de Paviolo y colaboradores, fueron volcados en un nuevo PVA (Lonsdorf *et al.* en preparación). Los resultados de este PVA indican que ante las condiciones actuales los jaguares del Corredor Verde tienen bajas probabilidades de supervivencia en los próximos 50 años. Sin embargo, permite explorar cuáles son las probabilidades de supervivencia de esta población bajo diferentes escenarios de manejo y conservación. Por ejemplo, la disminución de la mortalidad de los jaguares en la región que resultaría de aumentar las medidas de protección de la especie (p. ej. mejor implementación de áreas protegidas), incrementaría sustancialmente sus probabilidades de subsistencia. Diferentes resultados de esta tesis no sólo fueron insumos importantes de este PVA, sino que además facilitan la simulación de escenarios futuros del paisaje para el jaguar y evaluar el efecto en sus posibilidades de subsistencia.

Además de este ejemplo puntual, a lo largo de esta tesis presento múltiples casos en donde el conocimiento generado puede orientar medidas para la planificación en el uso de la tierra del BAAP, creación de áreas protegidas, aplicación de medidas de mitigación o manejo de pumas y jaguares, etc. Sin embargo ¿fueron o serán aplicados estos resultados en prácticas de manejo y conservación de estas especies y del BAAP? Knight *et al* (2008) resaltan la brecha que existe entre la generación de conocimientos en biología de la conservación y la puesta en práctica de esta información en medidas de manejo. Si bien es común en este ámbito mencionar ejemplos de la utilidad del conocimiento generado, es más difícil citar acciones de manejo concretas que se hayan

aplicado o que vayan a valerse de estos conocimientos (Knight *et al.* 2008). Esto ocurre normalmente debido a la distancia, falta de intereses comunes, o simplemente de interacción, que muchas veces existe entre los científicos y los “manejadores” o “decisores” en cuestiones ambientales, generando lo que Jiménez Perez (2005) llama “el vacío de implementación”. Luego de revisar los aportes en herramientas y conocimientos que puede significar esta tesis, me interesa observar en qué grado esta brecha también existe para su aplicación en prácticas de manejo y conservación.

Entre las medidas más concretas de conservación relacionadas a esta tesis y el Proyecto Yaguareté en general, puedo citar las tareas de capacitación de la red de colaboradores a lo largo de toda a la ecorregión (Capítulo IV). Los colaboradores se convirtieron en impulsores y difusores de la información colectada en todo el BAAP, respondiendo a acciones de conflicto, poniendo más atención ante posibles amenazas, y esto se maximizó durante las campañas de comunicación y educación desarrolladas en el año 2007 (ver Capítulo IV y [www.yaguarete.net](http://www.yaguarete.net)). Además, la difusión de la situación de los jaguares del Corredor Verde y los resultados preliminares del PVA (Lonsdorf *et al.* en preparación), generaron una importante reacción en ONGs y entes gubernamentales, que sirvieron de disparadores para el desarrollo de reuniones de debate y trabajo para comenzar con el Plan de Acción de los jaguares de esta región del BAAP (Chalukian 2006). Esto también se tradujo a mayor atención de la opinión pública sobre la situación del jaguar<sup>17</sup>, lo que probablemente tuvo un impacto positivo y contribuyó a reducir las amenazas sobre la especie. Estos resultados fueron posibles gracias a una estrecha vinculación de las tareas de investigación con ONGs, entes gubernamentales y en particular de la red de colaboradores.

Por otro lado, se pueden mencionar aquellos resultados que tienen mayores posibilidades inmediatas de ser incorporados en planes de manejo y conservación. Nuevamente, esta posibilidad surge de un vínculo entre las tareas de investigación y diferentes áreas relacionadas al manejo y la toma de decisiones. Esto permite orientar la presentación de los resultados de investigación hacia productos que puedan resolver sus

---

<sup>17</sup> Ver ejemplos en:

<http://www.clarin.com/diario/2005/10/04/sociedad/s-03501.htm>

<http://www.misionesonline.net/paginas/detalle2.php?db=noticias2007&id=6587>

<http://www.criticadigital.com.ar/imprensa/index.php?secc=nota&nid=1273>

demandas (Knight *et al.* 2008). Los resultados del Capítulo VI se pueden mencionar como ejemplos de resultados orientados a responder este tipo de demandas de por lo menos cuatro planes diferentes de conservación del jaguar y del BAAP:

- una “visión” desde la perspectiva del jaguar de la Visión de Biodiversidad del Bosque Atlántico del Alto Paraná (Di Bitetti *et al.* 2003), que permitirá validar esta estrategia de conservación desde la perspectiva de la especie “paraguas” usada para su diseño (ver meta N° 6 de la Visión).
- un paisaje para el jaguar en el Corredor Verde de Argentina y Brasil, demanda de la primera línea de acción establecida en el Plan de Acción para el jaguar en esta región del BAAP (ver Chalukian 2006; y Schiaffino en preparación). La elaboración e implementación de este Plan está previsto tanto en la Ley Nacional N° 25.463/01 que declara al jaguar Monumento Natural Nacional, como en las leyes Provinciales N° 23589/88 (Monumento Natural Provincial) y N° 4.137/04 (Ley que establece el Plan de Conservación de Grandes Felinos).
- un insumo para la planificación territorial de la Provincia de Misiones en el marco de la Ley N° 26.331/07 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos, principalmente en referencia a los criterios de sustentabilidad 1 y 4 del anexo de la Ley (superficie y valores biológicos sobresalientes), teniendo en cuenta el carácter de Monumento Natural Nacional y Provincial del jaguar.
- una evaluación de dos de las Unidades de Conservación de Jaguares propuestas por la Wildlife Conservation Society (Sanderson *et al.* 2002a; Sanderson *et al.* 2002c), con la propuesta de incorporar dos nuevas áreas en el este de Paraguay e integrarlas en una única unidad de conservación para los jaguares del BAAP.

En resumen, el trabajo expuesto a lo largo de esta tesis doctoral implicó afrontar importantes desafíos, pero retribuyó con nuevas herramientas, conocimientos e insumos para el manejo y la conservación del BAAP y sus grandes felinos. La revisión crítica de los resultados de esta tesis y su publicación tanto en medios científicos como técnicos, son los pasos a seguir para que estos conocimientos y herramientas sirvan de base a nuevas preguntas, y ayuden a preservar estas especies y su ambiente.

Carlos De Angelo  
Junio de 2009

## Capítulo VIII. Bibliografía

- Abreu, K. C., L. d. P. Koproski, Â. M. Kuczach, P. C. d. Camargo y T. G. Boscarato. 2004. Grandes felinos e o fogo no Parque Nacional de Ilha Grande, Brasil. *Floresta* 34 (2):163-167.
- Abreu, K. C., D. M. Mellek, F. Lima y L. Cullen Jr. 2009. O envolvimento comunitário na intervenção da predação de rebanhos domésticos no Alto Rio Paraná. *Caderno do Grupo de Educação e Extensão Socioambiental do Instituto de Pesquisas Ecológicas* 1:25-38.
- Acevedo, P., V. Alzaga, J. Cassinello y C. Gortazar. 2007. Habitat suitability modelling reveals a strong niche overlap between two poorly known species, the broom hare and the Pyrenean grey partridge, in the north of Spain. *Acta Oecologica* 31:174-184.
- Akçakaya, H. R. 2002. Linking spatial data with population viability analysis. Ramas GIS user manual V.4. Applied Biomathematics, Setauket, New York, USA. Disponible en <http://www.ramas.com/software.htm> (Fecha de acceso 10 Mar 2009).
- Altrichter, M., G. Boaglio y P. Perovic. 2006. The decline of jaguars *Panthera onca* in the Argentine Chaco. *Oryx* 40:302-309.
- Amato, G. y C. Lenn. 2002. Manual de campo para la recolección, almacenamiento, y transporte de materiales biológicos para estudios genéticos en jaguares (*Panthera onca*). Wildlife Conservation Society. USA. Disponible en <http://www.savethejaguar.com/jag-conservation> (Fecha de acceso 18 Jul 2008).
- Anderson, R. P., D. Lew y T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* 162 (3):211-232.
- APN. 2004. Primer taller para la conservación del monumento natural nacional yaguareté en la Argentina. Administración de Parques Nacionales - Wildlife Conservation Society. Resistencia, Argentina. Disponible en [www.redyaguarete.org.ar/plandemanejo/1ertaller-nacional/index.html](http://www.redyaguarete.org.ar/plandemanejo/1ertaller-nacional/index.html) (Fecha de acceso 10 Nov 2008).
- Aranda, M. 1994. Differentiation of jaguar and puma footprints: A diagnostic analysis. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 63:75-78.
- Aranda, M. 1996. Distribución y abundancia del jaguar (*Panthera onca*, Carnivora, Felidae) en el estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 68:45-52.
- Arroyo-Cabrales, J. 2002. Registro fósil del jaguar. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 343-354.
- August, P., C. Baker, C. LaBash y C. Smith. 1996. The geographic information system for storage and analysis of biodiversity data. En: *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals*, editado por D. E. Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster. Smithsonian Institution Press. Washington, USA. pp 235-249.
- Azevedo, F. C. C. 2008. Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguacu National Park area, South Brazil. *Biotropica* 40 (4):494-500.
- Balme, G. A., L. T. B. Hunter y R. Slotow. 2009. Evaluating methods for counting cryptic carnivores. *Journal of Wildlife Management* 73 (3):433-441. doi:10.2193/2007-368.
- Baptista, S. R. y T. K. Rudel. 2006. A re-emerging Atlantic forest? Urbanization, industrialization and the forest transition in Santa Catarina, southern Brazil. *Environmental Conservation* 33:195-202.
- Barea-Azcón, J., E. Virgós, E. Ballesteros-Duperón, M. Moleón y M. Chiroso. 2007. Surveying carnivores at large spatial scales: a comparison of four broad-applied methods. *Biodiversity and Conservation* 16 (4):1213-1230.

- Bartrina, L., E. García y L. Rodríguez. 2004. *Plan de Manejo 2005 – 2009: Reserva Natural Privada Ka'i Ragüe, Amambay, Paraguay*. Fundación Moisés Bertoni. Cerro Corá, Paraguay. pp 75.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18 (6):1482-1491.
- Bayer, H. L. 2004. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. Disponible en <http://www.spatial ecology.com/htools> (Fecha de acceso 10 Feb 2009).
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: from Individuals to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing. Oxford, UK. pp 752.
- Beier, P. 1996. Metapopulation models, tenacious tracking, and cougar conservation. En: *Metapopulations and wildlife conservation*, editado por D. R. McCullagh. Island Press. Covelo, USA. pp 293-322.
- Beier, P. y S. C. Cunningham. 1996. Power of track surveys to detect changes in cougar populations. *Wildlife Society Bulletin* 24:540-546.
- Beier, P., M. R. Vaughan, M. J. Conroy y H. Quigley. 2003. *An analysis of scientific literature related to the Florida panther. Final Report*. Florida Fish and Wildlife Conservation Commission. Tallahassee, Florida, USA. pp 204.
- Belden, R. C. 1978. How to recognize panther tracks. Trabajo presentado en Proceedings of the Annual Conference of Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies.
- Bell, S., M. Marzano, J. Cent, H. Kobierska, D. Podjed, D. Vandzinskaite, H. Reinert, A. Armaitiene, M. Grodzińska-Jurczak y R. Muršič. 2008. What counts? Volunteers and their organisations in the recording and monitoring of biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 17 (14):3443-3454.
- Bowen-Jones, E. y A. Entwistle. 2002. Identifying appropriate flagship species: the importance of culture and local contexts. *Oryx* 36 (02):189-195. doi:10.1017/S0030605302000261.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen y F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modeling* 157:281-300.
- Boyd, C., T. M. Brooks, S. M. Butchart, G. J. Edgar, G. A. B. da Fonseca, F. Hawkins, M. Hoffmann, W. Sechrest, S. N. Stuart y P. P. van Dijk. 2008. Spatial scale and the conservation of threatened species. *Conservation Letters* 1:37-43.
- Brashares, J. S. y M. K. Sam. 2005. How much is enough? Estimating the minimum sampling required for effective monitoring of African reserves. *Biodiversity and Conservation* 14:2709–2722.
- Braunisch, V., K. Bollmann, R. F. Graf y A. H. Hirzel. 2008. Living on the edge, modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche. *Ecological Modeling* 214:153-167.
- Brooks, T. M., S. L. Pimm y J. O. Oyugi. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 13:1140-1150.
- Brown, D. E. y C. A. Lopez Gonzalez. 2001. *Borderland jaguars: tigres de la frontera*. University of Utah Press. Salt Lake City, Utah, USA. pp 170.
- Brown Jr., K. S. y A. V. L. Freitas. 2000. Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32 (4b):934-956.
- Burkart, R., N. O. Bárbaro, R. O. Sanchez y D. A. Gomez. 1999. *Ecorregiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires. pp 43.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. New York, USA. pp 496.
- Buzai, G. 1998. La geotécnica en el contexto socio cultural de finales de siglo: Interdisciplina y análisis espacial En: *Sistemas ambientales complejos: herramientas de análisis espacial*, editado por S. D. Matteucci y G. Buzai. Eudaeba, Centro de Estudios Avanzados. Buenos Aires, Argentina. pp 437-454.



- Buzai, G. y D. Sánchez. 1998. Análisis regional y métodos geostatísticos de regionalización En: *Sistemas ambientales complejos: herramientas de análisis espacial*, editado por S. D. Matteucci y G. Buzai. Eudaeba, Centro de Estudios Avanzados. Buenos Aires, Argentina. pp 249-270.
- Campanello, P. 2004. Diversidad, crecimiento y fisiología de árboles en la Selva Misionera: efectos de los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema producidos por la invasión de lianas y bambúseas. PhD Thesis, Laboratorio de Ecología Funcional, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. pp 150.
- Cardillo, M., A. Purvis, J. Bielby, G. M. Mace, W. Sechrest y J. L. Gittleman. 2004. Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS Biology* 2:909-914.
- Carroll, C. y D. G. Miquelle. 2006. Spatial viability analysis of Amur tiger *Panthera tigris altaica* in the Russian Far East: The role of protected areas and landscape matrix in population persistence. *Journal of Applied Ecology* 43:1056-1068.
- Cartes, J. L. 2003. Brief history of conservation in the Interior Atlantic Forest. En: *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 269-287.
- Cavalcanti, S. M. C. 2008. Predator-prey relationships and spatial ecology of jaguars in the southern Pantanal, Brazil: implications for conservation and management. PhD Thesis, Utah State University, Logan, USA. pp 132.
- Cazon Narvaez, A. V. y S. S. Suhring. 1999. A technique for extraction and thin layer chromatography visualization of fecal bile acids applied to neotropical felid scats. *Revista de Biología Tropical* 47:245-249.
- CIESIN, IFPRI y CIAT. 2004. *Global Rural-Urban Mapping Project (GRUMP), Alpha Version: Settlement Points*. Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), Center for International Earth Science Information Network (CIESIN), Columbia University; International Food Policy Research Institute (IFPRI), The World Bank, & Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Actualizado 2004. Fecha de acceso 12 Dic 2008. Disponible en <http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw>.
- Cincotta, R. P., J. Wisniewski y R. Engelman. 2000. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404 (6781):990-992.
- Cinto, J. P. y P. Bertolini. 2003. Conservation capacity in the Paraná Forest. En: *Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 227-244.
- CITES. 2006. *Species Database: CITES-Listed Species*. UNEP-WCMC. Actualizado 2006. Fecha de acceso 20 Oct 2006. Disponible en [www.cites.org](http://www.cites.org).
- Colwell, R. K. y D. J. Futuyma. 1971. Measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52 (4):567-576.
- Comunidad Europea y Mercosur. 2000. *Proyecto de Cooperación Estadística. Anexo B4: Criterios de definición de población urbana y rural de Argentina, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay*. Comunidad Europea - Mercosur. Río de Janeiro, Brasil. Disponible en <http://www1.ibge.gov.br/cms/mercosul/index.php?contentid=20> (Fecha de acceso 22 Feb 2009). pp 4.
- Conforti, V. A. y F. C. C. Azevedo. 2003. Local perceptions of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in the Iguazu National Park area, south Brazil. *Biological Conservation* 111:215-221.
- Conner, J. K. y D. L. Hartl. 2004. *A primer of ecological genetics*. Sinauer Associates, Inc. pp 304.
- Conroy, M. J. 1996. Abundance indices. En: *Measuring and monitoring of biological diversity: standard methods for mammals*, editado por D. E. Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA. pp 179-192.
- Conroy, M. J., P. Beier, H. Quigley y M. R. Vaughan. 2006. Improving the use of science in conservation: Lessons from the Florida panther. *Journal of Wildlife Management* 70:1-7.

- Conservation International. 2008. *Biodiversity Hotspots: Atlantic Forest*. Conservation International. Actualizado 2007. Fecha de acceso 03 Ago. Disponible en [http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/atlantic\\_forest/Pages/biodiversity.aspx](http://www.biodiversityhotspots.org/xp/Hotspots/atlantic_forest/Pages/biodiversity.aspx).
- Coppolillo, P., H. Gomez, F. Maisels y R. Wallace. 2004. Selection criteria for suites of landscape species as a basis for site-based conservation. *Biological Conservation* 115:419-430.
- Cramer, P. C. y K. M. Portier. 2001. Modeling Florida panther movements in response to human attributes of the landscape and ecological settings. *Ecological Modelling* 140:51-80.
- Crawshaw Jr, P. G. y H. B. Quigley. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology* 223:357-370.
- Crawshaw Jr., P. G. 1995. Comparative ecology of ocelot *Felis pardalis* and jaguar *Panthera onca* in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. PhD Thesis, University of Florida, Gainesville, USA. pp 190.
- Crawshaw Jr., P. G. 2002. Mortalidad inducida por humanos y conservación de jaguares: el Pantanal y el Parque Nacional Iguazu en Brasil. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 451-464.
- Crawshaw Jr., P. G. 2006. The history of carnivore research in Brazil. En: *Manejo e conservação de carnívoros neotropicals*, editado por R. G. Morato, F. H. G. Rodrigues, E. Eizirik, P. R. Mangini, F. C. C. Azevedo y J. Marinho Jr. IBAMA - CENAP - Ministerio do Meio Ambiente. Sao Paulo, Brasil. pp 17-37.
- Crawshaw Jr., P. G., J. K. Mahler, C. Indrusiak, S. M. C. Cavalcanti, M. R. P. Leite y K. M. Silvius. 2004. Ecology and conservation of jaguar (*Panthera onca*) in Iguazu National Park, Brazil. En: *People in nature: wildlife conservation in South and Central America*, editado por K. M. Silvius, R. E. Bodmer y J. M. V. Fragoso. Columbia University Press. New York, USA. pp 271-285.
- 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. 2002. Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. *Conservation Biology* 16 (2):488-502.
- Crooks, K. R. y M. E. Soule. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400 (6744):563-566.
- Culver, M., W. E. Johnson, J. Pecon Slattery y S. J. O'Brien. 2000. Genomic ancestry of the American puma (*Puma concolor*). *Journal of Heredity* 91:186-197.
- Cullen Jr, L., K. C. Abreu, D. Sana y A. F. D. Nava. 2005a. Jaguars as landscape detectives for the upper Paraná River corridor, Brazil. *Natureza & Conservação* 3 (1):43-58.
- Cullen Jr, L., K. Alger y D. M. Rambaldi. 2005b. Land reform and biodiversity conservation in Brazil in the 1990s: Conflict and the articulation of mutual interests. *Conservation Biology* 19:747-755.
- Cullen Jr., L. 2006. Jaguars as landscape detectives for the conservation of Atlantic Forests in Brazil. PhD Thesis, Canterbury, University of Kent, Canterbury. pp 178.
- Cullen Jr., L., E. R. Bodmer y C. Valladares-Padua. 2001. Ecological consequences of hunting in Atlantic Forest patches, Sao Paulo, Brazil. *Oryx* 35 (2):137-144.
- Cullen Jr., L., R. E. Bodmer y C. Valladares Padua. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* 95 (1):49-56.
- Cunningham, S. C., H. A. Whitlaw y W. B. Ballard. 2001. Age structure, survival, and mortality of mountain lions in Southeastern Arizona. *Southwestern Naturalist* 46:76-80.
- Currier, M. J. P. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200:1-7.

- Chalukian, S. 1999. *Cuadro de situación de las unidades de conservación de la Selva Paranaense*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. pp 77.
- Chalukian, S. 2006. Informe del 2<sup>do</sup> Taller Monumento Natural Nacional Yaguareté y 6<sup>to</sup> Taller Monumento Natural Provincial Yaguareté en Misiones. Dirección de Fauna Silvestre; Administración de Parques Nacionales; Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo de Misiones; Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico; Fundación Vida Silvestre Argentina. Posadas, Misiones, Argentina. Disponible en <http://www.ambiente.gov.ar/default.asp?IdArticulo=4021> (Fecha de acceso 10 Nov 2008).
- Chamberlin, T. C. 1890. The method of multiple working hypotheses. *Science* 15 (old series):92-96; reprinted v. 148: 754-759 (1965).
- Chame, M. 2003. Terrestrial mammal feces: a Morphometric Summary and Description. *Mem Inst Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro* 98 (I):71-94.
- Chebez, J. C. 1994. *Los que se van. Especies argentinas en peligro*. Editorial Albatros. Buenos Aires, Argentina. pp 604.
- Chefaoui, R., J. Hortal y J. M. Lobo. 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.
- Chefaoui, R. M. y J. M. Lobo. 2007. Assessing the conservation status of an Iberian moth using pseudo-absences. *Journal of Wildlife Management* 71 (8):2507-2516.
- Chefaoui, R. M. y J. M. Lobo. 2008. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modeling* 210:478-486.
- Chiarello, A. G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic Forest mammal communities in southeastern Brazil. *Biological Conservation* 89:71-82.
- Chiarello, A. G. 2000. Density and population size of mammals in remanants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* 14:1649-1657.
- Chiarello, A. G., L. M. d. S. Aguiar, R. Cerqueira, F. R. d. Melo, F. H. G. Rodrigues y V. M. F. d. Silva. 2008. Mamíferos amenazados de extinción no Brasil. En: *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*, editado por A. B. M. Machado, G. M. Drummond y A. P. Paglia. Departamento de Conservação da Biodiversidade, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Ministério do Meio Ambiente do Brasil. Brasília, Brasil. pp 681-874.
- Childs, J. L. 1998. *Tracking the felids of the borderlands*. Printing Corner Press. El Paso, Texas, USA. pp 77.
- Danielsen, F., N. Burgess y A. Balmford. 2005a. Monitoring matters: examining the potential of locally-based approaches. *Biodiversity and Conservation* 14 (11):2507-2542.
- Danielsen, F., N. D. Burgess, A. Balmford, P. F. Donald, M. Funder, J. P. G. Jones, P. Alviola, D. S. Balete, T. O. M. Blomley, J. Brashares, B. Child, M. Enghoff, J. O. N. Fjelds, S. Holt, H. Bertz, A. E. Jensen, P. M. Jensen, J. Massao, M. M. Mendoza, Y. Ngaga, M. K. Poulsen, R. Rueda, M. Sam, T. Skielboe, G. Stuart-Hill, J. Topp, E. Rgensen y D. Yonten. 2009. Local participation in natural resource monitoring: a characterization of approaches. *Conservation Biology* 23:31-42.
- Danielsen, F., A. E. Jensen, P. A. Alviola, D. S. Balete, M. Mendoza, A. Tagtag, C. Custodio y M. Enghoff. 2005b. Does monitoring matter? A quantitative assessment of management decisions from locally-based monitoring of protected areas. *Biodiversity and Conservation* 14:2633-2652.
- Danielsen, F., M. M. Mendoza, A. Tagtag, P. Alviola, D. S. Balete, M. Enghoff, M. K. Poulsen y A. E. Jensen. 2003. Biodiversity monitoring in developing countries: what are we trying to achieve? *Oryx* 37 (4):407-409. doi:10.1017/S0030605302000000.

- Danielsen, F., M. M. Mendoza, A. Tagtag, P. A. Alviola, D. S. Balete, A. E. Jensen, M. Enghoff y M. K. Poulsen. 2007. Increasing conservation management action by involving local people in natural resource monitoring. *Ambio* 36 (7):566-570.
- Davies, K., C. Gascon y C. Margules. 2001. Habitat fragmentation: consequences, management and future research priorities. En: *Conservation Biology: Research Priorities for the Next Decade*, editado por M. Soulé y G. Orinas. Society for Conservation Biology. Island Press. Washington. pp 81-97.
- Davies, R. G., C. D. L. Orme, V. Olson, G. H. Thomas, S. G. Ross, T.-S. Ding, P. C. Rasmussen, A. J. Stattersfield, P. M. Bennett, T. M. Blackburn, I. P. F. Owens y K. J. Gaston. 2006. Human impacts and the global distribution of extinction risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1598):2127-2133. doi:10.1098/rspb.2006.3551.
- De Angelo, C., A. Paviolo, Y. Di Blanco y M. Di Bitetti. 2008. *Guía de huellas de los mamíferos de Misiones y otras áreas del Subtrópico de Argentina*. Ediciones del Subtrópico. San Miguel de Tucumán, Argentina. pp 121.
- de Gusmão Câmara, I. 2003. Brief history of conservation in the Atlantic Forest. En: *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 31-42.
- de Oliveira, T. G. 2002. Comparative feeding ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in the neotropics. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 265-288.
- DeFries, R., G. P. Asner y J. Foley. 2006. A glimpse out the window: Landscapes, livelihoods, and the environment. *Environment* 48:22-36.
- DeFries, R. S., J. A. Foley y G. P. Asner. 2004. Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 (5):249-257.
- Delibes, M., P. Gaona y P. Ferreras. 2001. Effects of an attractive sink leading into maladaptive habitat selection. *The American Naturalist* 158 (3):277-285. doi:10.1086/321319.
- DGEEC. 2002. *Atlas Censal del Paraguay 2002*. Dirección General de Estadística, Encuestas y Censos de Paraguay. Asunción, Paraguay. Disponible en [www.dgeec.gov.py](http://www.dgeec.gov.py) (Fecha de acceso 15 Jul 2008).
- Di Bitetti, M. 2008. Depredadores tope y cascadas tróficas en ambientes terrestres. *Ciencia Hoy* 18 (108):32-41.
- Di Bitetti, M. en prensa. Estacionalidad en la abundancia de artrópodos del sotobosque en el Parque Nacional Iguazú, Argentina. En: *Contribuciones para la conservación y manejo en el Parque Nacional Iguazú*, editado por B. Carpinetti y M. Garciarena. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. pp
- Di Bitetti, M., C. De Angelo, Y. Di Blanco y A. Paviolo. en revisión. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*.
- Di Bitetti, M., C. De Angelo, A. Paviolo, K. Schiaffino y P. Perovic. 2006a. Monumento Natural Nacional en peligro: el desafío de conservar al yaguararé en la Argentina. En: *La Situación Ambiental Argentina 2005*, editado por A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. pp 420-431.
- Di Bitetti, M., V. Quiroga, C. De Angelo, M. Altrichter, A. Paviolo, E. Cuyckens, G. Boaglio, J. M. Earnhardt y E. Lonsdorf. en prensa. El yaguararé (*Panthera onca*) en la Argentina: situación poblacional, amenazas y acciones para su conservación. En: *Manejo de fauna en la Argentina: acciones para la conservación de especies amenazadas*, editado por D. Ramadori y G. Porini. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación Argentina. Buenos Aires, Argentina. pp
- Di Bitetti, M. S. y C. H. Janson. 2001. Reproductive socioecology of tufted capuchins (*Cebus apella nigrinus*), in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 22 (2):127-142.

- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo y C. De Angelo. 2006b. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* 270:153-163.
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo, C. De Angelo y Y. Di Blanco. 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., A. Paviolo, C. Ferrari, C. De Angelo y Y. Di Blanco. 2008b. Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana* and *Mazama nana*). *Biotropica* 40 (5):636-645.
- Di Bitetti, M. S., G. Placci y L. A. Dietz. 2003. *A biodiversity vision for the Upper Paraná Atlantic Forest Eco-region: designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action*. World Wildlife Fund. Washington, D.C. pp 154.
- Di Blanco, Y. E., S. Cirignoli, P. D. Cano, H. A. Ball, G. Solís, M. S. Di Bitetti y S. Heinonen. 2008. Nuevos registros de puma (*Puma concolor*) en la Provincia de Corrientes: recolonización, expansión o vacío de información? Trabajo presentado en XII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Villa Giardino (Cba), Argentina.
- Díaz, G. B. y R. A. Ojeda. 2000. *Libro rojo de los mamíferos amenazados de Argentina*. Sociedad Argentina para el estudio de los Mamíferos. Buenos Aires. pp 106.
- Dickson, B. G. y P. Beier. 2002. Home-range and habitat selection by adult cougars in southern California. *Journal of Wildlife Management* 66:1235-1245.
- Dickson, B. G., J. S. Jenness y P. Beier. 2005. Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in southern California. *Journal of Wildlife Management* 69:264-276.
- Drew, J. A. y A. P. Henne. 2006. Conservation biology and traditional ecological knowledge: integrating academic disciplines for better conservation practice. *Ecology and Society* 11 (2):34.
- Dumbrell, A. J., E. J. Clark, G. A. Frost, T. E. Randell, J. W. Pitchford y J. K. Hill. 2008. Changes in species diversity following habitat disturbance are dependent on spatial scale: theoretical and empirical evidence. *Journal of Applied Ecology* 45:1531-1539.
- Dunning Jr, J. B., M. J. Groom y H. R. Pulliam. 2006. Species and landscape approaches to conservation. En: *Principles of Conservation Biology*, editado por M. J. Groom, G. K. Maffe y C. Carroll. Sinauer Associates, Inc. . USA. pp 419-465.
- Eizirik, E., C. Drudsiak y W. Johnson. 2002. Análisis de la viabilidad de las poblaciones de jaguar: evaluación de parámetros y estudios de caso en tres poblaciones remanentes del sur de Sudamérica. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 501-518.
- Eizirik, E., J. H. Kim, M. Menotti Raymond, J. Crawshaw P.G, S. J. O'Brien y W. E. Johnson. 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology* 10:65-79.
- Eizirik, E., N. Yuhki, W. E. Johnson, M. Menotti Raymond, S. J. O'Brien y S. S. Hannah. 2003. Molecular genetics and evolution of melanism in the cat family. *Current Biology* 13:448-453.
- Elith, J. y J. Leathwick. 2007. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity & Distributions* 13 (3):265-275.
- Elmhagen, B. y A. Angerbjörn. 2001. The applicability of metapopulation theory to large mammals. *Oikos* 94 (1):89-100.
- Engler, R., A. Guisan y L. Rechsteiner. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41:263-274.

- Ernest, H. B., W. M. Boyce, V. C. Bleich, B. May, S. J. Stiver y S. G. Torres. 2003. Genetic structure of mountain lion (*Puma concolor*) populations in California. *Conservation Genetics* 4:353-366.
- Ernault, A., Y. Tremauville, D. Cellier, P. Margerie, E. Langlois y D. Alard. 2006. Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological Conservation* 127 (1):1-17.
- Esquivel, E. 2001. *Mamíferos de la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú*. Fundación Moisés Bertoni. Asunción, Paraguay. pp 87.
- Evans, J. W., C. A. Evans, J. M. Packard, G. Calkins y M. Elbroch. 2009. Determining Observer Reliability in Counts of River Otter Tracks. *Journal of Wildlife Management* 73 (3):426-432. doi:10.2193/2007-514.
- Farrell, L. E., J. Roman y M. E. Sunquist. 2000. Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology* 9:1583-1590.
- Farrow, A. y A. Nelson. 2001. Accessibility Modelling in ArcView 3.1: an extension for computing travel time and market catchment information. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. Disponible en <http://www.ciat.cgiar.org/access/acceso/index.htm> (Fecha de acceso 10 Feb 2009).
- Fernández, N., M. Delibes y F. Palomares. 2006. Landscape evaluation in conservation: Molecular sampling and habitat modeling for the iberian lynx. *Ecological Applications* 16:1037-1049.
- Fernández, N., M. Delibes, F. Palomares y D. J. Mladenoff. 2003. Identifying breeding habitat for the iberian lynx: Inferences from a fine-scale spatial analysis. *Ecological Applications* 13:1310-1324.
- Fjelline, D. y T. M. Mansfield. 1988. *Method to standardize the procedure for measuring mountain lion tracks*. En *The Third Mountain Lion Workshop*, edited by R. H. Smith. The Wildlife Society and Arizona Game and Fish Department. Prescott, Arizona, USA. pp 49-51.
- Foley, J., R. DeFries, G. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. Carpenter, S. Chapin, M. Coe, G. Daily, H. Gibbs, J. Helkowski, T. Holloway, E. Howard, C. Kucharik, C. Monfreda, J. Patz, C. Prentice, N. Ramankutty y P. Snyder. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309 (5734):570-574.
- Forman, R. 1995. *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press. pp 656.
- Fortin, M.-J. y A. A. Agrawal. 2005. Landscape ecology comes of age. *Ecology* 86 (8):1965-1966.
- Frankham, R., J. D. Ballou y D. A. Briscoe. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press. USA. pp 617.
- Frickmann Young, C. E. 2003. Socioeconomic causes of deforestation in the Atlantic Forest of Brasil. En: *Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 103-117.
- Gaggiotti, O. E. y I. Hanski. 2004. Mechanisms of extinction. En: *Ecology, Genetics, and Evolution in Metapopulations*, editado por I. Hanski y O. Gaggiotti. Academic Press. pp 337- 366.
- Galetti, M., H. C. Giacomini, R. S. Bueno, C. S. S. Bernardo, R. M. Marques, R. S. Bovendorp, C. E. Steffler, P. Rubim, S. K. Gobbo, C. I. Donatti, R. A. Begotti, F. Meirelles, R. d. A. Nobre, A. G. Chiarello y C. A. Peres. 2009. Priority areas for the conservation of Atlantic forest large mammals. *Biological Conservation* 142 (6):1229-1241.
- Galindo-Leal, C. y I. de Gusmão Câmara. 2003a. Atlantic Forest hotspot status: an overview. En: *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington. pp 3-11.
- Galindo-Leal, C. y I. de Gusmão Câmara, eds. 2003b. *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. Edited by C. Galindo-Leal y P. Benson, *States of the hotspots*. Island Press. Washington. pp 488.
- Gehring, T. y R. Swihart. 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 109 (2):283-295.



- Giraudó, A. R. 1996. *Impacto de la presa de Yacyretá y la futura presa de Garabí (Corrientes y Misiones) sobre la fauna de vertebrados tetrápodos*. En *Informe de beca de perfeccionamiento del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas*. Instituto Nacional de Limnología. Santo Tomé, Argentina. pp 93.
- Giraudó, A. R. y R. R. Abramson. 2000. Diversidad cultural y usos de la fauna silvestre por lo pobladores de la Selva Misionera ¿Una alternativa de conservación? En: *La Situación Ambiental Argentina 2000*, editado por C. Bertonatti y J. Corcuera. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina. pp 233-243.
- Giraudó, A. R., E. R. Krauczuk, V. Arzamendia y H. Povedano. 2003a. Critical analysis of protected areas in the Atlantic Forest of Argentina. En: *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 245-261.
- Giraudó, A. R., S. D. Matteucci, J. Alonso, J. Herrera y R. R. Abramson. 2007. Comparing bird assemblages in large and small fragments of the Atlantic Forest hotspots. *Biodiversity and Conservation*. doi:10.1007/s10531-007-9309-9.
- Giraudó, A. R., S. D. Matteucci, J. Alonso, J. Herrera y R. R. Abramson. 2008. Comparing bird assemblages in large and small fragments of the Atlantic Forest hotspots. *Biodiversity and Conservation*. doi:10.1007/s10531-007-9309-9.
- Giraudó, A. R. y H. Povedano. 2003. Threats of extinction to flagship species in the Interior Atlantic Forest. En: *Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 191-193.
- Giraudó, A. R., H. Povedano, M. J. Belgrano, E. R. Krauczuk, U. Pardiñas, A. Miquelarena, D. Ligier, D. Baldo y M. Castelino. 2003b. Biodiversity status of the Interior Atlantic Forest of Argentina. En: *Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 160-180.
- Gittleman, J. L. y M. E. Gompper. 2005. Plight of predators - the importance of carnivores for understanding patterns of biodiversity and extinction risk. En: *Ecology of predator-prey interactions*, editado por P. Barbosa y I. Castellanos. Oxford University Press. Oxford, UK. pp 370-388.
- GLCF. 2008. *Earth Science Data Interface (ESDI) at the Global Land Cover Facility*. Global Land Cover Facility - University of Maryland. Actualizado 2008. Fecha de acceso 01 Jan 2008. Disponible en <http://glcfapp.umiacs.umd.edu:8080/esdi/index.jsp>.
- Global Environment Monitoring Unit. 2009. Getting there, the first Global Accessibility Map. *Science* 323 (2):19. doi:10.1126/science.323.5910.19c.
- Gompper, M. E., R. W. Kays, J. C. Ray, S. D. Lapoint, D. A. Bogan y J. R. Cryan. 2006. A comparison of noninvasive techniques to survey carnivore communities in Northeastern North America. *Wildlife Society Bulletin* 34:1142-1151.
- Gray, M. y J. Kalpers. 2005. Ranger based monitoring in the Virunga-Bwindi Region of East-Central Africa: a simple data collection tool for park management *Biodiversity and Conservation* 14:2723-2741.
- Grigione, M. M., P. Burman, V. C. Bleich y B. M. Pierce. 1999. Identifying individual mountain lions *Felis concolor* by their tracks: Refinement of an innovative technique. *Biological Conservation* 88:25-32.
- Grigione, M. M., K. Menke, C. López-González, R. List, A. Banda, J. Carrera, R. Carrera, A. J. Giordano, J. Morrison, M. Sternberg, R. Thomas y B. Van Pelt. 2009. Identifying potential conservation areas for felids in the USA and Mexico: integrating reliable knowledge across an international border. *Oryx* 43 (01):78-86. doi:10.1017/S0030605308002019.
- Guerrero Borges, V. 2004. *Uso del suelo y transformación del paisaje en Colonia Andresito, Misiones*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina. pp 52.
- Guillot, G., A. Estoup, F. Mortier y J. F. Cosso. 2005. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170:1261-1280.

- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling* 135:147-186.
- Haag, T. 2009. Genética da conservação e ecologia molecular de onças-pintadas (*Panthera onca*, Felidae). PhD Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. pp 150.
- Haag, T., A. S. Santos, C. De Angelo, A. C. Srбек-Araujo, D. Sana, R. G. Morato, F. M. Salzano y E. Eizirik. 2009a. Development and testing of an optimized method for DNA-based identification of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) faecal samples for use in ecological and genetic studies. *Genetica* 136:505-512. doi:10.1007/s10709-008-9347-6.
- Haag, T., A. S. Santos, D. Sana, R. G. Morato, L. Cullen Jr, P. G. Crawshaw Jr., C. De Angelo, M. S. Di Bitetti, F. M. Salzano y E. Eizirik. en preparación. The effect of habitat fragmentation on the genetic structure of a top predator: loss of diversity and high differentiation among remnant populations of Atlantic Forest jaguars (*Panthera onca*). *Molecular Ecology*.
- Haag, T., A. S. Santos, F. Valdez, D. Sana, L. Silveira, L. Cullen Jr, C. De Angelo, R. G. Morato, P. G. Crawshaw Jr., F. M. Salzano y E. Eizirik. 2009b. Molecular tracking of jaguar melanism using faecal DNA. *Conservation Genetics*:en prensa. doi:10.1007/s10592-009-9933-x.
- Haag, T., A. S. Santos, F. Valdez, D. Sana, L. Silveira, L. Cullen Jr, C. De Angelo, R. G. Morato, P. G. Crawshaw Jr., F. M. Salzano y E. Eizirik. en prensa. Molecular tracking of jaguar melanism using faecal DNA. *Conservation Genetics*.
- Haines, A. M. 2006. Is there competition between sympatric jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor*? *Acta Zoologica Sinica* 52 (6):1142-1147.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press. New York, USA. pp 313.
- Hanski, I. 2004. Metapopulation theory, its use and misuse. *Basic and Applied Ecology* 5 (3):225-229.
- Harihar, A., D. L. Prasad, C. Ri, B. Pandav y S. P. Goyal. 2009. Losing ground: tigers *Panthera tigris* in the north-western Shivalik landscape of India. *Oryx* 43 (01):35-43. doi:10.1017/S0030605307072043.
- Harrington, L. A., A. L. Harrington y D. W. Macdonald. 2008. Distinguishing tracks of mink *Mustela vison* and polecat *M. putorius*. *European Journal of Wildlife Research* 54 (2):367-371.
- Harveson, L. A., M. E. Tewes, B. Route, F. Armstrong y N. J. Silvy. 1999. Trends in populations of mountain lion in Carlsbad Caverns and Guadalupe Mountains National Parks. *Southwestern Naturalist* 44:490-494.
- Hatten, J. R., A. Averill-Murray y W. E. van Pelt. 2005. A spatial model of potential jaguar habitat in Arizona. *Journal of Wildlife Management* 69:1024-1033.
- Heglund, P. J. 2002. Foundations of species-environment relations. En: *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*, editado por J. M. Scott, P. J. Heglund, M. L. Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall y F. B. Samson. Island Press. Washington, DC, USA. pp 35-41.
- Hengl, T., H. Sierdsema, A. Radovic y A. Dilo. 2009. Spatial prediction of species' distributions from occurrence-only records: combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging. *Ecological Modeling*:en prensa. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.06.038.
- Herfindal, I., E. B. Nilsen, R. Andersen, J. D. C. Linnell y J. Odden. 2005. Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology* 265:63-71.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel y N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83 (7):2027-2036.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, N. Perrin, G. Le Lay y V. Braunisch. 2008. Biomapper 4.07.303. Laboratory for Conservation Biology, University of Lausanne. Disponible en <http://www.unil.ch/biomapper> (Fecha de acceso 11 Feb 2009).



- Hirzel, A. H., V. Helfer y F. Métral. 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* 154:111-121.
- Hirzel, A. H., G. L. Lay, V. Helfer, C. Randin y A. Guisan. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modeling* 199 (2):142-152.
- Hirzel, A. H. y G. Le Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45:1372-1381.
- Hirzel, A. H., B. Posse, P.-A. Oggier, Y. Crettenand, C. Glenz y R. Arlettaz. 2004. Ecological requirements of a reintroduced species, with implications for release policy: the Bearded vulture recolonizing the Alps. *Journal of Applied Ecology* 41:1103-1116.
- Hobbs, N. T. y R. Hilborn. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: A guide to self teaching. *Ecological Applications* 16 (1):5-19.
- Holz, S. y G. Placci. 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. Guzmán Camara y C. Galindo-Leal. Center for applied biodiversity science. Conservation International. Island Press. Washington D.C. pp 207-226.
- Hoogesteijn, R. 2007. *Manual on the problem of depredation caused by jaguars and pumas on cattle ranches*. Jaguar Conservation Program - Wildlife Conservation Society. Disponible en <http://www.savethejaguar.org/jag-conservation> (Fecha de acceso 06 May 2008).
- Hoogesteijn, R. y A. Hoogesteijn. 2008. Conflicts between cattle ranching and large predators in Venezuela: Could use of water buffalo facilitate felid conservation? *Oryx* 42 (1):132-138.
- Hoogesteijn, R. A. y E. Mondolfi. 1992. *El Jaguar o Tigre Americano*. Armitano. Caracas. pp
- Hortal, J., J. M. Lobo y A. Jiménez-Valverde. 2007. Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife (Canary Islands). *Conservation Biology* 21:853-863.
- Huang, C., S. Kim, A. Altstatt, J. R. G. Townshend, P. Davis, K. S., C. J. Tucker, O. Rodas, A. Yanosky, R. Clay y J. Musinsky. 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.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59 (1):67-77.
- IGBE. 2000. *Banco estatístico, Rede Brasileira para o Desenvolvimento Municipal*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística de Brasil. Actualizado 2000. Fecha de acceso 20 Nov 2008. Disponible en <http://muninet.org.br/banco/index.php>.
- INDEC. 2001. *Censo Nacional de Población y Vivienda 2001*. Instituto Nacional de Estadística y Censo de Argentina. Actualizado 2001. Fecha de acceso 15 Jul 2008. Disponible en [www.indec.mecon.gov.ar](http://www.indec.mecon.gov.ar).
- INPE. 2008. *Galeria de imagens da Divisão de Geração de Imagens*. Divisão de Geração de Imagens - DGI, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais - INPE. Actualizado 2008. Fecha de acceso 01 Jan 2008. Disponible en <http://www.dgi.inpe.br/>.
- Inskip, C. y A. Zimmermann. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx* 43 (01):18-34. doi:10.1017/S003060530899030X.
- Iriarte, J. A., W. L. Franklin, W. E. Johnson y K. H. Redford. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia* 85:185-190.
- Isasi-Catalá, E. y G. R. Barreto. 2008. Identificación de individuos de jaguares (*Panthera onca*) y pumas (*Puma concolor*) a partir de morfometría de sus huellas (Carnivora: Felidae). *International Journal of Tropical Biology* 56 (4):1893-1904.
- IUCN. 2006. *Global Amphibian Assessment*. IUCN - Conservation International - NatureServe. Actualizado 4 May 2006. Fecha de acceso 3 Ago 2008. Disponible en [www.globalamphibians.org](http://www.globalamphibians.org).

- IUCN. 2008. *IUCN Red List of Threatened Species*. Actualizado 2008. Fecha de acceso 9 May 2009. Disponible en [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Izquierdo, A., C. De Angelo y M. Aide. 2008. Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: a test of the forest transition model. *Ecology & Society* 13 (2):3.
- Jackson, L. J., A. S. Trebitz y K. L. Cottingham. 2000. An introduction to the practice of ecological modeling. *Bioscience* 50 (8):694-706.
- Jacobsen, T. R. 2003. Populating the environment: Human growth, density, and migration in the Atlantic Forest. En: *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington. pp 426-435.
- Jetz, W., C. H. Sekercioglu y J. E. Watson. 2008. Ecological correlates and conservation implications of overestimating species geographic ranges. *Conservation Biology* 22 (1):110-119.
- Jetz, W., D. S. Wilcove y A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5 (6):e157.
- Jiménez-Valverde, A. y J. M. Lobo. 2006. The ghost of unbalanced species distribution data in geographical model predictions. *Diversity & Distributions* 12:521-524.
- Jiménez Perez, I. 2005. Un métodos interdisciplinario para la conservación de especies amenazadas: combinando ciencia, organización y política. En: *Al borde de la extinción: una visión integral de la recuperación de fauna amenazada en España*, editado por I. Jiménez Perez y M. Delibes. EVREN. Valencia, España. pp 407-428.
- Johnson, D. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61 (1):65-71.
- Johnson, J. B. y K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Ecology* 85 (2):101-108.
- Johnson, W. E., E. Eizirik, J. Pecon-Slattery, W. J. Murphy, A. Antunes, E. Teeling y S. J. O'Brien. 2006. The late miocene radiation of modern felidae: A genetic assesment. *Science* 311:73-77.
- Kanagaraj, R., T. Wiegand, S. Kramer-Schadt, S. P. Goyal, M. Anwar y A. Harihar. en revisión. Assessing habitat suitability for tiger in the fragmented Terai Arc Landscape in India. *Journal of Applied Ecology*.
- Karanth, K. U. y R. Chellam. 2009. Carnivore conservation at the crossroads. *Oryx* 43 (01):1-2. doi:10.1017/S003060530843106X.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols, eds. 2002. *Monitoring tigers and their prey. A manual for researchers, managers and conservationists in tropical Asia*. Centre for Wildlife Studies. Banglore, India. pp 193.
- Kasper, C. B. 2007. Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio e grande porte do Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul. Msc Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. pp 102.
- Kasper, C. B., F. Mazim, J. B. G. Soares, T. G. de Oliveira y M. E. Fabián. 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 Zoología* 24 (4):1087-1100.
- Kautz, R., R. Kawula, T. Hctor, J. Comiskey, D. Jansen, D. Jennings, J. Kasbohm, F. Mazzotti, R. McBride, L. Richardson y K. Root. 2006. How much is enough? Landscape-scale conservation for the Florida panther. *Biological Conservation* 130:118-133.
- Kellert, S. R., M. Black, C. R. Rush y A. J. Bath. 1996. Human culture and large carnivore conservation in North America. *Conservation Biology* 10:977-990.
- Kelly, M., A. Noss, M. Di Bitetti, L. Maffei, R. Arispe, A. Paviolo, C. De Angelo y Y. Di Blanco. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy* 89 (2):408-418.

- Kerley, L. L., J. M. Goodrich, D. G. Miquelle, E. N. Smirnov, H. B. Quigley y M. G. Hornocker. 2002. Effects of roads and human disturbance on Amur tigers. *Conservation Biology* 16:97-108.
- Kiffner, C., B. Meyer, M. Mühlenberg y M. Waltert. 2009. Plenty of prey, few predators: what limits lions *Panthera leo* in Katavi National Park, western Tanzania? *Oryx* 43 (01):52-59. doi:10.1017/S0030605307002335.
- Knight, A. T., R. M. Cowling, M. Rouget, A. Balmford, A. T. Lombard y B. M. Campbell. 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conservation Biology* 22 (3):610-617.
- Kramer Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand y U. Breitenmoser. 2004. Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: Modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* 41:711-723.
- Kumar, S., K. Tamura y M. Nei. 2004. MEGA3: integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment briefings. *Bioinformatics* 5:150-163.
- Lairanda, V. A. 2003. A challenge for conservation: Atlantic Forest protected areas. En: *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 444-457.
- Lambin, E. F., B. L. Turner, H. J. Geist, S. B. Agbola, A. Angelsen, J. W. Bruce, O. T. Coomes, R. Dirzo, G. Fischer, C. Folke, P. S. George, K. Homewood, J. Imbernon, R. Leemans, L. Xiubin, E. F. Moran, M. Mortimore, P. S. Ramakrishnan, J. F. Richards, H. Skanes, W. Steffen, G. D. Stone, U. Svedin, A. Veldkamp, C. Vogel y X. Jianchu. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change* 11 (4):261-269.
- Land, E. D., D. B. Shindle, R. J. Kawula, J. F. Benson, M. A. Lotz y D. P. Onorato. 2008. Florida Panther habitat selection analysis of concurrent GPS and VHF telemetry data. *Journal of Wildlife Management* 72 (3):633-639. doi:10.2193/2007-136.
- LaRue, M. A. y C. K. Nielsen. 2008. Modelling potential dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods. *Ecological Modelling* 212 (3-4):372-381.
- Laurance, W. F. 2006. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology and Evolution* 22 (2):65-70.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, R. M. Ewers, K. E. Harms, R. C. C. Luizao y J. E. Ribeiro. 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE* 2 (10):e1017.
- Lawton, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution (TREE)* 8:409-413.
- Leite, R., R. Boulhosa, F. Galvao y L. Cullen Jr. 2002. Conservación del jaguar en las áreas protegidas del bosque atlántico de la costa de Brasil. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 25-42.
- Lewis, R., E. L. Fitzhugh y S. P. Galentine. 2001. Validation of a rigorous track classification technique: Identifying individual mountain lions. *Biological Conservation* 99:313-321.
- Lindborg, R. y O. Eriksson. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85 (1840-1845).
- Linnell, J. D. C., J. E. Swenson y R. Anderson. 2001. Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. *Animal Conservation* 4 (04):345-349. doi:10.1017/S1367943001001408.
- Liverman, D. M. y R. M. R. Cuesta. 2008. Human interactions with the Earth system: people and pixels revisited. *Earth Surface Processes and Landforms* 33 (9):1458-1471.

- Lobo, J. M. 2008. Database records as a surrogate for sampling effort provide higher species richness estimations. *Biodiversity and Conservation* 17:873-881.
- Logan, K. A., L. L. Irwin y R. Skinner. 1986. Characteristics of a hunted mountain lion population in Wyoming. *Journal of Wildlife Management* 50:648-654.
- Long, P. R., S. Zefania, R. H. French-Constant, Sz y T. kely. 2008. Estimating the population size of an endangered shorebird, the Madagascar plover, using a habitat suitability model. *Animal Conservation* 11:118-127.
- Lonsdorf, E., J. M. Earnhardt, M. D. Bitetti, C. De Angelo, A. Paviolo y L. Faust. en preparación. Spatially-explicit population viability analysis of jaguars (*Panthera onca*) in the Misiones Province, Argentina. *En preparación para Biological Conservation*.
- Lutolf, M., F. Kienast y A. Guisan. 2006. The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43 (4):802-815.
- Lynam, A. J. 2002. Métodos de trabajo de campo para definir y proteger poblaciones de gatos grandes: los tigres indochinos como un estudio de caso. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 55-71.
- Macedo, A. M. y J. L. Cartes. 2003. Socioeconomic drivers in the Interior Atlantic Forest. En: *Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*, editado por C. Galindo-Leal y I. de Gusmão Câmara. Island Press. Washington, D.C. pp 310-324.
- Maffei, L., E. Cuellar y A. Noss. 2004. One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of Zoology* 262:295-304.
- Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart y P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (4):189-197.
- Markovchick-Nicholls, L., H. M. Regan, D. H. Deutschman, A. Widyanata, B. Martin, L. Noreke y T. Ann Hunt. 2008. Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. *Conservation Biology* 22 (1):99-109.
- Mather, A. S. 1992. The forest transition. *Area* 24 (4):367-379.
- Mather, A. S. y C. L. Needle. 1998. The forest transition: a theoretical basis. *Area* 30 (2):117-124.
- Matteucci, S. D., J. Morello, A. F. Rodríguez y N. E. Mendoza. 2004. *El Alto Paraná Encajonado Argentino-Paraguayo. Mosaicos de paisaje y conservación regional*. Ediciones FADU-UNESCO. Buenos Aires, Argentina. pp 160.
- Mazzolli, M. 1997. Puma and jaguar predation in south-eastern Brazil. *Cat News* 27:15.
- Mazzolli, M. 2009. Loss of historical range of jaguars in southern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 18 (6):1715-1717. doi:10.1007/s10531-008-9552-8.
- McBride, R. T., R. T. McBride, R. M. McBride y C. E. McBride. 2008. Counting pumas by categorizing physical evidence. *The Southwestern Naturalist* 7 (3):381-400.
- McCain, E. B. y J. L. Childs. 2008. Evidence of resident jaguars (*Panthera onca*) in the southwestern United States and the implications for conservation. *Journal of Mammalogy* 89 (1):1-10.
- McCullagh, P. y J. A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models*. 2 ed. Chapman & Hall. London, UK. pp 532.
- McGarigal, K. 2002. Landscape pattern metrics. En: *Encyclopedia of Environmentrics*, editado por A. H. El-Shaarawi y W. W. Piegorsch. John Wiley & Sons. Sussex, England. pp 1135-1142.
- McGarigal, K. y B. J. Marks. 1995. *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, USA. pp
- McNab, B. R. y J. Polisar. 2002. Una metodología participativa para una estimación rápida de la distribución del jaguar en Guatemala. En: *El Jaguar en el Nuevo Milenio*, editado por R. Medellín, A., C. Equihua, C. L.

- Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Fondo de Cultura Económica - Wildlife Conservation Society - UNAM. Mexico, D.F. pp 73-90.
- Medellín, R. A., C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, eds. 2002. *El jaguar en el nuevo milenio*. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 647.
- Menke, S. B., D. A. Holway, R. N. Fisher y W. Jetz. 2009. Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology & Biogeography* 18:50-63.
- MERNRyT. 2004. *Areas naturales protegidas y corredor verde*. Ministerio de Ecología Recursos Naturales Renovables y Turismo de la Provincia de Misiones. Actualizado 2004. Fecha de acceso 15 Oct. Disponible en [www.misiones.gov.ar/ecologia/private/eco1.htm](http://www.misiones.gov.ar/ecologia/private/eco1.htm).
- Metzger, J. P., A. C. Martensen, M. Dixo, L. C. Bernacci, M. C. Ribeiro, A. M. Godoy Teixeira y R. Pardini. 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation* 142 (6):1166-1177.
- Milesi, F. A. y J. Lopez de Casenave. 2005. El concepto de nicho en ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* 15:131-148.
- Miller, B., B. Dugelby, D. Foreman, C. M. del Rio, R. Noss, M. Phillips, R. Reading, M. E. Soule, J. Terborgh y L. Willcox. 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered Species Update* 18 (5):202-210.
- Miller, B. y A. Rabinowitz. 2002. ¿Por qué conservar al jaguar? En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 303-315.
- Mittermeier, R. A., P. Robles Gil, M. Hoffman, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamoreux y G. A. B. da Fonseca. 2005. *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Washington. pp 392.
- Monroy-Vilchis, O., O. Sanchez, U. Aguilera-Reyes, P. Suarez y V. Urios. 2008. Jaguar (*Panthera onca*) in the State of Mexico. *The Southwestern Naturalist* 53 (4):533-537. doi:doi:10.1894/CJ-144.1.
- Moreno, R. S., R. W. Kays y R. Samudio Jr. 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy* 87:808-816.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
- Murie, O. J. 1998. *A Field Guide to Animal Tracks*. R. T. Peterson. 2 ed, *Peterson Field Guides*. Houghton Mifflin. New York, USA. pp 375.
- Mustard, J. F., R. S. DeFries, T. R. Fisher y E. F. Moran. 2004. Land-use and land-cover change pathways and impacts. En: *Land change science: observing, monitoring and understanding trajectories of change on the Earth's surface*, editado por G. Gutman, A. C. Janetos, C. O. Justice, E. F. Moran, J. F. Mustard, R. R. Rindfuss, D. Skole, B. L. Turner II y M. A. Cochrane. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands. pp 411-429.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Naves, J., E. Revilla, M. Delibes y T. Wiegand. 2003. Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in Northern Spain. *Conservation Biology* 17:1276-1289.
- Nelson, A. 2000. *Accessibility, transport and travel time information*. Hillside Project Report, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali, Colombia. pp 16.

- Nelson, A. 2008. Estimated travel time to the nearest city of 50,000 or more people in year 2000. Global Environment Monitoring Unit - Joint Research Centre of the European Commission. Ispra, Italy. Disponible en <http://gem.jrc.ec.europa.eu/gam/index.htm> (Fecha de acceso 14 Mar 2009).
- Neris, N., F. Colman, E. Ovelar, N. Sukigara y N. Ishii. 2002. *Guía de mamíferos medianos y grandes del Paraguay*. Secretaria del Ambiente (SEAM), Agencia de Cooperación Internacional del Japón (JICA). Asunción, Paraguay. pp 165.
- Nielsen, S. E., M. S. Boyce, G. B. Stenhouse y R. H. M. Munro. 2002. Modeling grizzly bear habitats in the Yellowhead Ecosystem of Alberta: Taking autocorrelation seriously. *Ursus* 13:45-56.
- Nielsen, S. E., S. Herrero, M. S. Boyce, B. Benn, R. D. Mace, M. L. Gibeau y S. Jevons. 2004. Modelling the spatial distribution of human-caused grizzly bear mortalities in the Central Rockies Ecosystem of Canada. *Biological Conservation* 120:101-113.
- Nielsen, S. E., G. B. Stenhouse y M. S. Boyce. 2006. A habitat-based framework for grizzly bear conservation in Alberta. *Biological Conservation* 130:217-229.
- Noss, A. J., M. J. Kelly, H. B. Camblos y D. I. Rumiz. 2004. Pumas y jaguares simpátricos: datos de trampas-cámara en Bolivia y Belize. Trabajo presentado en VI Congreso sobre Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonía y Latinoamérica, Iquitos, Peru.
- Noss, R. F., H. B. Quigley, M. G. Hornocker, T. Merrill y P. C. Paquet. 1996. Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology* 10:949-963.
- Novack, A. J., M. B. Main, M. E. Sunquist y R. F. Labisky. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology* 267:167-178.
- 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., M. C. Funes y R. S. Walker. 2005. An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology* 42:910-920.
- Novaro, A. J. y R. S. Walker. 2005. Human-induced changes in the effect of top carnivores on biodiversity in the Patagonian Steppe. En: *Large carnivores and biodiversity conservation*, editado por J. C. Ray, K. H. Redford, R. S. Steneck y J. Berger. Island Press. Washington, USA. pp 267-287.
- Nowell, K. y P. Jackson. 1996. *The wild cats: status survey and conservation action plan*. International Union for Nature Conservation-Cat Specialist Group. Gland, Switzerland. pp 382.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology* 252:373-379.
- Olivier, F. d. r. y S. Wotherspoon. 2006. Modelling habitat selection using presence-only data: Case study of a colonial hollow nesting bird, the snow petrel. *Ecological Modelling* 195 (3-4):187-204.
- Olson, D., E. Dinerstein, E. Wikramanayake, E. Burgess, G. Powell, E. Underwood, J. D'amico, I. Itoua, H. Strand, J. Morrison, C. Loucks, T. Allnutt, T. Ricketts, Y. Kura, J. Lamoreux, W. Wettengel, P. Hedao y K. Kassem. 2001a. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *Bioscience* 51:933.
- Olson, D. M. y E. Dinerstein. 2002. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:125-126.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao y K. R. Kassem. 2001b. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *Bioscience* 51:933-938.

- Orme, C. D., R. G. RG Davies, M. Burgess, F. Eigenbrod, N. Pickup, V. A. Olson, A. J. Webster, T. S. Ding, P. C. Rasmussen, R. S. Ridgely, A. J. Stattersfield, P. M. Bennett, T. M. Blackburn, K. J. Gaston y I. P. Owens. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436:1016-1019.
- Ortega-Huerta, M. A. y K. E. Medley. 1999. Landscape analysis of jaguar (*Panthera onca*) habitat using sighting records in the Sierra de Tamaulipas, Mexico. *Environmental Conservation* 26 (04):257-269.
- Palomares, F., J. A. Godoy, A. Piriz, S. J. O'Brien y W. E. Johnson. 2002. Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: Design and feasibility for the Iberian lynx. *Molecular Ecology* 11:2171-2182.
- Parera, A. 2002. *Los Mamíferos de la Argentina y la Región Austral de Sudamérica*. El Ateneo. Buenos Aires. pp
- Patterson, B. D., G. Ceballos, W. Sechrest, M. F. Tognelli, T. Brooks, L. Luna, P. Ortega, I. Salazar y B. E. Young. 2005. *Digital distribution maps of the mammals of the Western Hemisphere, version 2.0*. NatureServe, Arlington, Virginia, USA. Actualizado 2005. Fecha de acceso 10 Feb 2009. Disponible en <http://www.natureserve.org/infonatura/>.
- Paul, W. J. y P. S. Gibson. 2005. *Wolves* [Internet]. Distance education and wildlife damage management at the University of Nebraska. Actualizado 2005. Fecha de acceso 8 Ago 2008. Disponible en <http://icwdm.org/handbook/carnivor/Wolves.asp>.
- Paviolo, A. 2002. Abundancia de presas potenciales de yaguareté (*Panthera onca*) en áreas protegidas y no protegidas de la Selva Paranaense, Argentina. BA Thesis, Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (APN), Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba. pp 34.
- Paviolo, A. en preparación. Abundancia de yaguareté en la Selva Paranaense: su relación con la abundancia de presas, presión de caza y coexistencia con el puma. PhD Thesis, Universidad nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. pp
- Paviolo, A., C. De Angelo, Y. Di Blanco, I. Agostini, E. Pizzio, R. Melzew, C. Ferrari, L. Palacio y M. Di Bitetti. en prensa. Efecto de la caza y el nivel de protección en la abundancia de los grandes mamíferos del Bosque Atlántico de Misiones. En: *Contribuciones para la conservación y manejo en el Parque Nacional Iguazú*, editado por B. Carpinetti y M. Garciarena. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. pp
- Paviolo, A., C. De Angelo, Y. Di Blanco y M. Di Bitetti. 2008. Jaguar population decline in the Upper Paraná Atlantic Forest of Argentina and Brazil. *Oryx* 42 (4):554–561. doi:10.1017/S0030605308000641.
- Paviolo, A., C. De Angelo, Y. Di Blanco, C. Ferrari, M. S. Di Bitetti, C. B. Kasper, F. Mazim, J. B. G. Soares y T. Gomez de Oliveira. 2006a. The need of transboundary efforts to preserve the southernmost jaguar population in the world. *Cat News* 45:12-14.
- Paviolo, A., Y. Di Blanco, C. De Angelo y M. Di Bitetti. 2009. Protection affects puma abundance and activity patterns in the Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy* 90 (4):en prensa.
- Paviolo, A., Y. Di Blanco, D. Varela, C. De Angelo y M. Di Bitetti. 2006b. *Regional Assessment of the Status of Lowland Tapirs (Tapirus terrestris) in the Upper Paraná Atlantic Forest Ecoregion*. En *3rd International Tapir Symposium*. TSG / SSC – IUCN. Buenos Aires, Argentina. pp 44.
- Pearce, J. L. y M. S. Boyce. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43 (3):405-412.
- Pengue, W. 2005. *Agricultura industrial y transnacionalización en América Latina : ¿La transgénesis de un continente?* PNUMA-UNEP - GEPAMA. Ciudad de México, México. pp 220.
- Perovic, P. 2002a. Conservación del jaguar en el Noroeste de Argentina. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 465-475.

- Perovic, P. 2002b. Ecología de la comunidad de félidos en las selvas nubladas del Noroeste Argentino. PhD Thesis, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. pp 146.
- Perovic, P. y M. Herran. 1998. Distribución del jaguar (*Panthera onca*) en las provincias de Jujuy y Salta, Noroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 5 (1):47-52.
- Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3:59-72.
- Phillips, J. Steven, Dudik y Miroslav. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31 (2):161-175.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190 (3-4):231-259.
- Phillips, S. J., M. Dudik y R. E. Schapire. 2004. *A maximum entropy approach to species distribution modeling*. En *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning*. ACM. Banff, Alberta, Canada. pp
- Pimm, S. L. 2008. Biodiversity: climate change or habitat loss — which will kill more species? *Current Biology* 18:117-119.
- Pimm, S. L. y P. Raven. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403:843-845.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman y T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269:347-350.
- Placci, G., S. I. Arditi y L. E. Cioteck. 1994. Productividad de hojas, flores y frutos en el Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Yvyrareta* 5:49-56.
- Polisar, J. 2002. Componentes de la base de presas de jaguar y puma en Piñeiro, Venezuela. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. Medellín, A., C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico. pp 151-182.
- Polisar, J., I. Maxit, D. Scognamillo, L. Farrell, M. E. Sunquist y J. F. Eisenberg. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation* 109:297-310.
- Potvin, M. J., T. D. Drummer, J. A. Vucetich, D. E. Beyer Jr, R. O. Peterson y J. H. Hammill. 2005. Monitoring and habitat analysis for wolves in upper Michigan. *Journal of Wildlife Management* 69:1660-1669.
- Poulsen, M. K. y K. Luanglath. 2005. Projects come, projects go: Lessons from participatory monitoring in southern Laos. *Biodiversity and Conservation* 14:2591-2610.
- Praca, E. y A. Gannier. 2008. Ecological niches of three teuthophageous odontocetes in the northwestern Mediterranean Sea. *Ocean Science* 4 (1):49-59.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349-361.
- Purvis, A., J. L. Gittleman, G. Cowlishaw y G. M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London* 267:1947-1952.
- Rabinowitz, A. y B. G. Nottingham Jr. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* 210:149-159.
- Reid, F. 2006. *Peterson field guide to mammals of North America*. 4 ed. Houghton Mifflin. New York, USA. pp 608.
- Reutter, B. A., V. Helfer, A. H. Hirzel y P. Vogel. 2003. Modelling habitat-suitability on the base of museum collections: an example with three sympatric *Apodemus* species from the Alps. *Journal of Biogeography* 30:581-590.
- Revilla, E., T. Wiegand, F. Palomares, P. Ferreras y M. Delibes. 2004. Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. *The American naturalist* 164 (5):130-153.



- Ribeiro, M. C., J. P. Metzger, A. C. Martensen, F. J. Ponzoni y M. M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142 (6):1141-1153.
- Riordan, P. 1998. Unsupervised recognition of individual tigers and snow leopards from their footprints. *Animal Conservation* 1:253-262.
- Ripple, W. y R. Beschta. 2006. Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation* 133 (4):397-408.
- Ripple, W. y R. Beschta. 2008. Trophic cascades involving cougar, mule deer, and black oaks in Yosemite National Park. *Biological Conservation* 141 (5):1249-1256.
- Romo, H., E. García-Barros y J. M. Lobo. 2006. Identifying recorder-induced geographic bias in an Iberian butterfly database. *Ecography* 29:873-885.
- Royle, J. A. y J. D. Nichols. 2003. Estimating abundance from repeated presence absence data or point counts. *Ecology* 84 (3):777-790.
- Rudel, T. K., O. T. Coomes, E. Moran, F. Achard, A. Angelsen, J. Xu y E. Lambin. 2005. The forest transition: towards a global understanding of land cover change. *Global Environmental Change* 15:23-31.
- Salom-Perez, R., E. Carrillo, J. C. Saenz y J. M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx* 41 (1):51-56.
- Sanderson, E. W., C. L. B. Chetkiewicz, R. A. Medellín, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson y A. B. Taber. 2002a. Un análisis geográfico del estado de conservación y distribución de los jaguares a través de su área de distribución. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 551-600.
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy, K. H. Redford, A. V. Wannebo y G. Woolmer. 2002b. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52 (10):891-904.
- Sanderson, E. W., K. H. Redford, C. L. B. Chetkiewicz, R. A. Medellín, A. R. Rabinowitz, J. G. Robinson y A. B. Taber. 2002c. Planning to save a species: The jaguar as a model. *Conservation Biology* 16:58-72.
- Santos, X., J. C. Brito, N. Sillero, J. M. Pleguezuelos, G. A. Llorente, S. Fahdd y X. Paredadae. 2006. Inferring habitat-suitability areas with ecological modelling techniques and GIS: A contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei*. *Biological Conservation* 130 (3):416-425.
- Sattler, T., F. Bontadina, A. H. Hirzel y R. Arlettaz. 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.
- Scognamillo, D., I. E. Maxit, M. Sunquist y J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology* 259:269-279.
- Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand, F. Knauer, P. Kaczensky, U. Breitenmoser, L. Bufka, J. Cerveny, P. Koubek, T. Huber, C. Stanisa y L. Trepl. 2002a. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* 39:189-203.
- Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand, F. Knauer, P. Kaczensky y L. Trepl. 2002b. Rule-based assessment of suitable habitat and patch connectivity for the Eurasian lynx. *Ecological Applications* 12:1469-1483.
- Schaller, G. B. y P. G. Crawshaw Jr. 1980. Movement pattern of jaguar. *Biotropica* 12 (3):161-168.
- Schiaffino, K., ed. en preparación. *Plan de acción para la conservación de la población de yaguararé (Panthera onca) del Corredor Verde de Misiones y Brasil*. Administración de Parques Nacionales; Fundación Vida Silvestre Argentina; Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico; Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo de Misiones; Red Yaguararé; Reserva Brasil; Fundación de Historia Natural Felix de Azara; Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Puerto Iguazú, Argentina. pp

- Schiaffino, K., L. Malmierca y P. Perovic. 2002. Depredación de cerdos domésticos por jaguar en un área rural vecina a un Parque Nacional en el noreste de Argentina. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 251-264.
- Seymour, K. L. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian Species* 340:1-9.
- Sharma, S., Y. Jhala y V. B. Sawarkar. 2003. Gender discrimination of tigers by using their pugmarks. *Wildlife Society Bulletin* 31:258-264.
- Sharma, S., Y. Jhala y V. B. Sawarkar. 2005. Identification of individual tigers (*Panthera tigris*) from their pugmarks. *Journal of Zoology* 267:11-18.
- Shaw, H. G., P. Beier, M. Culver y M. M. Grigione. 2007. *Puma field guide*. The Cougar Network. Arizona, USA. pp 111.
- Silveira, L. 2004. Ecología comparada e conservacao da onca-pintada (*Panthera onca*) e onca-parda (*Puma concolor*) no Cerrado e Pantanal. PhD Thesis, Universidade de Brasilia, Brasilia, Brasil. pp 240.
- Silver, S. C., L. E. T. Ostro, L. K. Marsh, L. Maffei, A. J. Noss, M. J. Kelly, R. B. Wallace, H. Gomez y G. Ayala. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38:148-154.
- Sloan, S. 2007. Fewer people may not mean more forest for Latin American forest frontiers. *Biotropica* 39 (4):443-446.
- Sloan, S. 2008. Reforestation amidst deforestation: simultaneity and succession. *Global Environmental Change* 18 (3):425-441.
- Smallwood, K. S. y E. L. Fitzhugh. 1989. Differentiating mountain lion and dog tracks. En: *Proc. of Mountain Lion Workshop, 3rd*, editado por R. H. Smith. The Wildlife Society and Arizona Game and Fish Department. Prescott, Arizona, USA. pp 15-18.
- Smallwood, K. S. y E. L. Fitzhugh. 1993. A rigorous technique for identifying individual mountain lions *Felis concolor* by their tracks. *Biological Conservation* 65:51-59.
- Smallwood, K. S. y E. L. Fitzhugh. 1995. A track count for estimating mountain lion *Felis concolor californica* population trend. *Biological Conservation* 71:251-259.
- Smith, D. A., K. Ralls, B. L. Cypher y J. E. Maldonado. 2005. Assessment of scat-detection dog surveys to determine kit fox distribution. *Wildlife Society Bulletin* 33:897-904.
- Smith, D. A., K. Ralls, B. Davenport, B. Adams y J. E. Maldonado. 2001. Canine assistants for conservationists. *Science* 291:435.
- Smith, D. A., K. Ralls, A. Hurt, B. Adams, M. Parker, B. Davenport, M. C. Smith y J. E. Maldonado. 2003. Detection and accuracy rates of dogs trained to find scats of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Animal Conservation* 6:339-346.
- Soares, C. y J. Brito. 2007. Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity and Conservation* 16:1087-1102.
- Soberon, J. 2007. Grinnellian and eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123.
- Soberon, J. y T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Soisalo, M. K. y S. M. C. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* 129:487-496.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3 ed. W. H. Freeman and Company. New York, USA. pp 887.

- Somma, D. J. 2006. Interrelated modeling of land use and habitat for the design of an ecological corridor: A case study in the Yungas, Argentina. PhD Thesis, Wageningen University (The Netherlands) and Universidad de Buenos Aires (Argentina), Wageningen, The Netherlands. pp 179.
- Song, C., C. E. Woodcock, K. C. Seto, M. P. Lenney y S. A. Macomber. 2001. Classification and change detection using Landsat TM data: when and how to correct atmospheric effects? *Remote Sensing of Environment* 75 (2):230-244.
- SOS Mata Atlántica e INPE. 2008. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2000-2005*. Fundação SOS Mata Atlântica - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. São Paulo, Brasil. Disponible en <http://mapas.sosma.org.br/> (Fecha de acceso 15 Mar 2009).
- Spong, G. y S. Creel. 2004. Effects of kinship on territorial conflicts among groups of lions, *Panthera leo*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:325-331.
- Spong, G., M. Johansson y M. Bjorklund. 2000. High genetic variation in leopards indicates large and long-term stable effective population size. *Molecular Ecology* 9:1773-1782.
- SPSS. 2001. SPSS for Windows Rel. 11.0.1.2001. SPSS Inc., Chicago
- SPSS. 2008. SPSS 14.0 Statistical Algorithms. SPSS Inc. Disponible en <http://support.spss.com/ProductsExt/SPSS/Documentation/Statistics/algorithms/index.html> (Fecha de acceso 23 Ago 2008).
- Stander, P. E. 1998. Spoor counts as indices of large carnivore populations: The relationship between spoor frequency, sampling effort and true density. *Journal of Applied Ecology* 35:378-385.
- Stander, P. E., I. Ghau, D. Tsisaba, I. Oma y I. IUi. 1997. Tracking and the interpretation of spoor: a scientifically sound method in ecology. *Journal of Zoology* 242:329-341.
- Stattersfield, A. J., C. M.J., A. J. Long y D. C. Wege. 1998. *Endemic Bird Areas of the World: Priorities for Biodiversity Conservation*. Birdlife International. Cambridge. pp 486.
- Steinmetz, R. y D. L. Garshelis. 2008. Distinguishing Asiatic black bears and sun bears by claw marks on climbed trees. *Journal of Wildlife Management* 72 (3):814-821.
- Stockburger, D. W. 1998. *Multivariate statistics: concepts, models and applications*. The Psychology Department at Missouri State University. Springfield, MO. Disponible en <http://www.psychstat.missouristate.edu/multibook/mlt00.htm> (Fecha de acceso 26 Ago 08).
- Stockwell, D. y D. P. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13 (2):143-158.
- Storch, D. y K. J. Gaston. 2004. Untangling ecological complexity on different scales of space and time. *Basic and Applied Ecology* 5 (5):389-400.
- Sunquist, M. y F. Sunquist. 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago Press. Chicago, USA. pp 452.
- Sweaner, L. L., K. A. Logan y M. G. Hornocker. 2000. Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. *Conservation Biology* 14:798-808.
- Swihart, R. K., T. M. Gehring, M. B. Kolozsvary y T. E. Nupp. 2003. Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity & Distributions* 9 (1):1-18.
- Tabanez, A. A. J. y V. M. Viana. 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic Forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32 (4b):925-933.
- Taber, A. B., S. Chalukian, K. Minkowski, E. W. Sanderson, M. Altrichter, M. Antúnez, G. Ayala, H. Beck, R. E. Bodmer, J. L. Cartes, C. Gomez, H. Gómez, B. de Thoisy, L. Emmons, N. Estrada, L. Flamarion de Oliveira, J. Fragoso, R. Garcia, I. Goldstein, H. Gómez, A. Keuroghlian, K. Ledesma, L. Lizárraga, D. Lizcano, C. Lozano, P. Medici, O. Montenegro, E. A. Moraes, N. Neris, A. Noss, J. A. Palacio Vieira, A. Paviolo, P. Perovic, R. Reyna-Hurtado, J. Radachowsky, J. Rodriguez Oriz, D. Rumiz, L. Salas, A. Sarmiento Dueñas, J.

- Sarria Perea, K. Schiaffino, M. W. Tobler, V. Utreras, D. Varela, E. Ventincinque, R. Wallace y G. A. Zapata Rios. 2006. *Range-Wide Status Analysis of Lowland Tapir (Tapirus terrestris) and White-lipped Peccaries (Tayassu pecari): Preliminary results for lowland tapirs and conservation implications*. En *3rd International Tapir Symposium*. TSG / SSC – IUCN. Buenos Aires, Argentina. pp 44.
- Taber, A. B., C. L. Chetkiewicz, R. A. Medellín, A. Rabinowitz y K. H. Redford. 2002. La conservación del jaguar en el nuevo milenio. En: *El jaguar en el nuevo milenio*, editado por R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber. Editorial Ediciones Científicas Universitarias. Mexico, D.F. pp 629-640.
- Terborgh, J., L. Lopez, P. Nuñez, M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanio, G. H. Adler, T. D. Lambert y L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- The Global Land Cover Facility. 2006. *Forest cover change in Paraguay, version 1.0, 1990-2000*. University of Maryland Institute for Advanced Computer Studies. College Park, Maryland, USA. Actualizado 2006. Fecha de acceso 18 Feb 2009. Disponible en <http://glcf.umiacs.umd.edu/data/paraguay/index.shtml>.
- Thomas, C. D. y W. E. Kunin. 1999. The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology* 68:647-657.
- Thompson, D. J., D. M. Fecske, J. A. Jenks y A. R. Jarding. 2009. Food habits of recolonizing cougars in the Dakotas: prey obtained from prairie and agricultural habitats. *The American Midland Naturalist* 161 (1):69-75. doi:10.1674/0003-0031-161.1.69.
- Tilman, D., R. M. May, C. L. Lehman y M. A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65-66.
- Titeux, N. 2006. Modelling species distribution when habitat occupancy departs from suitability: Application to birds in a landscape context. PhD Thesis, Université Catholique de Louvain, Louvain, Belgique. pp 256.
- Titeux, N., M. Dufrene, J. Radoux, A. H. Hirzel y P. Defourny. 2007. Fitness-related parameters improve presence-only distribution modelling for conservation practice: The case of the red-backed shrike. *Biological Conservation* 138 (1-2):207-223.
- Tórres, N. M., P. De Marco Jr., J. A. F. Diniz Filho y L. Silveira. 2008. Jaguar distribution in Brazil: past, present and future. *Cat News* (Special Issue 4):4-8.
- Traill, L. W. y R. C. Bigalke. 2007. A presence-only habitat suitability model for large grazing African ungulates and its utility for wildlife management. *African Journal of Ecology* 45:347-354.
- Treves, A. y K. U. Karanth. 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management world wide. *Conservation Biology* 17 (6):1491-1499.
- Turner, M. G. 2005. Landscape ecology in North America: past, present, and future. *Ecology* 86 (8):1967-1974.
- UMSEF. 2008. *Pérdida de bosque nativo en el período 1998-2006 en la región Selva Misionera: superficie deforestada, destino de las áreas y características dasométricas de los bosques sustituidos*. Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal, Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina. pp 16.
- Van Dyke, F. G., R. H. Brocke y H. G. Shaw. 1986. Use of road track counts as indices of mountain lion presence. *Journal of Wildlife Management* 50:102-109.
- VanDerWal, J., L. Shoo, C. Graham y S. Williams. 2009. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: How far should you stray from what you know? *Ecological Modelling* 220 (4):589-594.
- Vieira, M. V., N. Olifiers, A. C. Delciellos, V. Z. Antunes, L. R. Bernardo, C. E. V. Grelle y R. Cerqueira. 2009. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation* 142 (6):1191-1200.
- Villalba, R. y A. Yanosky. 2000. *Guía de huellas y señales: fauna paraguaya*. Fundación Moisés Bertoni - Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID). Asunción, Paraguay. pp 112.

- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277 (5325):494-499. doi:10.1126/science.277.5325.494.
- Weber, W. y A. Rabinowitz. 1996. A global perspective on large carnivore conservation. *Conservation Biology* 10:1046-1055.
- Wemmer, C., T. H. Kunz, G. Lundie-Jenkins y W. J. McShea. 1996. Mammalian sign. En: *Measuring and Monitoring Biological Diversity - Standard Methods for Mammals*, editado por D. E. Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA. pp 157-176.
- White, P. C. L., N. V. Jennings, A. R. Renwick y N. H. L. Barker. 2005. Questionnaires in ecology: a review of past use and recommendations for best practice. *Journal of Applied Ecology* 42 (3):421-430.
- Wiegand, T., V. Grimm, F. Jeltsch y I. Hanski. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: A key for reconciling ecological theory and application. *Oikos* 100:209-222.
- Wiegand, T. y K. A. Moloney. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104:209-229.
- Wiegand, T., J. Naves, M. F. Garbulsky y N. Fernandez. 2008. Animal habitat quality and ecosystem functioning: Exploring seasonal patterns using NDVI. *Ecological Monographs* 78 (1):87-103.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397.
- Wikramanayake, E., E. Dinertin, J. Robinson, K. Karanth, A. Rabinowitz, D. Olson, T. Mathew, P. Hedao, M. Connor, G. Hemley y D. Bolze. 1999. Where can tigers live in the future?: A framework for identifying high-priority areas for the conservation of tigers in the wild. En: *Ridding the Tiger: Tiger Conservation in Human-Dominated Landscapes*, editado por J. Seidensticker, S. Christie y P. Jackson. Cambridge University Press. Cambridge. pp 71-99.
- Wikramanayake, E., M. McKnight, E. Dinerstein, A. Joshi, B. Gurung y D. Smith. 2004. Designing a conservation landscape for tigers in human-dominated environments. *Conservation Biology* 18:839-844.
- Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds. 1996. *Measuring and Monitoring Biological Diversity - Standard Methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. pp 409.
- Wilting, A., F. Fischer, S. Abu Bakar y K. E. Linsenmair. 2006. Clouded leopards, the secretive top-carnivore of South-East Asian rainforests: their distribution, status and conservation needs in Sabah, Malaysia. *BMC Ecology* 6 (1):16.
- Woodroffe, R. 2000. Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation* 3 (2):165-173.
- Woodroffe, R. y J. R. Ginsberg. 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280 (5372):2126-2128. doi:10.1126/science.280.5372.2126.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70 (1):164-168.
- Wright, S. J. y H. C. Muller-Landau. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38:287-301.
- WWF. 2001. *WWF's Global 200*. World Wildlife Fund. Actualizado 2000. Fecha de acceso 03 Ago 2008. Disponible en <http://www.worldwildlife.org/science/ecoregions/global200.html>.
- Wydeven, A., A. Sabor, R. Schultz, R. Megown, S. Boles y E. Wiedenhoef. 2004. *Guidelines for Carnivore Tracking During Winter in Wisconsin*. Wisconsin's Volunteer Carnivore Tracking Program, Wisconsin Department of Natural Resources. Wisconsin, USA. Disponible en <http://www.dnr.state.wi.us/org/land/er/mammals/volunteer/> (Fecha de acceso 17 Jul 2008).
- Zalewski, A. 1999. Identifying sex and individuals of pine marten using snow track measurements. *Wildlife Society Bulletin* 27:28-31.
- Zaniewski, E., A. Lehmann y J. Overton. 2002. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling* 157 (2-3):261-280.

- Zeller, K. 2007. Jaguars in the New Millennium data set update: The state of the jaguar in 2006. Wildlife Conservation Society's Jaguar Conservation Program. Takoma Park, MD, USA. Disponible en <http://savethejaguar.com/jag-index/jag-conservation/jag-conservationmillennium?preview=&psid=&ph=class%2525252525253dawc-148772/2> (Fecha de acceso 26 Feb 2009).
- Zielinski, W. J., C. Carroll y J. R. Dunk. 2006. Using landscape suitability models to reconcile conservation planning for two key forest predators. *Biological Conservation* 133:409-430.
- Zielinski, W. J. y R. L. Truex. 1995. Distinguishing tracks of closely-related species: marten and fisher. *Journal of Wildlife Management* 59:571-579.
- Zimmermann, A., M. J. Walpole y N. Leader Williams. 2005. Cattle ranchers' attitudes to conflicts with jaguar *Panthera onca* in the Pantanal of Brazil. *Oryx* 39:406-412.
- Zuercher, G. L. 2001. The ecological role of the bush dog, *Speothos venaticus*, as part of the mammalian predator community in the Interior Atlantic Forest of Paraguay. PhD Thesis, Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA. pp 131.
- Zuercher, G. L., P. S. Gipson y K. Hill. 2001. A predator-habitat assessment for Felids in the Inland Atlantic Forest of Eastern Paraguay: a preliminary analysis. *Endangered Species Update* 18 (4):115-119.
- Zuercher, G. L., P. S. Gipson y G. C. Stewart. 2003. Identification of carnivore feces by local peoples and molecular analyses. *Wildlife Society Bulletin* 31 (4):961-970.
- Zurita, G. A. y M. I. Bellocq. 2007. Pérdida y fragmentación de la Selva Paranaense: efectos sobre las aves rapaces diurnas. *Hornero* 22 (2):141-147.
- Zurita, G. A., N. Rey, D. M. Varela, M. Villagra y M. I. Bellocq. 2006. Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management* 235:164-173.

## Capítulo IX. Apéndices

### 9.1. Tablas de los apéndices

**Tabla 9.1.** Listado y características de las imágenes satelitales utilizadas para el análisis de las características e historia del paisaje (Capítulo II). Se considera uso parcial si se utilizó menos del 75% de la imagen original.

Número	Satélite	Fecha	Row/Path	Uso
1	Landsat 1	19/10/1972	239/75	Parcial
2	Landsat 1	19/10/1972	239/76	Total
3	Landsat 1	19/10/1972	239/77	Total
4	Landsat 1	12/03/1973	239/78	Total
5	Landsat 1	30/01/1974	239/79	Total
6	Landsat 1	20/10/1977	239/79	Parcial
7	Landsat 1	29/06/1973	240/75	Parcial
8	Landsat 1	23/02/1973	240/76	Total
9	Landsat 1	29/06/1973	240/77	Total
10	Landsat 1	07/07/1975	240/77	Parcial
11	Landsat 1	23/02/1973	240/78	Total
12	Landsat 1	23/02/1973	240/79	Total
13	Landsat 1	23/10/1975	240/80	Parcial
14	Landsat 1	21/11/1973	241/76	Total
15	Landsat 1	15/09/1972	241/77	Total
16	Landsat 1	19/01/1980	241/77	Parcial
17	Landsat 1	05/08/1973	241/78	Parcial
18	Landsat 1	17/12/1975	241/78	Parcial
19	Landsat 1	21/06/1975	242/76	Parcial
20	Landsat 1	15/03/1973	242/77	Parcial
21	Landsat 5	08/09/1988	223/75	Parcial
22	Landsat 5	08/09/1988	223/76	Total
23	Landsat 5	23/08/1988	223/77	Total
24	Landsat 5	06/09/1987	223/78	Total
25	Landsat 5	21/08/1987	223/78	Parcial
26	Landsat 5	23/08/1988	223/79	Total
27	Landsat 5	14/08/1988	224/75	Parcial
28	Landsat 5	30/08/1988	224/76	Total
29	Landsat 5	02/09/1989	224/77	Total
30	Landsat 5	15/09/1988	224/78	Total
31	Landsat 5	18/09/1989	224/79	Total

**Tabla 9.1.** Continuación de la página anterior

Número	Satélite	Fecha	Row/Path	Uso
32	Landsat 5	06/09/1988	225/76	Total
33	Landsat 5	06/09/1988	225/77	Total
34	Landsat 5	20/07/1988	225/78	Parcial
35	Landsat 5	29/09/1988	226/76	Parcial
36	Landsat 5	22/08/2005	223/75	Parcial
37	Landsat 5	13/04/2004	223/76	Total
38	Landsat 5	06/10/2004	223/77	Total
39	Landsat 5	06/10/2004	223/78	Total
40	Landsat 5	01/08/2003	223/79	Total
41	Landsat 5	25/07/2004	224/75	Parcial
42	Landsat 5	13/08/2005	224/76	Total
43	Landsat 5	29/10/2004	224/77	Total
44	Landsat 5	13/08/2005	224/78	Total
45	Landsat 5	29/10/2004	224/79	Total
46	Landsat 5	04/10/2004	225/76	Total
47	Landsat 5	04/10/2001	225/77	Total
48	Landsat 5	04/10/2004	225/78	Parcial
49	Landsat 5	01/08/2007	226/76	Parcial

**Tabla 9.2.** Precisión estimada para las distintas clases de la clasificación de usos de la tierra del año 2004, utilizando como control áreas homogéneas (círculos de 1 km<sup>2</sup>) en imágenes Quickbird de alta resolución de GoogleEarth ( $n = 790$ ).

		Control						
		<i>Agua</i>	<i>Bosque</i>	<i>Agricultura intensiva</i>	<i>Agricultura a pequeña escala</i>	<i>Pasturas</i>	<i>Plantaciones</i>	<i>Urbano</i>
Clasificación de usos 2004	<i>Agua</i>	50	1	-	-	-	-	-
	<i>Bosque</i>	-	105	-	9	6	4	-
	<i>Agr. intensiva</i>	-	-	129	4	13	1	1
	<i>Agricultura a pequeña escala</i>	-	3	25	133	33	2	4
	<i>Pasturas</i>	-	1	7	2	118	2	-
	<i>Plantaciones</i>	-	-	2	-	-	67	-
	<i>Urbano</i>	-	-	5	-	-	-	63
	<b>Total general</b>	<b>50</b>	<b>110</b>	<b>168</b>	<b>148</b>	<b>170</b>	<b>76</b>	<b>68</b>
<b>Porcentaje</b>	<b>100%</b>	<b>95%</b>	<b>77%</b>	<b>90%</b>	<b>69%</b>	<b>88%</b>	<b>93%</b>	
<b>Promedio</b>				<b>87%</b>				



**Tabla 9.3.** Listado de áreas protegidas incluidas en los análisis del Capítulo III y su categorización respectiva para las variables usadas en los Capítulos V (“*anp*”) y VI (“*anp\_cat*”).

Área protegida	Superficie aprox. (km <sup>2</sup> )	Año de creación	País	Categorización	
				<i>anp</i>	<i>anp_cat</i>
Área Exp. Guaraní	52,20	1975	Argentina	60	2
Mon. Nat. Isla Palacios	1,68	1996	Argentina	40	1
Pais. Prot. A. Giai	0,02	1997	Argentina	20	1
Pque. Mun. L.H. Rolón	0,13	1996	Argentina	20	1
Pque. Mun. Lote C	0,95	1995	Argentina	20	1
Pque. Mun. P. los Indios	0,21	s/d	Argentina	10	0
Pque. Nac. Iguazú	481,87	1934	Argentina	100	2
Pque. Prov. Pto. Península	69,32	2004	Argentina	60	2
Pque. Prov. Caa Jarí	50,07	2006	Argentina	60	2
Pque. Prov. Cruce Caballero	5,38	1991	Argentina	60	2
Pque. Prov. de la Araucaria	0,92	1991	Argentina	60	2
Pque. Prov. de la Sierra	10,84	1996	Argentina	60	2
Pque. Prov. del Teyu Cuaré	0,81	1991	Argentina	60	2
Pque. Prov. Esmeralda	313,68	1997	Argentina	60	2
Pque. Prov. Esperanza	6,71	1991	Argentina	40	1
Pque. Prov. Fachinal	0,51	1996	Argentina	40	1
Pque. Prov. H. Foerster	41,69	1996	Argentina	60	2
Pque. Prov. Ing. Ag. Cametti	1,09	2001	Argentina	40	1
Pque. Prov. Isla Caraguataí	0,82	1991	Argentina	60	2
Pque. Prov. Moconá	9,86	1991	Argentina	60	2
Pque. Prov. Piñalito	37,98	1997	Argentina	60	2
Pque. Prov. Profundidad	0,52	1991	Argentina	40	1
Pque. Prov. S. Welcz	2,56	2007	Argentina	60	2
Pque. Prov. Salto Encantado	9,18	1991	Argentina	60	2
Pque. Prov. Urugua-í	852,41	1988	Argentina	60	2
Pque. Prov. Uruzú	25,51	2004	Argentina	60	2
Pque. Prov. V. del Cuna Pirú	123,67	1993	Argentina	60	2
Pque. Prov. Yacui	4,02	1991	Argentina	40	1
Ref. Priv. Vida S. Lapacho Cué	1,62	1991	Argentina	40	1
Rer. V. S. Urugua-i	31,53	1999	Argentina	40	1
Res. de Biosfera Yabotí	1764,07	1993	Argentina	20	1
Res. Ecol. Mbotabí	0,13	1991	Argentina	40	1
Res. Íctica de Caraguatay	0,25	1978	Argentina	40	1
Res. Íctica de Corpus	8,82	1978	Argentina	40	1
Res. N. y C. Papel Misionero	104,73	1995	Argentina	40	1
Res. Nac. Iguazú	76,10	1971	Argentina	80	2
Res. Nat. Est. San Antonio	4,88	1990	Argentina	80	2
Res. Nat. Mun. Salto Kupper	0,85	1995	Argentina	20	1
Res. Nat. Mun. Yará	0,10	1995	Argentina	20	1
Res. Priv. "La Ponderosa"	1,99	2004	Argentina	20	1
Res. Priv. Aguará-i Mi	32,65	1988	Argentina	40	1
Res. Priv. Ing. Barney	0,50	2000	Argentina	20	1
Res. Priv. Itacuará	2,44	1989	Argentina	40	1
Res. Priv. Julián Freaza	6,02	2003	Argentina	20	1
Res. Priv. Los Paraísos	4,40	1998	Argentina	20	1
Res. Priv. Puerto San Juan	2,65	1997	Argentina	40	1

Tabla 9.3. Continuación.

Área protegida	Superficie aprox. (km <sup>2</sup> )	Año de creación	País	Categorización	
				<i>anp</i>	<i>anp_cat</i>
Res. Priv. S. M. Aguaráí Miní	0,71	1999	Argentina	40	1
Res. Priv. Santa Rosa	4,21	1999	Argentina	20	1
Res. Priv. Tomo	15,21	1997	Argentina	20	1
Res. Priv. UN La Plata Valle	54,61	2000	Argentina	20	1
Res. Priv. V. S Timbó Gigante	1,47	1991	Argentina	40	1
Res. Priv. V. S. Caá Porá	0,53	1990	Argentina	40	1
Res. Priv. V.S. Chachi	0,18	1990	Argentina	40	1
Res. Priv. V. S. Chancai	2,66	1991	Argentina	40	1
Res. Priv. V. S. El Yaguareté	1,29	2002	Argentina	40	1
Res. Priv. V. S. Yacutinga	5,25	1998	Argentina	40	1
Res. Priv. Yaguarundí	3,70	1999	Argentina	40	1
Res. Uso Mult. A. Orlof Salt	3,10	1997	Argentina	20	1
Res. Uso Mult. EEA C° Azul	4,00	1992	Argentina	20	1
Res. Uso Mult. EEA Victoria	4,39	1992	Argentina	20	1
Res. Uso Mult. F. Basalduá	2,50	s/d	Argentina	10	0
Est. Biol. Mico-Leao-Preto	46,52	2002	Brasil	40	1
Est. Exp. do Caiuá	15,63	1994	Brasil	20	1
Pque. Est. Ivinhema	456,67	1998	Brasil	60	2
Pque. Est. de Ampora	2,05	1956	Brasil	60	2
Pque. Est. do Turvo	140,26	1959	Brasil	60	2
Pque. Est. Morro do Diabo	351,21	1942	Brasil	80	2
Pque. Est. Rio Guarani	21,19	s/d	Brasil	40	1
Pque. Est. Rio Peixe	77,64	s/d	Brasil	40	1
Pque. Nac. de Ilha Grande	1080,81	1997	Brasil	60	2
Pque. Nac. do Iguacu	1699,72	1939	Brasil	80	2
Res. Biol. das Perobas	90,57	2006	Brasil	60	2
Mon. Cient. Moisés Bertoni	1,54	1955	Paraguay	60	2
Pque. Nac. Cerro Cora	120,68	1976	Paraguay	60	2
Pque. Nac. Ñacunday	24,46	1975	Paraguay	60	2
Pque. Nac. Sarambí	334,83	s/d	Paraguay	10	0
Pque. Nac. Ybycuí	54,93	1973	Paraguay	60	2
Pque. Nac. Caaguazú	133,23	1976	Paraguay	60	2
Refugio Biol. Pikyry	11,97	1984	Paraguay	60	2
Refugio Biol. Tatí Yupí	20,23	1984	Paraguay	60	2
Res. Biol. Carapa	26,97	1984	Paraguay	60	2
Res. Biol. Itabó	136,33	1984	Paraguay	60	2
Res. Biol. Limoy	136,36	1984	Paraguay	60	2
Res. Biol. Mbaracayú	13,96	1991	Paraguay	60	2
Res. Ecol. Cerro Guasú	223,05	s/d	Paraguay	10	0
Res. N. Rec. Man. San Rafael	696,77	1992	Paraguay	40	1
Res. Nac. Kuriy	20,04	1993	Paraguay	60	2
Res. Nat. Bosque Mbaracayú	651,34	1991	Paraguay	80	2
Res. Nat. Capiibary	37,59	s/d	Paraguay	10	0
Res. Nat. Priv. Itabó	72,95	1994	Paraguay	40	1
Res. Nat. Priv. Morombí	318,73	2001	Paraguay	40	1
Res. Nat. Priv. Tapytá	31,91	2004	Paraguay	40	1
Res. Nat. Priv. Ypetí	61,33	2006	Paraguay	40	1
Res. Nat. Rec. M. Yvytyrusu	255,71	2001	Paraguay	40	1
Res. Priv. Arroyo Blanco	36,82	2001	Paraguay	40	1
Res. Priv. Kai Ragüe	46,91	2004	Paraguay	20	1

**Tabla 9.4.** Resumen de las dimensiones obtenidas de las huellas colectadas en el campo (Capítulo VI) e identificadas como puma y jaguar por el método descrito en el Capítulo III.

<b>Variable</b>	<b>Parámetro</b>	<b>Jaguar</b>	<b>Puma</b>
Ancho almohadilla (cm)	Media	7,19	5,46
	Desvío estándar	0,98	0,74
	Máximo	9,02	7,48
	Mínimo	5,12	3,68
	<i>n</i>	107	108
Largo almohadilla (cm)	Media	5,09	4,34
	Desvío estándar	0,57	0,59
	Máximo	6,68	6,13
	Mínimo	3,90	3,02
	<i>n</i>	79	98
Ancho total de la huella (cm)	Media	9,68	9,15
	Desvío estándar	1,21	1,48
	Máximo	12,60	13,51
	Mínimo	7,43	5,57
	<i>n</i>	79	98
Largo total de la huella (cm)	Media	9,53	8,84
	Desvío estándar	1,14	1,12
	Máximo	13,14	12,29
	Mínimo	7,14	5,59
	<i>n</i>	79	98
Área almohadilla / área huella (%; Childs 1998)	Media	37,8	30,8
	Desvío estándar	5,0	6,6
	Máximo	52,9	60,1
	Mínimo	26,4	20,7
	<i>n</i>	79	98
Distancia dedo-almohadilla (cm; dedo más alejado)	Media	1,26	1,54
	Desvío estándar	0,49	0,49
	Máximo	2,45	2,82
	Mínimo	0,25	0,50
	<i>n</i>	77	95
Relación tercios dedos promedio (Aranda 1994)	Media	0,93	0,84
	Desvío estándar	0,04	0,04
	Máximo	1,03	0,94
	Mínimo	0,83	0,73
	<i>n</i>	66	73

**Tabla 9.5.** Comparación entre la clasificación preliminar de las huellas de campo (Capítulo IV) realizada por los coordinadores de la RMPY mediante caracteres cualitativos, con los resultados de la clasificación hecha por el análisis discriminante del Capítulo III. En azul se destacan los “aciertos” y en rojo los “errores” en la clasificación previa.

		Clasificación cualitativa previa					Total
		Jaguar	Posible jaguar	Dudoso	Posible puma	Puma	
Análisis discriminante	Jaguar	89	13	2	0	3	107
	Posible jaguar <sup>a</sup>	8	3	2	2	4	19
	Dudoso <sup>b</sup>	0	0	0	0	1	1
	Posible puma <sup>a</sup>	6	1	0	0	7	14
	Puma	14	13	0	12	68	107
	<b>Total</b>	<b>117</b>	<b>33</b>	<b>4</b>	<b>14</b>	<b>83</b>	<b>251</b>

<sup>a</sup> Huellas clasificadas con probabilidades menores al 99% pero mayores al 80%.

<sup>b</sup> Huellas clasificadas con probabilidades menores al 80%.

**Tabla 9.6.** Porcentajes de error en la clasificación preliminar cualitativa de las huellas colectadas en el campo (Capítulo IV).

	"Seguras" <sup>a</sup>	"Seguras" + posibles <sup>b</sup>
Errores al clasificar huellas de jaguar como huellas de puma	3%	7%
Errores al clasificar huellas de puma como huellas de jaguar	13%	28%
<b>Total</b>	<b>16%</b>	<b>35%</b>

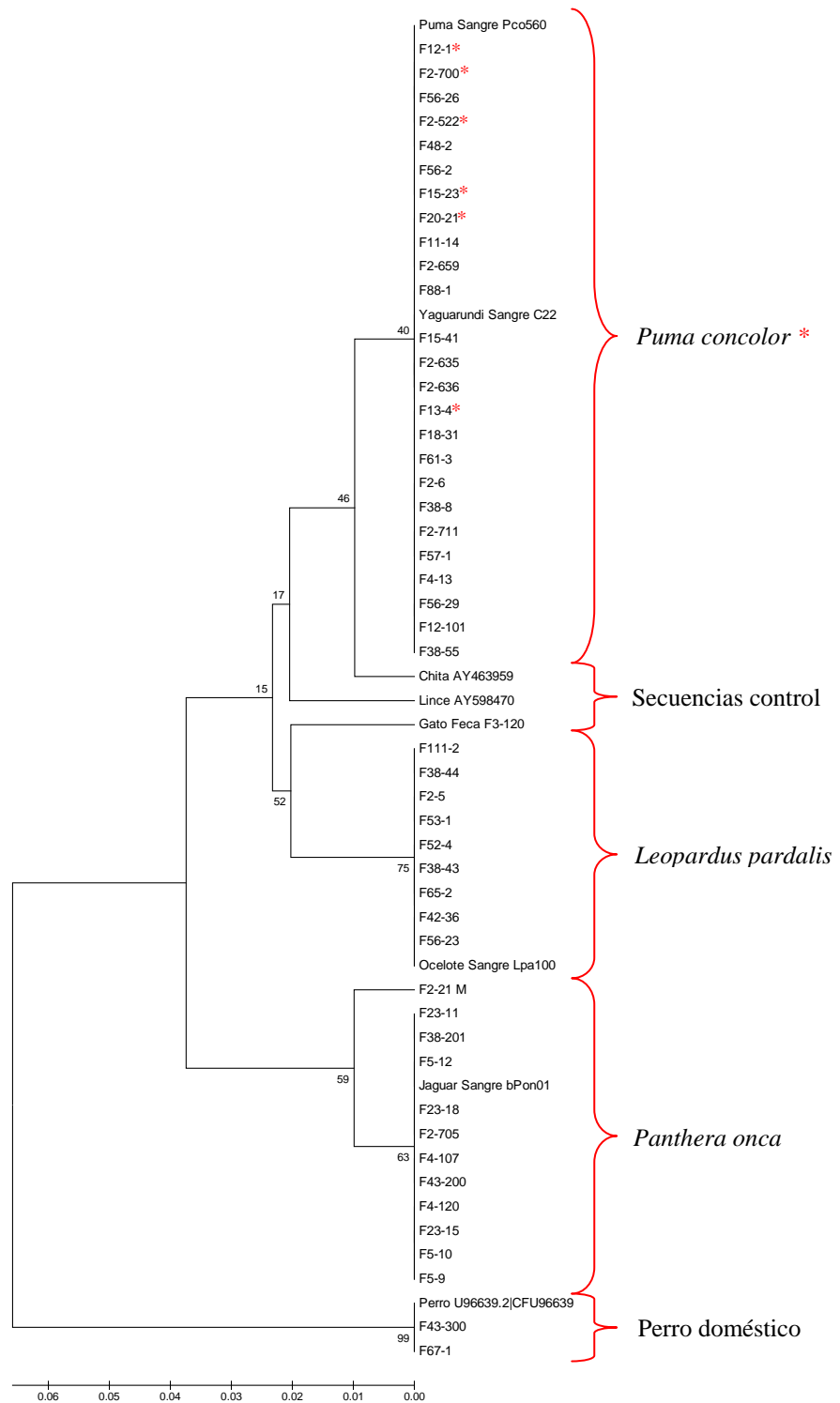
<sup>a</sup> Porcentaje de huellas que de manera preliminar fueron clasificadas con seguridad como huellas de pumas o jaguares respectivamente, y que el modelo discriminante las clasificó como la otra especie.

<sup>b</sup> Porcentaje de huellas que de manera preliminar fueron clasificadas con seguridad o como posibles huellas de pumas o jaguares respectivamente, y que el modelo discriminante las clasificó como la otra especie.

**Tabla 9.7.** Características de las subunidades de conservación propuestas para los jaguares del BAAP. Ver detalles en la Figura 6.12 y en los Anexos Digitales 9.7 y 9.8.

<b>Subunidad</b>	<b>Características</b>
<i>Corredor Verde de Argentina-Brasil (CV)</i>	Presenta dos subáreas de mayor importancia: 1) en el extremo norte los Parques Nacionales Iguazú – do Iguacu, Parque Provincial Urugua-í y áreas aledañas que conforman el área núcleo continua de mayor tamaño del BAAP (4.657 km <sup>2</sup> ); 2) hacia el sudeste, otro bloque constituido por la Reserva de Biósfera Yabotí y el Parque Estadual do Turvo (2.600 km <sup>2</sup> ). Estos dos grandes bloques y los parches menores de áreas núcleo del CV están separados por “sumideros atractivos” marginales que posiblemente aún mantengan cierto grado de conexión entre los bloques. El área núcleo más aislada se encuentra en el extremo sur (Parque Provincial Salto Encantado del Cuña Pirú y Reserva de la Universidad Nacional de La Plata), separada por más de 15 km de hábitats marginales del bloque más importantes hacia el norte.
<i>San Rafael – Caaguazú</i>	El bloque más importante en esta región lo constituye la Reserva Natural de Recursos Manejados San Rafael (587 km <sup>2</sup> ) y el Parque Nacional Caaguazú se ubica como un área satélite algo aislada hacia el norte y separada por hábitats marginales. La Reserva de Recursos Manejados Yvytyrusu aparece como un área totalmente aislada hacia el oeste y separada por “barreras” del área núcleo principal.
<i>Mbaracayú-noroeste paraguay</i>	Se definen dos grandes bloques, uno en la región central del distrito de Nueva Germania en el noroeste del BAAP paraguayo (de unos 2.660 km <sup>2</sup> ) y otro en la región de la Reserva de Biósfera Mbaracayú un poco más hacia el este (1.000 km <sup>2</sup> ). Numerosas áreas fueron categorizadas como áreas núcleo menores en los alrededores de estos bloques, muchas de ellas posiblemente conectadas por hábitats marginales, como la Reserva Privada Morombí al sur de Mbaracayú. Otras regiones probablemente se encuentren aisladas, como las Reservas biológicas de Itaipú Binacional y la Reserva Privada Itabó hacia el este. A pesar de estar aisladas, estas áreas pueden ser fundamentales para planes futuros de reconexión entre las diferentes regiones, para el cual las instituciones responsables de las represas hidroeléctricas como Itaipú Binacional tendrán un rol muy importante.
<i>Alto Paraná – Paranapanema (APP)</i>	Reúne a las áreas núcleo de la región norte del BAAP brasileño, con tres bloques principales representados por el Parque Nacional Ilha Grande al sur, el Parque Estadual Ivinhema al centro (unidas por hábitats marginales en la rivera oeste del Paraná), y el Parque Estadual do Turvo al noreste, con un mayor aislamiento de otros bloques importantes. El bloque mayor en superficie lo componen el PE Ivinhema y sus áreas aledañas (1.006 km <sup>2</sup> ). Bloques más pequeños se encuentran hacia el norte, al este y oeste del embalse de la represa de Porto Primavera. Hacia el sudeste se encuentra un área totalmente aislada por barreras en la región de la Reserva Biológica das Perobas.

## 9.2. Figuras de los apéndices



**Figura 9.1.** Agrupación por UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean, bootstrap con 1000 réplicas) de los haplotipos secuenciados para las heces colectadas (F). Se incluyen secuencias control de cada especie y grupos externos. \*Los haplotipos de puma y yaguarundí son similares y no llegan a separarse por UPGMA pero sí visualmente. Las marcas señalan las muestras con haplotipos intermedios que fueron catalogadas como puma por el tamaño de las heces (Chame 2003).

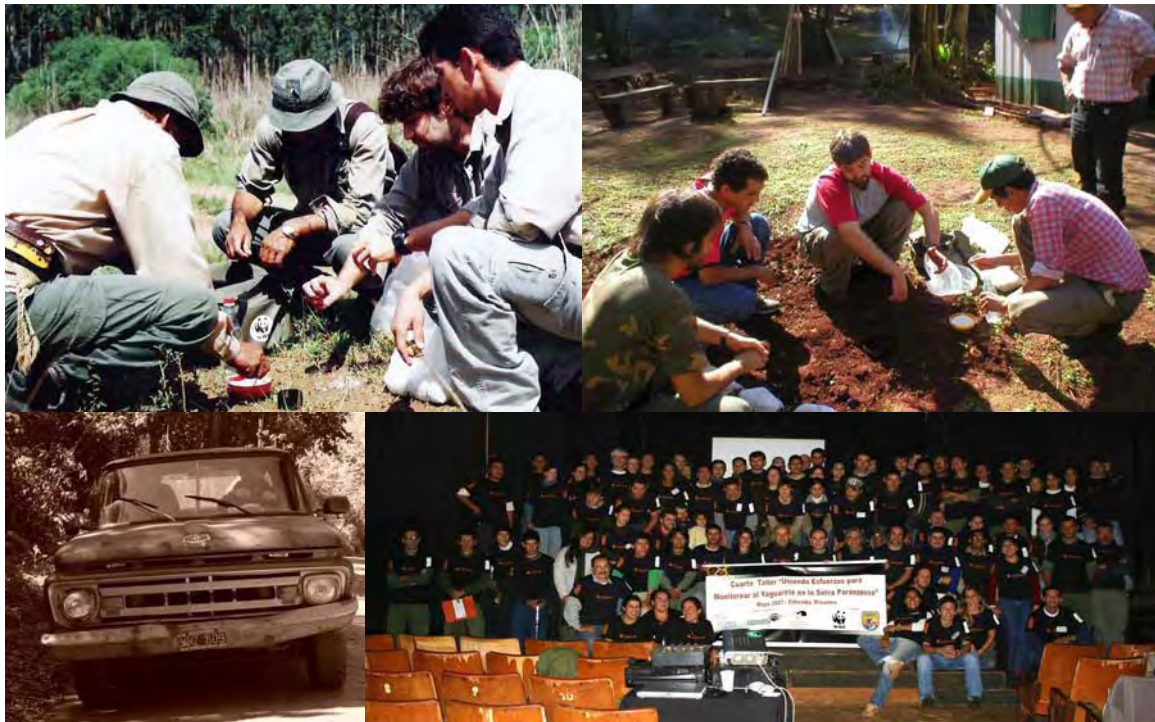


**Figura 9.2.** Imágenes de los principales usos de la tierra que dominan el pasiaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná (de izquierda a derecha): ARRIBA: Represas hidroeléctricas (Itaipú Binacional); bosque nativo (Reserva de Biósfera Yabotí); plantaciones forestales (Eldorado, Misiones); ABAJO: Agricultura intensiva (Alto Paraná, Paraguay); agricultura a pequeña escala (El Soberbio, Misiones); pasturas (Montecarlo, Misiones).



**Figura 9.3.** De izquierda a derecha: fotografía de huellas de puma en el Parque Nacional Iguazú (Misiones); fotografía de huellas de jaguar en áreas cercanas a la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (Misiones; foto: Ricardo Melzew); Carlos De Angelo y Agustín Paviolo recolectando moldes de yeso de huellas de jaguar (Reserva de Biósfera Yabotí, Misiones; foto Jessica Prada).





**Figura 9.4.** Imágenes correspondientes a las tareas de recolección de datos y monitoreo participativo. De izquierda a derecha; ARRIBA: Taller de coordinación de tareas en la Reserva Privada Tapytá (Paraguay; foto gentileza de Myriam Velázquez); taller de coordinación de tareas con “Ñandúes” de las Propiedades Forestales de Alto Paraná S.A. (Misiones); ABAJO: La “Mandioquera” fiel vehículo en el que se hicieron las campañas y el trabajo de campo; cuarto taller tri-nacional con los colaboradores de la RMPY (Eldorado, Misiones, Mayo de 2007).



**Figura 9.5.** Fotografía de puma (arriba izquierda) y jaguar (abajo izquierda) tomadas con trampas cámara en diferentes regiones de la Provincia de Misiones (fotos Agustín Paviolo, Proyecto Yaguareté). A la derecha se observa un colaborador de la RMPY buscando rastros en el Parque Nacional Iguazú.



### 9.3. Anexos digitales

**Anexo digital 9.1.** Detalle del mapa político del área de estudio, incluyendo las áreas protegidas. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

**Anexo digital 9.2.** Detalle de los mapas de coberturas de los usos de la tierra del BAAP para los tres períodos analizados (1973, 1988 y 2004). Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

**Anexo digital 9.3.** Planilla de identificación de huellas en formato Microsoft Excel. Contiene las claves de identificación y los modelos discriminantes completos para el cálculo automatizado una vez ingresadas las mediciones de las huellas. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

**Anexos digitales 9.4.a al 9.4.g.** Boletines informativos del Proyecto Yaguareté distribuidos entre los colaboradores de la RMPY entre los años 2002 al 2008. Ver archivos en formato PDF en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

**Anexos digitales 9.5.a y 9.5.b.** Mapas de aptitud de hábitat para el puma (9.5.a) y el jaguar (9.5.b) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná derivados del análisis factorial de nicho ecológico del Capítulo V. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivos en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

**Anexo digital 9.6.** Mapa de aptitud de hábitat para el jaguar en el Bosque Atlántico del Alto Paraná derivado del modelo global de los modelos lineales generalizados aplicados en el Capítulo VI. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

**Anexo digital 9.7.** Estructura del hábitat marginal para el jaguar en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

**Anexo digital 9.8.** Estructura de las áreas núcleo para el jaguar en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Versión digital en alta resolución en formato PDF. Ver archivo en la carpeta de “Apéndices digitales” del CD adjunto a la tesis.

