Uso y selección de hábitat del carpincho (Hydrochoerus hydrochaeris) a distintas escalas espacio-temporales en los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina

Corriale, María José

2010

Tesis Doctoral

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

www.digital.bl.fcen.uba.ar

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Fuente / source:
Biblioteca Digital de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales - Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT DEL CARPINCHO *(Hydrochoerus hydrochaeris)* A DISTINTAS ESCALAS ESPACIO-TEMPORALES EN LOS ESTEROS DEL IBERÁ, CORRIENTES, ARGENTINA

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

María José Corriale

Director de tesis: Dr. Emilio Herrera

Consejero de Estudios: Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Grupo de Investigaciones en Ecología de Humedales, Departamento de Ecología, Genética y Evolución. FCEN. Universidad de Buenos Aires

Buenos Aires, 2010

Uso y selección de hábitat del carpincho *(Hydrochoerus hydrochaeris)* a distintas escalas espacio-temporales en los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina

Resumen

El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) es un roedor de hábitos semiacuáticos del que se tiene escasa información ecológica en nuestro país a pesar de ser un importante recurso de fauna silvestre. Este herbívoro selectivo, que habita en los humedales de Sudamérica utiliza varios tipos de hábitats cercanos a cuerpos de agua. El objetivo general de este trabajo de tesis fue analizar el uso y la selección a diferentes escalas espacio-temporales en los Esteros del Iberá (Corrientes, Argentina). Para ello se realizó una identificación y caracterización de los diferentes ambientes presentes en el área de estudio basados en las características topográficas y fisonómicas de la vegetación sobre la base de los cuales se analizó el patrón de uso del espacio estacionalmente, desde el invierno de 2006 hasta el invierno de 2008. Se analizó el uso y la selección a escala de paisaje (por diferentes cuerpos de agua ubicados al norte del sector central del Macrosistema Iberá), a escala de macrohábitat (porciones de ambientes usados en el área de acción dentro de su área de distribución), a escala de microhábitat (ambientes usados dentro de su área de acción) y la relación de la selección a diferentes escalas con las características ambientales. Por último, se analizaron los patrones de actividad, el comportamiento de alimentación y el uso de ambientes para fines forrajeros exclusivamente. A escala de paisaje, se encontró que el carpincho utiliza de manera similar los cuerpos de agua relativamente permanentes presentes en el área de estudio (bañados, lagunas y estero) pero hubo un uso diferencial entre las lagunas que estuvo asociado a características del ambiente que proveen una mayor aptitud del hábitat en cuanto al requerimiento de refugio y termorregulación. A escala de macrohábitat y microhábitat los ambientes usados con mayor intensidad fueron las interfases entre las zonas altas y el agua, mientras que la selección del resto de los ambientes varió entre escalas y a lo largo del año. Las áreas de acción de los grupos sociales estuvieron relacionadas inversamente a la disponibilidad de alimento pero no se observó relación frente a los diferentes tamaños de grupo (Hipótesis de Dispersión de Recursos). A fines de alimentación, las zonas altas fueron las más usadas y la selección de los ambientes estuvo asociada inversamente a la disponibilidad de forraje, con un aumento en el uso con la disminución en la disponibilidad de alimento durante las estaciones frías y de menores precipitaciones (otoño-invierno). Estas variaciones en la disponibilidad de alimento se asociaron a cambios comportamentales y fisiológicos. Durante el otoño y el invierno se observó un aumento de la frecuencia de coprofagia y una mayor calidad de la dieta, probablemente, como respuesta a una cambio en la estrategia de forrajeo con un comportamiento más selectivo a escala de microparches. En base a los resultados obtenidos se destaca por un lado, la plasticidad ecológica de esta especie que permite colonizar diferentes ambientes acuáticos y enfrentar variaciones en la disponibilidad de recursos y por otro, la necesidad de adoptar un enfoque a múltiples escalas en estudios de selección del hábitat para el diseño e implementación de medidas de manejo de la especie y a fin de prever posibles cambios en la viabilidad de las poblaciones frente a las modificaciones del ambiente por factores antrópicos.

Palabras claves: carpinchos, *Hydrochoerus hydrochaeris*, uso del espacio, selección de hábitat, escalas espaciales y temporales, área de acción, parámetros poblacionales, comportamiento de alimentación, humedales, Esteros del Iberá.

Use and habitat selection of capybara (Hydrochoerus hydrochaeris) at different spatial and temporal scales in the Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina.

Summary

Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) is a semi-aquatic rodent and despite being an important wildlife resource little ecological information is available in our country. This selective herbivore that inhabits wetlands of South America used a variety of habitats close to water bodies. The overall objetive of this thesis was to analyze the use and habitat selection at different spatial and temporal scales in the Esteros del Iberá (Corrientes, Argentina). The work was carried out seasonally from winter 2006 until winter 2008 in different water bodies located in the north of the central section of the Ibera Macrosystem. Firstly, we made an identification and characterization of the different habitats of the study area based on topographic and physiognomic characteristcs of the vegetation; and on these basis we examined the pattern of space use at landscape scale (between different aquatic habitats), macrohabitat (portions of used habitats in the home range within its distribution range) and microhabitat (habitats used within its home range), and its relation to habitats characteristics. Furthermore, we examined the behavior and the habitat use only for feeding purpose. At landscape scale, we found that the capybara similarly used the relatively permanent water bodies pesent in the study area (wetlands, lagoons and esteros), but there was a differential use of lagoons associated with habitat features that provide a greater habitat suitability for shelter and thermoregulation. At macrohabitat and microhabitat scale the interface between the highland areas and water was more intensively used, while the selection of the remaining habitats varied between scales and throughout the year. It was found that the home range areas of social groups were inversely related to food availability but no relationship was observed between different group sizes (Resource Dispersion Hypothesis). The main habitats used for foraging activities were highlands areas associated with an increased availability of forage with an increase in the use associated with the food avalability decrease during the cold season and lower rainfall (autumn-winter). These changes in food availability were associated with behavioral and physiological changes. An increase in the frequency of coprophagy was observed during autumn and winter seasons, where a higher diet quality was found, probably in response to a change in foraging strategy with a more selective behavior at micropatch scale. Based on the results is highlighted, by a hand, the ecological plasticity of this species that can colonize different aquatic habitats and deal with variations in the resource availability, and by the other hand, the need for a multi-scale approach in studies of habitat selection for the design and implementation of management measures and to predict possible changes in the viability of populations faced with environmental changes caused by human factors.

Keywords: Capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*, use of space, habitat selection, spatial and temporal scales, home range, population parameters, feeding behavior, wetlands, Esteros del Iberá.

A India... con todo mi amor

Agradecimientos

Quiero agradecer a mi director Emilio Herrera, por sus valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron el trabajo, pero por sobre todo por asumir el papel de director y por no abandonarme en el camino.
A la gente de Corrientes... que hizo que cada una de mis visitas sea inolvidable.
A Sofía Heinonen y a Conservations Land Trust que me permitieron llevar a cabo este trabajo y lo facilitaron en todo momento. A mi amigo personal "Quintanita" por trabajar horas extras, domingos y feriados por mi culpa, por los viajes en avioneta y en camioneta por hacer hasta el trabajo que no le correspondía y sobre todo, por el cariño y los lindos momentos compartidos. A Sebastian Cirignoli por organizar las numerosas campañas y a Yamil por brindarnos su hogar (a veces…ja) cuando teníamos que quedarnos en el Socorro, a los dos por la buena onda.
A Salvador Sotelo por compartir conmigo su conocimiento y su gran experiencia en el área de estudio y a sus hijos Tomás y Ramón, por colaborar en todo momento con mi trabajo y a los tres por malcriarme bastante y hacerme sentir que en Guayaibí tenía mi segundo hogar.
A mi amigo Pascual por su colaboración, las charlas y los buenos momentos compartidos en Guayaibí.
A Pablo Pica porque la calidad de su trabajo aumentó la calidad del mío, por las charlas los consejos y por enseñarme lo que para mí era un mundo desconocido… las plantas…
A Débora di Francescantonio por acompañarme en gran parte de las campañas por trabajar a la par tanto en el campo como en el laboratorio, por ser tan parecida a mi…(lo siento mucho por vos…) y sobre todo porque junto con Pablo Pica me hicieron sentir que tenía un grupo de trabajo y no estaba tan sola.
A David Bilenca y a Daniel Loponte por el asesoramiento y sus consejos.
A mis amigos que vinieron al campo: A mi hermano del alma Emiliano Muschetto por estar siempre, por darme fuerzas, por escucharme y por hacerme ver lo que no veo, por no dejarme bajar los brazos y sobre todo porque sin su amistad no hubiera podido lograrlo. A Ignacio Chiesa por haber soportado alimañas ponzoñosas, por enseñarme lo bueno que es estar mal y enseñarme a disfrutarlo, por ser un excelente compañeros durante los largos días de escritura y por su amistad de años. A Nicolás Cluigt por todo lo que hiciste durante este tiempo por tu por apoyo y contención por quererme de verdad.
A Alejando, a Lucho y a Facundo que vinieron al campo y a Lucía y Antonella que colaboraron en el laboratorio conmigo.
A Santiago Arias por formar parte de este trabajo durante el primer año, por sus grandes aportes y por sus enseñanzas en el campo y porque me diste confianza.
A Roberto Bó porque me enseñó gran parte de lo que sé de uso de hábitat y porque su formación durante mi tesis de licenciatura permitió que me haya animado a hacer esto.
A Fabio Kalesnik por sus consejos, su apoyo, los mates compartidos y por priorizar a la persona antes que al científico, ni hablar de las entretenidas charlas de futbol luego de cada fecha del campeonato…las voy a extrañar.
A Inés Malvares que hace muchos años me abrió sus puertas en su Grupo de Investigaciones en Ecología de Humedales.
A mis amigas Cynthia, Brenda, Chechi y Laura, por bancarme, apoyarme, darme fuerzas en los momentos complicados y por los excelentes momentos compartidos durante todo este tiempo en síntesis: por estar siempre.
A Nico por estar cerca mio de nuevo después de tanto tiempo.
A Roco, mi gurú, por todo lo que compartimos durante tantos años.
A Gabriela Trilla porque siempre tiene la palabra justa, por todos los consejos y por todos los momentos compartidos en el labo.
A las vecinas del labo Lu, Marian y Marce por las charlas lechongas y cervezas compartidas.
A Pipi, a Mechi y a Tamara por las buenas energías que me transmitieron en todo momento.
A Omar por ayudarme y acompañarme en muchos momentos difíciles, por estar a su manera y con sus tiempos y por entender aún sin comprender esto de la biología que me empecino a hacer.
A mi familia porque la sufrió conmigo… a Sebastián (mi hermano) por obligarme a despejarme e ir todos los fines de semana a ver al Globo, a mi mama (Buby) por vivir cada sufrimiento y cada alegría mía como propia (lástima que fue muy desbalanceado intentaré revertirlo en el futuro) y a mi papá (José María) porque su ejemplo fue mi guía, porque me enseñó a seguir y no bajar los brazos aún en los momentos más adversos, manteniendo la coherencia entre lo que se dice, lo que se hace y lo que se piensa aunque las consecuencias sean duras…y las consecuencias fueron duras… pero te puedo mirar a los ojo… gracias porque sin ustedes, sin su apoyo incondicional, no hubiera llegado hasta acá.

INDICE

RESUMEN..... ii

ABSTRACT..... iii

AGRADECIMIENTO..... v

ÍNDICE.....vi

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL: OBJETIVOS, LA ESPECIE Y EL ÁREA DE ESTUDIO

Introducción.....1

Objetivos.....4

Hipótesis general.....4

Estructura de la tesis.....4

La especie.....5

Historia natural del carpincho (Hydrochoerus hydrochaeris).....5

Explotación comercial de la especie, efectos perjudiciales para el hombre y estado de conservación.....8

Área de estudio 9

Los Esteros del Iberá.....10

Origen del Iberá.....10

Sectores del Macrosistema Iberá.....11

Clima.....13

CAPÍTULO 2. IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS AMBIENTES PRESENTES EN EL ÁREA DE ESTUDIO

Introducción.....14

Área de estudio.....14

Materiales y métodos.....15

Resultados.....16

Discusión.....32

CAPÍTULO 3: USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT DEL CARPINCHO (*HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS*) A ESCALA DE PAISAJE

Introducción.....35

Materiales y métodos.....36

Resultados 39

Evaluación de la intensidad de uso entre ambientes de estero, bañados y lagunas....39
Tamaños de grupos en esteros y lagunas....39
Evaluación de la intensidad de uso entre ambientes lagunas....40
Asociación de la intensidad del uso de las lagunas con las características ambientales....41

Discusión....43

CAPÍTULO 4: ANÁLISIS ESPACIAL DEL ÁREA DE ACCIÓN Y SELECCIÓN DE HÁBITAT DEL CARPINCHO (*HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS*) A ESCALA DE MACROHÁBITAT

Introducción....46

Materiales y métodos....47

Parte I. Análisis espacial del área de acción....48
Área de acción....48
Estructura social y su relación con el área de acción....48
Relación entre el área de acción y la disponibilidad de alimento....49
Parte II. Uso u selección de hábitat a escala de macrohábitat....49

Resultados....50

Parte I Análisis espacial del área de acción....50
Área de acción....50
Estructura social y su relación con el área de acción....64
Relación entre el área de acción y la disponibilidad de alimento....66
Parte II. Uso u selección de hábitat a escala de macrohábitat....66
Uso y selección de hábitat a escala de macrohábitat....66
Relación de la selección con las características ambientales....70

Discusión....71

Parte I....71
Parte II....73

CAPÍTULO 5: USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT DEL CARPINCHO (*HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS*) A ESCALA DE MICROHÁBITAT

Introducción....75

Materiales y métodos....76

Uso y selección de hábitat a escala de macrohábitat....76
Relación del uso del hábitat con las características ambientales....77
Uso y selección por período de actividad....77
Asociación entre el hábitat y el tipo de actividad en los diferentes momentos del día....78

Resultados....78

Uso y selección durante todo el período de estudio....78
Uso y selección por estación....79
Relación del uso del hábitat con las variables ambientales....81
Uso y selección por período de actividad....84

Discusión....88

CAPÍTULO 6: COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DEL CARPINCHO (HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS). PATRONES DE ACTIVIDAD DIARIOS Y ESTACIONALES, USO Y SELECCIÓN DE AMBIENTES PARA FORRAJEO Y CALIDAD DE LA DIETA

Introducción....93

Materiales y métodos....94

Parte I. Patrones de actividad y uso y selección de ambientes para forrajeo....94
Patrones de actividad diarios y estacionales....94
Uso y selección de hábitat para el forrajeo....95
Relación del uso y la selección de hábitat con las variables ambientales....95
Parte II. Comportamiento de cecotrofia disponibilidad de forraje y calidad de la dieta....96
Comportamiento de cecotrofia....96

Resultados....97

Parte I. Patrones de actividad y uso y selección de ambientes para forrajeo....97
Patrones de actividad diarios y estacionales....97
Uso y selección de hábitat para el forrajeo....100
Relación del uso y la selección de hábitat con las variables ambientales....102
Parte II. Comportamiento de cecotrofia disponibilidad de forraje y calidad de la dieta....105
Comportamiento de cecotrofia....105
Disponibilidad de forraje....106
Calidad de la dieta....112

Discusión....113

Parte I. Patrones de actividad y uso y selección de ambientes para forrajeo....113
Parte II. Comportamiento de cecotrofia disponibilidad de forraje y calidad de la dieta....115

CAPÍTULO 7: INTEGRACIÓN DE LOS RESULTADOS Y DISCUSIÓN GENERALES

Integración de los resultados obtenidos a diferentes escalas espaciales....120
Importancia del enfoque a múltiples escalas jerárquicas....122
Relevancia de los resultados e implicancias....123

REFERENCIAS....126

ANEXO I....149

ANEXO II....158

APÉNDICE I....158

Capítulo 1

Introducción general: Objetivos, la especie y el área de estudio

INTRODUCCIÓN

Describir cómo los animales hacen uso del espacio, especialmente con respecto a otros individuos de su misma especie, constituye un primer paso, previo e ineludible, para comprender diversos aspectos de su ecología como ser la dinámica poblacional, los patrones de alimentación (Braun, 1985) y el sistema social (Sunquist et al., 1987). En consecuencia, el entendimiento de los requerimientos de hábitat de un animal y el motivo por el cual una especie decide seleccionar un área en particular constituye un factor crítico para el manejo sustentable efectivo de poblaciones de fauna silvestre.

Existen varias definiciones de la palabra hábitat: por un lado, Fretwell y Lucas (1970) lo definen simplemente como el lugar que una especie ocupa; Block y Brennan (1993) y Linnea et al. (1997) lo definen como un área con los recursos y condiciones ambientales que promuevan ocupación por los individuos de una especie dada y que les permite sobrevivir y reproducirse y quizás la más completa y la que usaremos en este trabajo la de Morrison et al. (1992) que lo define como un área con una combinación de recursos (como alimento, refigio y agua) y condiciones ambientales (temperatura, precipitaciones, presencia o ausencia de depredadores y competidores) que promueven la ocupación de individuos de una especie dada (o población) y permite a esos individuos sobrevivir y reproducirse. Por otro lado, este término es a menudo es confundido con "tipos de vegetación" (Hall et al., 1997), en cierta manera análogo a "ecosistema", aunque tal vez a una menor escala. En este trabajo nos referiremos a este concepto como ambiente. El hábitat es específico para una especie y puede estar compuesto por más de un tipo de ambiente o estructura de la vegetación y es la suma de los recursos específicos necesarios por una especie (Franklin et al., 2002). Para algunas especies, el hábitat puede estar constituido por un único tipo de ambiente (como por ejemplo pastizales o bosques maduros) que provee por completo los recursos necesarios para la especie. Sin embargo, el hábitat puede ser una combinación y configuración de los diferentes tipos de ambientes (por ejemplo, el pastizal y el bosque maduro) en donde ambos son necesarios para proporcionar los recursos necesarios para una especie específica cubriendo diferentes requerimientos.

El uso de hábitat refiere a la manera en que un animal usa una colección de componentes físicos y biológicos dentro de un hábitat, mientras que el concepto de selección es inferido cuando los ambientes son usados desproporcionadamente a su disponibilidad (Johnson, 1980) e implica la identificación de

una condición determinada del mismo, ya sea la presencia de una especie vegetal en particular o algún factor físico específico (Rabenold y Bromer, 1989). La selección de un hábitat está influenciada no sólo por la cantidad y calidad de ambientes o elementos del paisaje, sino también por su disposición, sus posibilidades de uso efectivo y la plasticidad fenotípica de los individuos. La disponibilidad de un recurso o sus posibilidades de uso efectivo estarán afectadas no sólo por las características ambientales sino también por presiones competitivas, por presencia de depredadores (Edwards et al., 1989) y por la capacidad de los individuos en percibir el ambiente y sus recursos. Dicho proceso implica una serie de decisiones comportamentales innatas y/o aprendidas tomadas por un animal sobre qué hábitat usar, cuánto y en qué forma (Hutto, 1985). Esta información puede ser estudiada en un rango de escalas espaciales y temporales y los resultados pueden variar en consecuencia.

Johnson (1980) sugiere que la selección de hábitat de los animales es un proceso de escalonamiento espacial jerárquico, en el que las observaciones de las interrelaciones del hábitat con los individuos pueden cambiar a lo largo de un continuo de la escala espacial, y este concepto fue avalado posteriormente por varios autores (Hutto, 1985; Orians y Wittenberger, 1991; Aebischer et al., 1993; Boyce et al., 2003). En dicha jerarquía espacial la selección ocurre en un primer nivel[1] de rango físico o geográfico; un segundo nivel que implica el área de acción de un individuo o grupo social dentro de su rango de distribución; un tercer nivel de uso de los distintos componentes del ambiente presentes dentro del área de acción y por último, un cuarto nivel que se refiere al espectro de recursos ambientales utilizados o selección por "micrositios" o hasta plantas individuales o partes de las mismas dentro de los ambientes. El continuo espacial del segundo nivel incluiría dos escalas de trabajo, por un lado la selección a escala de paisaje (entre grandes elementos del paisaje dentro de su área de distribución) (Grahamest, 2001) y por otro la selección a escala de macrohábitat donde un individuo o grupo social se localizará preferentemente en una combinación de ambientes que le permitan una alta frecuencia de encuentros con aquellos recursos necesarios para su supervivencia (Pedlar et al., 1997; Garshelis, 2000). Mientras que en el tercer nivel, un animal tomará decisiones de uso del espacio y sus recursos de acuerdo no sólo a la calidad y cantidad de los mismos sino también a factores tales como la disponibilidad de alimento y/o refugio, riesgo de depredación y las eventuales interacciones competitivas dentro del área de acción (a escala de microhábitat) (Morris, 1987; Block y Brennan, 1993; Pedlar et al., 1997, Krausman 1999). Estudios a esta escala detectarían la respuesta de los individuos a una escala fina o de mayor detalle donde las características del hábitat pueden ser muy heterogéneas tanto en el espacio como en el tiempo (Southwood, 1977).

Las escalas de selección de recursos propuestas por Johnson (1980) pueden ser combinadas con los diseños de muestreo para el estudio de selección de recursos propuestos por Thomas y Taylor (1990, 2006) y Manly et al (2002), que difieren en el nivel en el que el uso de recursos y la disponibilidad son medidos (población o animal). En el diseño I, las mediciones se realizan a nivel de la población (los animales individuales no están identificados), y las unidades de recursos usadas, no usadas o disponibles son muestreadas o censadas. En este diseño se asume la relación entre la densidad y la selección relativa de los diferentes ambientes, supuesto que se viola si la detectabilidad de los animales varía entre los diferentes ambientes (Thomas y Taylor 1990, 2006). En el diseño II, cada animal o grupo

[1] El autor utiliza el término "nivel" no en referencia a la organización de los sistemas naturales (Cueto, 2006) sino que hace referencia a una jerarquía y en este sentido se utilizará en el presente trabajo.

social se identifica y se mide el uso de cada individuo o grupos social, pero la disponibilidad se mide en el nivel de la población. En el diseño III, los individuos se identifican como en el diseño II, pero tanto los recursos usados y disponibles (o usados y no usados) son muestreados o censados para cada animal o grupo social.

La combinación de las escalas Johnson (1980) con los diseños de Thomas y Taylor (1990; 2006) y Manly et al. (2002) nos permiten abordar diferentes preguntas, algunas generales a nivel poblacional como ser dónde están los animales ubicados en el paisaje, mediante la combinación de la escala de segundo orden con el diseño I y otras más específicas al reducir la escala de disponibilidad tales como que ambientes están usando los animales dentro de su área de acción (tercer orden de selección, diseño III). El empleo de diferentes combinaciones de las escalas de análisis (Johnson, 1980) con los diseños de estudios (Manly et al., 2002) permiten investigar si los patrones de uso de hábitat dependen de la disponibilidad de recursos (Mysterud e Ims, 1998).

De esta manera, como señalan Holt y Barfield (2008), la selección de hábitat adaptativa, o sea la habilidad de los organismos para moverse entre ambientes a fin de mejorar su *fitness*, tiene profundas consecuencias para muchos procesos ecológicos y evolutivos, incluyendo la dinámica poblacional (Holt, 1985; Krivan, 2003), persistencia a variaciones del ambiente (Pease et al., 1989), el resultado de interacciones interespecíficas (Rosenzweig, 1981, 1991; Schmind et al., 2000) e incluso la probabilidad de especiación (Diehl y Bush, 1989; Bush, 1994).

Estos procesos que actúan a diferentes escalas espaciales son dinámicos ya que pueden variar estacionalmente en respuesta a variaciones en la disponibilidad de recursos o a cambios en el ambiente (Braun, 1985) con lo que hay que tener en cuenta la escala temporal a la que estos procesos ocurren. Los factores ambientales no son constantes y varían con el tiempo y si bien algunas de esas variaciones son erráticas e impredecibles, otras presentan variaciones predecibles como los cambios estacionales. Debido a ello, las especies han desarrollado sofisticadas adaptaciones fisiológicas y comportamentales en respuesta a esta heterogeneidad temporal, expresadas en patrones de actividad a distintas escalas. Los cambios en las condiciones ambientales diarias condicionan la actividad de las especies (Halle, 2000) y su comportamiento puede ser visto como una respuesta adaptativa de rutinas a dichos cambios moldeada por procesos evolutivos. Por lo tanto, el comportamiento que observamos en el campo es el resultado de una compleja mezcla interactiva de factores endógenos y exógenos (Enright, 1970).

Consecuentemente, las características físicas y biológicas de los diferentes tipos de ambientes pueden tener efectos importantes sobre la densidad de las poblaciones animales y los parámetros demográficos asociados (Guichón, 2003). Por otro lado, de acuerdo con la Hipótesis de la Dispersión de los Recursos (RDH) (Carr y Macdonald, 1986; Johnson et al., 2002) la heterogeneidad y dispersión de los recursos en espacio y/o en el tiempo, podría inducir a los animales a aumentar su territorio para abarcar la variabilidad de estos recursos y garantizar que, al menos, una agregación de recursos estará disponibles para satisfacer sus necesidades y si dicha agregación de recursos de una misma área defendida por residentes primarios es de alta calidad, puede ofrecer suficientes recursos para sostener a animales adicionales (residentes secundarios) favoreciendo de esta forma la vida en grupo. Asi, los patrones de disponibilidad de recursos, en el espacio y tiempo, pueden influenciar el tamaño de grupo (Crook, 1964; Clutton-Brock, 1975; Macdonald, 1983). En los herbívoros además, el agrupamiento diminuiría el riesgo de depredación, aumentaría el cuidado de las crías,

además de mantener una alta cantidad y calidad de forraje (McNaughton, 1984).

El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), es el roedor más grande del mundo y habita en los humedales de Sudamérica (Emmons, 1997). Es un animal herbívoro semiacuático que utiliza varios tipos de hábitats cercanos a cuerpos de agua como bosques ribereños, llanuras aluviales, bañados, esteros, orillas de ríos, arroyos, lagunas y manglares (Ojasti, 1973; Quintana y Rabinovich, 1993). Territoriales y gregarios (Herrera y Macdonald, 1987; 1989), sus manadas son sedentarias y de tamaño variable según la época estacional, la calidad de los forrajes, la intensidad de la caza y la depredación (Quintana et al., 1994; Herrera et al, 2011).

En Argentina, el carpincho es una de las especies de fauna silvestre más utilizadas y en la actualidad constituye un recurso natural de gran importancia social y económica en muchas áreas de su distribución dada su alta productividad y la buena calidad de su carne y cuero (Ojasti, 1973; 1991; Quintana et al., 1994). A pesar de la importancia ecológica y socioeconómica de esta especie, existen aún importantes vacíos de información sobre distintos aspectos de su biología y ecología. Si bien existen estudios sobre uso de hábitat y comportamiento social de la especie, estos han sido realizados en ambientes muy diferentes y con otras condiciones climático-hidrológicas a los que se encuentran en los esteros y bañados del noreste argentino como la sabana colombiana (Jorgenson, 1986; Aldana-Dominguez et al., 2002; 2007; Correa y Jorgenson, 2009), sabana venezolana (Ojasti, 1973, Macdonald, 1981, Herrera y Macdonald, 1989; Barreto y Herrera, 1998), el Pantanal brasilero (Alho et al., 1989; Borges y Colares, 2007), en el Bajo Delta del río Paraná (Quintana, 1996) y el Chaco Paraguayo (Campos Krauer, 2009) pero en ningún caso han abordado la problemática a diferentes escalas espaciales.

Dada la importancia ecológica del carpincho, su potencialidad como recurso natural y la escasa información bioecológica de la especie que existe en nuestro país, este trajo de tesis tiende a generar información de base que aporte a la implementación de medidas de manejo sustentable compatibles con las actividades productivas tradicionales a través del conocimiento de la dinámica de la especie con su entorno natural.

OBJETIVOS

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto el objetivo general de este trabajo es analizar los patrones de uso y selección de hábitat del carpincho a diferentes escalas espaciales y temporales en los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina.

Para lo cual se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Caracterizar los ambientes utilizados por la especie en el área de estudio.
- Estudiar el uso y la selección de los carpinchos por distintos ambientes acuáticos (escala de paisaje) en dos estaciones climático-hidrológicas contrastantes.
- Estudiar el uso y la selección de los carpinchos a escala de macrohábitat a lo largo del año.
- Estudiar el uso y la selección de los carpinchos a escala de microhábitat a lo largo del año y en distintos momentos del día.
- Estudiar los patrones de actividad y el comportamiento de alimentación de la especie a lo largo del año.

HIPÓTESIS GENERAL

La selección de hábitat del carpincho depende de las de la escala espacio temporal en la que son medidos y se encuentra relacionada con las características ambientales.

Estructura de la Tesis

Esta tesis fue organizada en siete capítulos de la siguiente manera: el **Capítulo 1** (éste capítulo) provee un marco teórico de la temática de estudio, algunos principios básicos y conceptos

del uso del espacio, los objetivos del presente trabajo, una caracterización de la especie y características generales del área de estudio mediante información bibliográfica.

El **Capítulo 2** presenta una identificación y caracterización de los ambientes presentes en el área de estudio a través de características fisonómicas, su composición florística y su variación estacional en relación. Dicha caracterización servirá de base para los posteriores estudios de uso y selección de hábitat.

En el **Capítulo 3** se analiza el patrón de uso y selección de hábitat a escala de paisaje en dos estaciones climático-higrológicas contrastantes.

En el **Capítulo 4** se realiza una estimación del área de acción de los grupos de carpinchos y se analiza el patrón de uso y selección a escala de macrohábitat a lo largo del año.

El **Capítulo 5** presenta el patrón de uso y selección a escala de microhábitat a dos escalas temporales, a lo largo del año y en los distintos momentos del día.

En el **Capítulo 6** se analizan el patrón de actividades y algunos aspectos de la ecología alimentaria en relación a su comportamiento, las áreas de alimentación, calidad de la dieta y disponibilidad de alimento a fin de analizar una posible selección en la mínima escala de análisis (Selección por micrositios).

En el **Capítulo 7** finalmente, se realiza una integración y discusión general de los resultados obtenidos en los distintos capítulos y se analiza la relevancia de los resultados y sus implicancias.

LA ESPECIE

Historia natural del carpincho (Hydrochoerus hydrochaeris)

El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*; Figura 1.1) es un roedor perteneciente al suborden Hystricomorpha (Tabla 1.1). Actualmente se reconocen dos especies del género *Hydrochoerus*, aisladas geográficamente por la cordillera de los Andes, la más pequeña habita el este de Panamá y las áreas costeras de Colombia y Venezuela, *H. isthmius*, y la que habita en la mayor parte de Sudamérica hasta las provincias del noreste de Argentina, *H. hydrochaeris* (Emmons, 1997; Aldana-Dominguez et al., 2007; Figura 1.2). En Argentina su distribución abarca desde el norte del país hasta el río Quequén Chico (38°17'S), en la provincia de Buenos Aires (Figura 1.3). Sin embargo, las poblaciones bonaerenses pueden considerarse en la actualidad relictos aislados y el límite real de su distribución estaría localizado en el Bajo Delta del río Paraná (Quintana, 1996). La temperatura, la disponibilidad de agua y la altitud (máxima registrada: 1300 msnm; Ojasti, 1973) constituyen los principales factores la que limitan su distribución (Ojasti, 1973; Mones, 1991). La provincia de Corriente presenta las poblaciones más grandes (Bolkovic et al., 2006) y posee la mayor aptitud de hábitat para la especie (Figura 1.3; Adámoli et al., 1988).

Tabla 1.1. Clasificación taxonómica de la especie de estudio (Mones y Ojasti, 1986).

Phylum	**Chordata**
Subphylum	Vertebrata
Clase	Mammalia
Subclase	Theria
Infraclase	Eutheria
Orden	Rodentia
Suborden	Hystricomorpha (Caviomorpha)
Superfamilia	Cavioidea
Familia	**Hydrochoeridae**
Género	***Hydrochoerus* (Linnaeus 1766)**
Especie	***Hydrochoerus hydrochaeris***
Nombres comunes	En Argentina: carpincho; en Colombia chigüiro capibara, dia-baj, julo, capibara, Jesús, tanacoa, pataseca, bocaeburro, culopando, ponche, cabiari, sancho; en Panamá poncho; en Paraguay carpincho, capibara y capiguara; en Perú, ronsoco, samanai y capibara; en Venezuela chigüire.

Figura 1.1. Carpincho *Hydrochoerus hydrochaeris*.

Figura 1.2. Distribución geográfica del carpincho: 1. *Hydrochoerus hydrochaeris*; 2. *H. isthmius*. Figura modificada de Campos Krauer (2009).

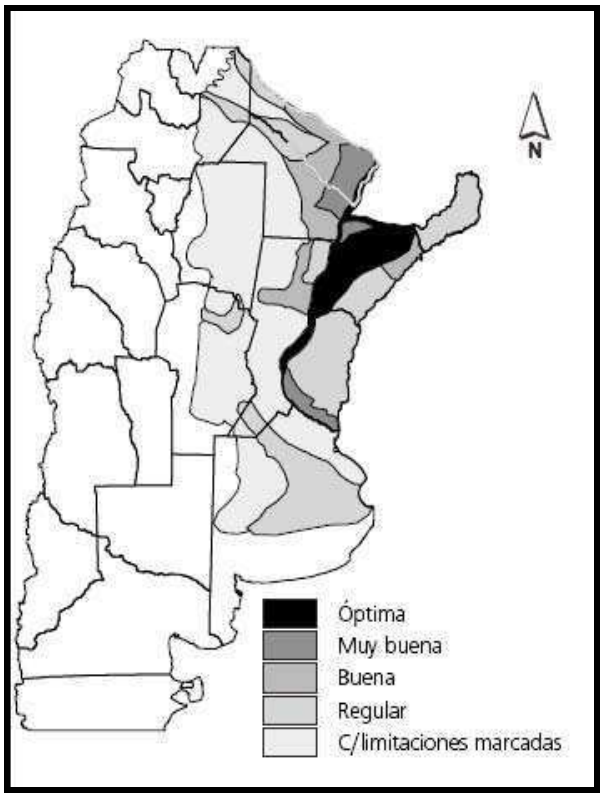


Figura 1.3. Mapa de distribución geográfica del carpincho y aptitud de hábitat potencial en Argentina (Fuente: Adámoli et al., 1988).

Es el roedor más grande del mundo. Tiene una longitud total (cabeza y cuerpo) de 1,0 a 1,5 m y su altura a la cruz varía entre 0,5 a 0,65 m (Ojasti, 1973). El peso varía regionalmente de 35-91 kg (Ojasti, 1973; Mones y Ojasti, 1986; Mones, 1991; Nowak, 1991). Presenta diversas adaptaciones a la vida acuática: los ojos, las orejas y los orificios nasales están situados en la parte superior de la cabeza, las orejas presentan un pliegue que permite el cierre del canal auditivo al sumergirse, tienen membranas interdigitales que ayudan su propulsión en el agua y uñas fuertes y gruesas (Mones y Ojasti 1986, Ojasti 1973; 1991). El pelaje es parduzco-rojizo, los machos presentan en las nalgas y el bajo vientre una tonalidad más oscura que las hembras. Las patas son de color marrón, palmas y plantas grises y uñas casi negras. Las anteriores son más cortas y con 4 dedos mientras que las posteriores poseen tres dedos y son más largas. Tiene pelos relativamente largos, que van desde 30 hasta 120 mm con la característica distintiva de ser acumulados en grupos dispersos de entre tres y cuatro (Pereira et al., 1980). El carpincho tiene una gran cantidad de glándulas cutáneas. Entre ellas está el morrillo o piporro (Figura 1.4) que es una glándula en la región dorsal de la cabeza. Esta glándula es de origen sebáceo y secreta una sustancia viscosa y blancuzca que parecería ser empleada para la comunicación del estatus social, siendo más desarrollada en los machos (Macdonald et al., 1984; Herrera, 1992; Herrera y Macdonald, 1994). Cuenta también con glándulas sudoríparas asociadas a los folículos pilosos, los que a su vez cuentan con un músculo piloerector. Las hembras poseen glándulas mamarias representadas por tres pares de pezones (Emmons, 1997).

El carpincho alcanza la madurez sexual cerca del año y medio, entre los 25-30 Kg. Los animales son capaces de reproducirse durante todo el año, pero aumenta el apareamiento durante la estación lluviosa (Schaller y Crawshaw, 1981; Herrera, 1998). La gestación dura 150 días (Zara 1973; Lopez-Barbella, 1987; Kravetz et al., 1997; Cueto, 1999). Comúnmente tienen una camada por año pero, si las condiciones son favorables, las hembras pueden reproducirse dos veces en un año (Moojen 1952; Ojasti 1971; Schaller y Cranshaw 1981; Herrera 1998). El tamaño de camada del carpincho puede variar mucho dependiendo de la calidad del hábitat, y va de 1 a 8 crías con un promedio de 4,8 crías en Venezuela. En Brasil y Paraguay, el rango es 1 a 4 (Krieg 1929; Ojasti 1973; Rengger, 1830; Wetzel y Lovett, 1974). Las crías nacen en estado avanzado de desarrollo y su supervivencia es el factor clave limitante del crecimiento poblacional y de la producción (Azcárate, 1980; Cueto, 1999; Ojasti, 1973; 1991).

Figura 1.4. Glándula de la región dorsal de la cabeza: morrillo o piporro.

Es un animal semiacuático que utiliza varios tipos de hábitats cercanos a cuerpos de agua como bosques ribereños, llanuras aluviales, bañados, esteros, orillas de ríos, arroyos, lagunas y manglares (Ojasti, 1973; Quintana y Rabinovich, 1993). El carpincho realiza la mayor parte de sus actividades en la interfase tierra-

agua (Jorgenson, 1986; Quintana et al., 1998a, 1998b). Los cuerpos de agua son importantes para las actividades de cópula, termorregulación, baño y huida de los depredadores mientras que las tierras altas son usadas para descansar y alimentarse (Herrera y Macdonald, 1989; Alho et al., 1989). Estos factores limitan la capacidad de carga de una región puede soportar (Ojasti 1978; Schaller y Crawshaw, 1981). En zonas donde las estaciones secas son severas, los grupos se concentran en torno al agua restante y suelen padecer de inanición, son más susceptibles a la depredación y a enfermedades (Ojasti, 1991; Quintana, 2003).

Estos roedores tienen adaptaciones anatómicas y fisiológicas para una dieta herbívora, son monogástricos (Baldizán et al. 1983) y realizan cecotrofia (Herrera, 1985; Lord, 1991; Borges et al., 1996; Mendes et al., 2000). Parte del material que se consume no se digiere y los movimientos peristálticos dividen este material en dos; de mayor y de menor tamaño. El de mayor tamaño continúa su camino hasta ser transformado en bolas de heces duras, las partículas más pequeñas pasan al ciego, donde microorganismos que degradan la celulosa (bacterias, protozoos y hongos), fermentan este material (Baldizán et al., 1983; González-Jiménez 1995). El resto sale como heces blandas y recibe el nombre de cecotrofos que son nuevamente ingeridas (directo del ano a la boca sin contacto con el aire para mantener la anaerobia - Herrera, 1985). En el carpincho, cecotrofia ha sido reconocido como una estrategia para aumentar la eficiencia digestiva (Herrera 1985; Borges et al. 1996; Mendes et al., 2000).

Este herbívoro selectivo (González Jiménez y Escobar, 1977; Merino y Beccaceci, 1995; Ojasti, 1973; Quintana et al., 1994, 1996; Barreto y Herrera, 1998) elige plantas de alto contenido proteico cerca de los cuerpos de agua (González Jiménez, 1978) y se alimenta fundamentalmente de gramíneas y ciperáceas tiernas y de bajo porte (Escobar y González Giménez, 1976; Quintana et al., 1994; 1998a; 1998b).

Sus manadas son sedentarias y de tamaño variable (Quintana et al., 1994). Un grupo de carpinchos es una sociedad cerrada formada por un macho dominante, algunas hembras adultas con sus hijos de diferentes edades, y unos pocos machos subordinados en la periferia de la manada (Azcárate 1980; Herrera y Macdonald 1989; 1993).

En las zonas libres de presión de caza, es activo durante el día (Emmons, 1999), con mayor actividad durante la mañana y el atardecer, descansando durante las horas de mayor calor del día (Campos-Krauer, 2009). En cambio en zonas con alta densidad humana y presión de la caza, la especie es de hábitos nocturnos (Lord, 1991; Murphey et al., 1985; Ojasti, 1973; Emmons, 1999).

En el pasado, los grandes felinos como el puma (*Puma concolor*) y el yaguareté (*Panthera onca*) constituyeron los principales depredadores de los carpinchos. Aún hoy, ha sido señalada la importancia de la depredación de los carpinchos por parte de yaguaretés en hábitats selváticos (Schaller y Vasconcelos, 1978). Sin embargo, con la retracción de estos felinos en muchas áreas, éstos dejaron de ser un factor importante de mortalidad sobre las poblaciones de carpinchos. Es así que en la actualidad el hombre aparece como el principal depredador (Quintana, 1996).

En el caso de las crías, el ataque de yacarés, anacondas y muy probablemente los zorros, constituyeron otros factores adicionales de mortalidad. Dentro de las aves, los caranchos (*Polyborus plancus*) y los jotes negros (*Coragyps atratus*) señalaron que suelen atacar a las crías recién nacidas, en particular si éstas se encuentran en hábitats abiertos (Jorgenson, 1986; Yáber y Herrera, 1994, Ojasti, 1973).

Explotación comercial de la especie, efectos perjudiciales para el hombre y estado de conservación

H. hydrochaeris es una especie que ha sido señalada como un potencial recurso para implementar su uso en un esquema de desarrollo sostenido debido a muchas de sus características, tanto biológicas como productivas (Ojasti, 1973; Alho y Cleber., 1986; Ojasti, 1991 Emmons, 1997; Fuerbringer, 1974; Martin et al., 1981; Paiva, 1992). En áreas marginales para la ganadería tradicional, este roedor presenta una eficiencia reproductora y de producción cárnica superiores a la del ganado bovino (Quintana, 1996). Los animales no son domesticados o criados artificialmente, lo que se realiza en un manejo de las poblaciones silvestres aunque las características biológicas lo hace una especie adecuada para la cría selectiva y para la verdadera domesticación (Emmons, 1987). Los productos aprovechables son el cuero y la carne, la cual es magra y de buena calidad (Assaf et al., 1976a; 1976b; Assaf y Cruz, 1976; Paiva, 1992). Es un recurso importante para la población rural marginal de la mayor parte de América Latina (González Jiménez, 1977; Quintana et al., 1992). Además de los usos tradicionales, la carne se puede industrializar (Godoy y Gómez, 1976).

El carpincho es común en toda su distribución y su estado de conservación es considerado de bajo riesgo aunque varía entre los distintos países de Sudamérica. La información sobre distribución y situación de la población varía considerablemente entre los países y los métodos de control van desde observaciones directas basadas en el censo, a la caza registros, o ninguna información en absoluto. La recolección se permite en Venezuela y Argentina y se le permitió en el pasado reciente en Paraguay, pero está prohibida su caza en la gran mayoría de los países de América del Sur.

En algunos sitios de Sur América, los agricultores y ganaderos consideran al carpincho como un animal dañino que debe exterminarse y hasta en algunos casos es considerado plaga como en el caso de Brasil (Ojasti 1973, Escobar y González-Jiménez 1976, Quintana et al. 1998a; Ferraz et al., 2007). Generalmente es asociado a competencia con el ganado doméstico (Quintana et al. 1998a;), daños a cultivos sobre todo en Brasil (Ferraz et al., 2003, 2009) y riesgo de enfermedades zoonóticas (Pereira y Labruna, 1998; Labruna et al., 2001, 2004). Sin embargo, es un recurso biológico con alto interés económico e intensamente explotado por la calidad de su carne y cuero (Alho y Clever 1986; Ojasti, 1991). En nuestro país, sus poblaciones son reducidas drásticamente en número por dicha presión cinegética furtiva de susbsistencia y comercial (Alvarez y Kravetz 2002, Gruss y Waller 1988, Kravetz 1991, Martin et al. 1981), se explota ilegalmente a través de la cacería furtiva y la normativa referente a la caza comercial de la especie varía notablemente entre jurisdicciones, mientras que en algunas provincias está prohibida (como Entre Ríos, Buenos Aires y Santa Fe), en las provincias de Formosa, Chaco y Corrientes está permitida aunque con restricciones. En Formosa sólo está permitida para cazadores de subsistencia, en Chaco existe una temporada en que se permite la caza comercial y deportiva y finalmente en Corrientes solo se autoriza la caza de carpinchos en aquellas situaciones en que se compruebe que su número es excesivo y que ocasione daños a cultivos y/o pasturas (Bolkovic et al., 2006).

ÁREA DE ESTUDIO

Los estudios realizados en este trabajo se llevaron a cabo dentro del Macrosistema del Iberá, situado en la provincia de Corrientes (Figura 1.4). Dicha provincia, ubicada al NE de Argentina, forma parte de la llanura mesopotámica y fitogeográficamente es la expresión más oriental y húmeda del Dominio Chaqueño, donde confluyen tres provincias

fitogeográficas: Chaqueña, Pampeana y del Espinal (Carnevali, 2003).

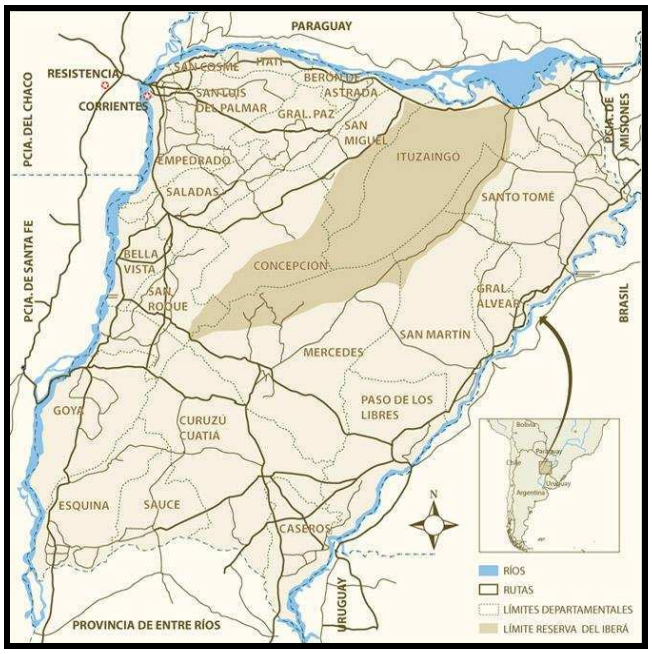


Figura 1.4. Provincia de Corrientes. Esteros del Iberá (fuente Conservation Land Trust, 2006).

Los Esteros del Iberá

El Macrosistema Iberá (Figura 1.4) con una extensión de 12.300 km^2 (un quinto de la provincia de Corrientes) constituye uno de los humedales[2] más importantes y una de las principales fuentes superficiales de agua limpia de este país (Gálvez et al., 2003; Lancelle, 2003; Neiff y Poi de Neiff, 2005) que, por su patrón de paisaje, su origen, la química de sus aguas, la elevada riqueza de especies vegetales y animales, su estado prístino y su posición biogeográfica, lo hacen un sistema único en América (Neiff, 2004). Dentro de este Macrosistema se produce la conjunción de las tres provincias fitogeográficas mencionadas para la provincia, hacia el Este se extiende el Distrito Oriental de la Provincia fitogeográfica Chaqueña y hacia el Oeste, de Norte a Sur se desplazan los Districtos de los Campos de la Provincia Paranaense y el Espinillar o Ñandubay de la Provincia del Espinal (Carnevali, 2003). Cada una de ellas, aporta su particularidad florística que da como resultado una variedad de ambientes naturales (Carnevali, 1994). Por el norte linda con la selva misionera, el este con un mosaico de formaciones de bosques y praderas húmedas, el sur con el bosque semideciduo de Prosopis y por el NO con el bosque chaqueño semi-deciduo (Cabrera, 1976).

Origen del Iberá y sus ambientes acuáticos característicos

Los rasgos morfológicos típicamente fluviales permiten suponer que el Iberá forma parte de la antigua planicie aluvial del río Paraná y que su origen se remontaría al Plioceno Superior – Pleistoceno (Neiff, 1997) con los movimientos tectónicos que determinaron el levantamiento de la cordillera andina (Orfeo, 2005). Dicha orogenia desencadenó en fuerzas compresivas del Este que causaron y movimientos epirogénicos generando una extensa depresión sobre la cual se desarrollaron importantes vías de escurrimiento fluvial. A fines del Plioceno, se concentraron en esas tierras deprimidas los excesos hídricos provenientes del Norte del continente, iniciando su actividad geológica el actual río Paraná. Movimientos tectónicos posteriores acentuaron el desplazamiento vertical de los bloques del subsuelo, desencadenando la migración del río Paraná de sur a norte hasta ocupar su posición actual, que evidencia un claro control estructural. La depresión central del territorio correntino quedó desconectada del río Paraná en las inmediaciones de la localidad de Ituzaingó. La separación entre el cauce actual y antiguo de este río es de escasos kilómetros. El antiguo valle fluvial quedó transformado en una cubeta de escasa pendiente, ineficiente para evacuar los excesos hídricos de los últimos 1000 años, cuando se instaló el clima actual. Esto dio lugar al desarrollo de un extenso humedal alimentado

[2] La convención Ramsar (1996) define a los humedales como "extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces o salobres, incluidas las extensiones de agua marina cuya marea no exceda de 6 m".

Sitio Argentino de Producción Animal

fundamentalmente por precipitaciones y probablemente por el río Paraná, debido a transfluencia subterránea desde la actual represa de Yacyretá ubicada en las cabeceras del sistema (Orfeo, 2005).

En la actualidad, esta ecorregión comprende un complejo de ecosistemas con predominio de ambientes palustres (esteros y bañados) separados por cordones arenosos (relictos del modelado fluvial) que interconectan lagunas redondeadas poco profundas unidas por cursos de agua de distinto orden. La vegetación es hidrófila con embalsados de camalotes y otras especies que forman islas flotantes, pajonales en cañadas y bañados, prados anegadizos en bancos de arena e isletas de bosque de especies de la Selva Paranense (Neiff, 2004).

Los esteros constituyen extensos paisajes que no ofrecen delimitación visual, son densamente vegetados con dominancia de plantas palustres, de pendiente muy escasa y presentan depresiones de agua estancada en forma permanente aunque con fluctuaciones del nivel que pueden dejar el suelo desprovisto de agua ocasionalmente. La alta productividad de plantas acuáticas, dan origen a la formación de suelos con horizonte orgánico superficial. En los sitios deprimidos del paisaje hay tendencia a la formación de turba con la peculiaridad de estar originada en la senescencia de plantas vasculares (y no musgos) (Neiff, 1997; 2003; 2004).

Los bañados, de menor superficie respecto de los esteros, son planicies con cuerpo de agua semipermanente situados en terrenos bajos de pendientes suaves, con fondos arenosos o areno arcilloso y horizonte orgánico superficial de pocos centímetros de espesor. En los estiajes suelen quedar sin agua generándose cambios apreciables en la vegetación pasando de una etapa dominada por plantas acuáticas a otra en la que gradualmente se incrementa la dominancia de plantas anfibias. Se consideran interfases entre áreas palustres de estero y la tierra firme (Neiff, 1997; 2003; 2004). Los malezales constituyen un tipo especial de bañados, topográficamente se encuentran más elevados que los anteriormente descriptos, ocupan suelos mal drenados y generalmente llanos aunque cubiertos por un microrelieve de túmulos que confieren una fisonomía característica. Al anegamiento estacional por lluvias locales se le suma el efecto de procesos erosivos locales, fuego y la actividad de agentes biológicos (hormigas y vacas) que pueden originar cambios direccionales (tendencia sucesional) hacia sistemas de menor capacidad de soporte biótico (Neiff, 2004).

Las grandes lagunas presentes en la Región de Iberá son en realidad lagos polimícticos que presentan la particularidad de que sus aguas tienen un intercambio muy dinámico con las aguas contenidas en los esteros adyacentes. En sus márgenes presentan formaciones de vegetación anfibia que crece sobre suelos turbosos propia de los esteros que presentan tendencia a crecer sobre las lagunas formando embalsados (Neiff, 2003; 2004).

Los embalsados pueden ser descriptos como verdaderas islas flotantes que pueden estar presentes en los distintos cuerpos de agua formadas por la acumulación de materia orgánica muerta o en descomposición de plantas flotantes y un entrelazado compacto de raíces (Neiff, 1999). Sobre estos suelos de pH ácido (histosoles) crecen plantas arraigadas de tamaño considerable y el sistema funciona como una verdadera turbera tropical. La diversidad de especies es muy alta, encontrándose desde plantas carnívoras, musgos propios de turberas, helechos y totoras, hasta árboles de gran porte como ombúes y laureles (Neiff, 1999).

Sectores del Macrosistema Iberá

Carnevali (2003) clasificó y caracterizó 10 unidades (Figura 1.5) de paisaje que, de acuerdo a su ubicación geográfica, se las agrupó en tres sectores: el Sector Occidental, el Sector Oriental y el Sector Central.

El Sector Occidental presenta tres subunidades, una pequeña planicie subcóncava

ubicada en el extremo NE del Sistema, seguida por una extensa faja literalmente ondulada de arenas pardo amarillentas hidromórficas dispuestas sobre el límite occidental de la depresión iberiana. Paralela a la faja arenosa anterior, otra de lomadas arenosas pardo-rojizas.

El Sector Oriental abarca cuatro grandes subunidades, dos ubicadas al NO formando parte del sector fitogeográfico de los Campos (Rincón de Santa María y Falso albardón del Iberá) y las otras dos al SO incluidas en el Distrito del Ñandubay (Dique natural sobre el Iberá y Colinas tabuliformes con sabanas de Ñandubay).

Finalmente el Sector Central, donde se llevó a cabo el presente trabajo (Ver Capítulo 2), constituye *sensu* Iriondo (1991) y Popolizio)1992), el lecho de sucesivos derrames del río Paraná a lo largo de épocas geológicas pasadas siendo una planicie de divagación paleofluvial y la actual depresión iberiana, con sus grandes esteros, el último cauce del río Corrientes. Este Sector presenta una planicie sedimentaria relativamente deprimida con extensas áreas cóncavas, palustres y lagunares, constituye un sistema cerrado al no recibir aportes de aguas superficiales externas y todas sus áreas emergentes soportan anegamiento e inundaciones episódicas a frecuentes. Los suelos son poco profundos, dispuestos sobre un material de muy baja permeabilidad por lo cual presenta un exceso de humedad por largos períodos, factores que le confiere condiciones generales de hydromorfismo muy marcados. Dichos factores determinan la dominancia de fisonomías vegetales herbáceas, regidas por comunidades de hidrófitas o acuáticas y de helofitas o palustres y, en menor escala, por pastizales y prados en su mayoría higrófilos, además de muy escasas formaciones leñosas. Comprende tres grandes subunidades: el preiberá o planicie de divagación paleofluvial, ubicado al NO del sector, presenta relieves acordonados y esteros dispuestos en abanico; la depresión periférica de los Esteros del Iberá con sus grandes lagunas redondeadas de extensos esteros y embalsados, incluyendo bancos arenosos semisumergidos; y la depresión y curso superior del río Corrientes.

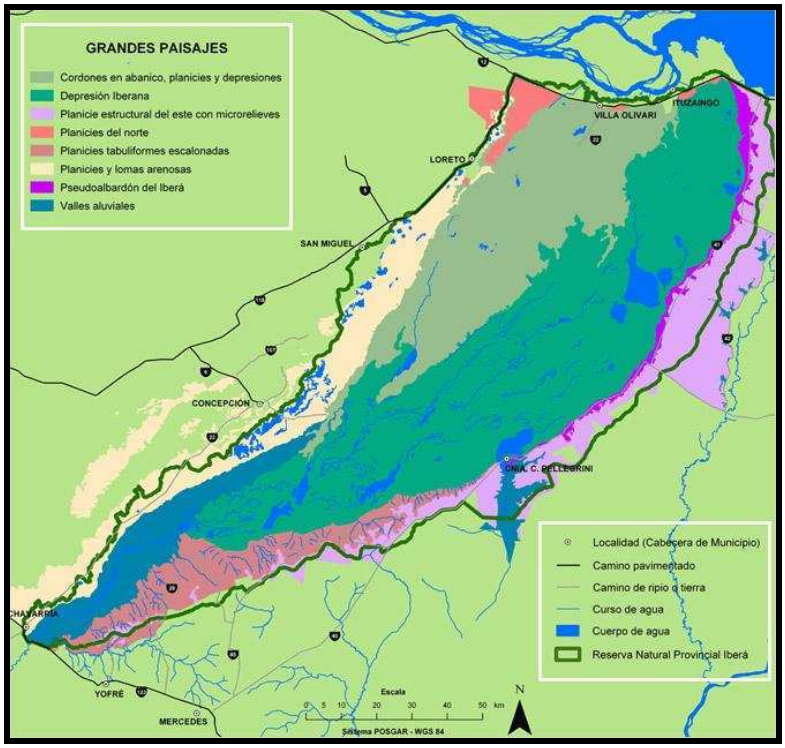


Figura 1.5. Unidades de paisaje del Macrosistema Iberá (fuente Conservation Land Trust, 2006).

.

Sitio Argentino de Producción Animal

Clima

El clima es subtropical húmedo, la temperatura mínima media mensual más baja se registra en junio y julio con valores comprendidos entre 16 y 17ºC. La mínima absoluta fue de -2ºC para la serie considerada. Durante el otoño e invierno se presentan frecuentes heladas. La temperatura máxima promedio más alta se registró en enero y febrero con valores de entre 27 y 28ºC, y las máximas absolutas llegaron a 45ºC (Neiff y Poi de Neiff, 2005).

Hubo un importante aumento en el volumen anual de lluvias, que pasó de una media histórica de 1.300 mm/año a 1.700-1.800 mm/año, debido al cambio climático ocurrido a comienzos de 1970 (Neiff y Poi de Neiff, 2005). Con ello, se produjeron cambios importantes en el escurrimiento, que se tornó difuso en tramos progresivamente mayores y provocó un alto efecto disipador de la vegetación (Neiff y Poi de Neiff, 2005) Si bien el tipo de clima se lo distingue por Subtropical sin estación seca, esto no quiere decir que las lluvias estén repartidas en forma pareja los doce meses del año, siendo las precipitaciones estivales (noviembre a marzo) superiores al resto del año con una reducción marcada durante el invierno (Fontan et al., 2003; Fundación ECOS Corrientes, 2004).

La presión atmosférica media anual es semejante en toda la región y su valor varía entre 1002 y 1005 h Pa, con valores más elevados entre junio y julio y mínimos en palos meses estivales. La variación de la radiación solar anual en promedio oscila entre 220 calorías/cm2/día en el sector sur a 290 calorías/cm2/día en el sector norte durante los mínimos de invierno, y de 500 a 650 calorías/cm2/día respectivamente, para los máximos de verano (Fundación ECOS Corrientes, 2004; EEA INTA Mercedes Corrientes, 2010).

A fines del invierno y comienzo de la primavera se aprecia el mayor número de días con cielo claro (nubosidad menor a 2/8 del cielo), variable que tiene un promedio de 110 días por año en el NE del área y 125 en el SO del macrosistema (Fundación ECOS Corrientes, 2004).

Capítulo 2

Identificación y caracterización de los ambientes presentes en el área de estudio

INTRODUCCIÓN

La estructura del hábitat, particularmente la vegetación, es una variable fundamental que se relaciona directamente con la diversidad animal (Rabinowitz, 1997). La abundancia y distribución de los recursos es una de las características ambientales de mayor influencia en la selección de hábitat de una especie, ya sea entre áreas dentro de su rango de distribución (escala de paisaje), dentro de un área por combinación de ambientes que le permitan una alta frecuencia de encuentros con aquellos recursos necesarios para su supervivencia (escala de macro-hábitat - Pedlar et al., 1997; Garshelis, 2000) o bien los elementos a utilizar dentro de los distintos ambientes (escala de micro-hábitat). La vegetación otorga las características estructurales de los ambientes (Rotenberry y Wiens, 1980) que serán utilizados o no por la especie a fin de cubrir sus principales requerimientos. En el caso del carpincho, el primer requisito es la disponibilidad de agua dado que es determinante en la distribución de la especie, seguido por el forraje, las áreas de descanso y refugio (Ojasti, 1973; Herrera y Macdonald, 1989). De esta forma, la vegetación y el agua constituyen los recursos más importantes para el carpincho. En el caso de la vegetación, no solo por su valor forrajero sino porque brinda refugio de depredadores, especialmente a las crías, sitios de nidificación, y reparo frente a bajas temperaturas o alta radiación solar. En el caso del agua, brinda refugio de depredadores, sitio de cortejo y cópula y termorregulación. Por lo tanto, el objetivo del presente capítulo fue identificar y caracterizar los diferentes ambientes presentes en el área de estudio basados en las características topográficas y fisonómicas de la vegetación. Dicha identificación y caracterización constituirá la base para los análisis de uso de hábitat del carpincho de los capítulos siguientes.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo en la estancia "Guayaibí" (28°00 S 57°18W) ubicada al Norte del sector central del Macrosistema Iberá (Carnevali, 2003), provincia de Corrientes (Argentina). El estudio se realizó en aproximadamente 750 ha que corresponden a un cordón arenoso, bordeado en el margen oriental por un extenso estero, en el borde occidental por bañados e interrumpido por cinco lagunas redondeadas de origen eólico-pseudokárstico (Carnevali, 2003; CLT, 2006; Heinonen com. pers.; Figura 2.2). El paisaje se caracteriza por un pastizal paja colorada (Carnevali, 2003) dominado por *Andropogon lateralis, Axonopus fissifolius* y *Rhynchospora barrosiana.* El área de estudio se encuentra temporalmente expuesta a una baja carga ganadera. Las lagunas redondeadas o cubetas de deflación son de

Sitio Argentino de Producción Animal

superficie definida con agua casi permanente. Su cobertura vegetal varía de acuerdo al grado de evolución y a su tamaño, en su parte central presentan embalsados debido al proceso de colmatación por sedimentación del material fino y a la vegetación palustre y de hidrófitos. En la periferia de las cubetas se distingue áreas ecotonales entre el ambiente terrestre y acuático-palustre originado como respuesta de las plantas al gradiente topográfico y factores edáficos asociados (Carnevali, 2003). El área está expuesta a una baja carga ganadera y es sometida a quemas de baja intensidad durante el otoño y el invierno en las zonas de pastizal (di Francescantonio, 2009).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una identificación preliminar delimitando el área de estudio, los cuerpos de agua y distintos ambientes basados en las características topográficas y fisonómicas de la vegetación. Dicha información se utilizó para elaborar un mapa temático de ambientes a través de un sistema de información geográfica utilizando el programa Arcview 3.2, a partir de la fotointerpretación de fotografías aéreas (escala 1:20000) e imágenes satelitales (Landsat y Google Earth 2011), con posterior corroboración a campo. Se realizó una caracterización general de los grandes cuerpos de agua permanentes y de superficie relativamente definida. Los ambientes de laguna (los cuales incluyen zonas bajas y zonas de interfases) fueron caracterizados además mediante las siguientes variables durante dos estaciones climático-hidrológicas contrastantes (Verano 2007- 2008 e invierno de 2007- 2008): área (A), perímetro (P), área del bajo (B), porcentaje de cobertura de bajo (%B), de interfase (%I), de embalsado en el bajo (%EB), de agua libre en el bajo (%ALB), de suelo anegado sin vegetación en el bajo (%SA), suelo sin vegetación en la interfase (%SV), de gramíneas y ciperáceas en el bajo no embalsado, en el embalsado y en la interfase (%GCB, %GCBE y %GCI, respectivamente). El A, P y B fueron mapeados a campo con posicionadores satelitales y los %B y %I calculados a partir de dichas estimaciones mientras que el resto de las variables fueron estimadas estacionalmente a través de fotografías aéreas y muestreos en parcelas al azar de 5 x 5 m en el bajo y de 1 x 1 m en zonas de interfase. Por último, se estimó el índice de Diversidad de Patton (1975), a fin de conocer la forma general que presentan las lagunas como la relación: $R = P / 2 \sqrt{\pi A}$. El valor de R varía entre 1 e infinito y puede clasificarse en rangos de clase: desde redondos ($R < 1.25$) a irregulares o amorfos ($R > 2$) (Henao, 1988; Villagrán et al., 2006). Estos cuerpos de agua lénticos permanentes serán considerados para el estudio de uso y selección a escala de paisaje (Capítulo 3).

Posteriormente, dado que los estudios a escalas más pequeñas (macro y microhábitat) se llevaron a cabo con grupos de carpinchos de las lagunas, se identificaron diferentes ambientes dentro de la lomada arenosa dado que los mismos no utilizan otros cuerpos de agua permanentes. Dentro de la lomada arenosa se realizaron censos de vegetación estacionales en proporción a la superficie de los ambientes definidos por la zonificación obtenida en el mapa temático. El número de censos en las interfases fue mayor a la correspondiente por la proporción del ambiente a fin de llegar a una buena estimación de la riqueza (Apéndice II). Las superficies de los ambientes resultantes del mapa temático fueron estimadas a través de un sistema de información geográfica utilizando el programa Arcview 3.2. Los censos se llevaron a cabo estimando la abundancia-cobertura de la vegetación utilizando la escala de Braun-Blanquet modificada (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Por otro lado se estimó el porcentaje de materia seca, suelo desnudo, agua libre, la altura de la vegetación y la profundidad

Sitio Argentino de Producción Animal

del agua cuando correspondía. Se utilizaron parcelas de 1 x 1m cuando solo existía un estrato herbáceo dominante, caso contrario se utilizaron parcelas de 5 x 5 m. Se realizaron un total de 1200 censos distribuidos estacionalmente (150 censos por estación durante dos años). Las campañas se realizaron siempre a fines de cada estación (1-20 de marzo la de verano; 1-20 de junio la de otoño; 1-20 de septiembre la de invierno; 20 de noviembre al 15 de diciembre la de primavera). Si bien el muestreo se realizó durante dos años (primavera de 2006-invierno de 2008) la caracterización en base a la abundancia cobertura de especies y sus diferencias estacionales se llevó a cabo para el período de un año por no mostrar grandes variaciones y para facilitar la interpretación de los resultados.

Las especies vegetales presentes en el área de estudio fueron colectadas y herborizadas para su posterior identificación en gabinete. El material herborizado se identificó utilizando floras regionales (Burkart, 1969, 1974, 1979, 1987; Arbo y Tressens, 2002), monografías, revisiones de distintos grupos taxonómicos y consultas a especialistas. También se cotejaron especímenes previamente identificados depositados en herbarios institucionales. Los ejemplares obtenidos se encuentran depositados en el herbario de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (BAFC). Para la nomenclatura de los taxones se siguió a Zuloaga y Morrone (1999).

Los promedios de las abundancias-coberturas para cada ambiente de cada estación fueron sometidos a un análisis de conglomerados o "cluster" utilizando el método de Ward como método de aglomeración y Bray Curtis como coeficiente de similitud a fin de analizar el agrupamiento de los censos correspondientes a cada ambiente a lo largo del año.

Se realizaron análisis de varianza multivariado (MANOVA) en cada estación a fin de evaluar las posibles diferencias entre los ambientes definidos considerando como variables dependientes la abundancia-cobertura de cada especie presente, el porcentaje de materia seca, suelo desnudo, agua libre, altura de la vegetación y profundidad del agua. Se consideró la prueba de Pillai por ser la más robusta al incumplimiento de los supuestos y se realizaron comparaciones múltiples través de la Prueba de Hotelling con nivel corregido por Bonferroni (Olson, 1976; Johnson y Field, 1993). En los casos en que el MANOVA mostró diferencias significativas se realizó un Análisis Discriminante (AD) a fin de interpretar cuales de las variables son las que mejor discriminan los grupos. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron puestos a prueba mediante el Test W de Shapiro-Willk y la Prueba de Homogeneidad de Matrices de Covarianzas. Las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad de la varianza fueron transformados con la función raíz cuadrada.

Para cada tipo de ambiente (considerando las cuatro estaciones) se estimó la riqueza total de especies (número de especies- S), la de diversidad de la vegetación estimada mediante el índice H' de Shannon-Wiener y la equitatividad (grado de uniformidad de las abundancias relativas de las especies-E) siendo E= H'/ ln S (Magurran, 1988, 1991). Posteriormente se realizó un MANOVA y un Análisis Discriminante para detectar diferencia entre ambientes y las variables mas involucradas en dicha separación. Dado que los estudios de uso y selección de hábitat se realizaron durante los dos años del período de estudio, se estimaron los porcentajes de cobertura de gramíneas, ciperáceas, materia vegetal verde, suelo sin vegetación (suelo desnudo y agua libre), graminiformes, latifoliadas y leñosas presentes en los distintos ambientes para cada estación de los dos años de muestreos, datos que serán utilizados para relacionar con los índices de selección en los Capítulos 4, 5 y 6.

Por último, a fin de estimar la efectividad del muestreo en los distintos ambientes se calculó la

curva de acumulación de especies a través de la riqueza observada (Colwell et al., 2004) con intervalos del 95% de confianza usando el programa EstimateS 7.5.0 (Colwell, 2005).

RESULTADOS

En el área de estudio se registraron un total de 144 especies vegetales, distribuidas en 96 géneros y 44 familias (Apéndice I, Tabla I.1). Las familias más representadas correspondieron a la familia Cyparaceae, Poaceae y Asteraceae (Figura 2.1). Del total de especies identificadas el 98% son nativas.

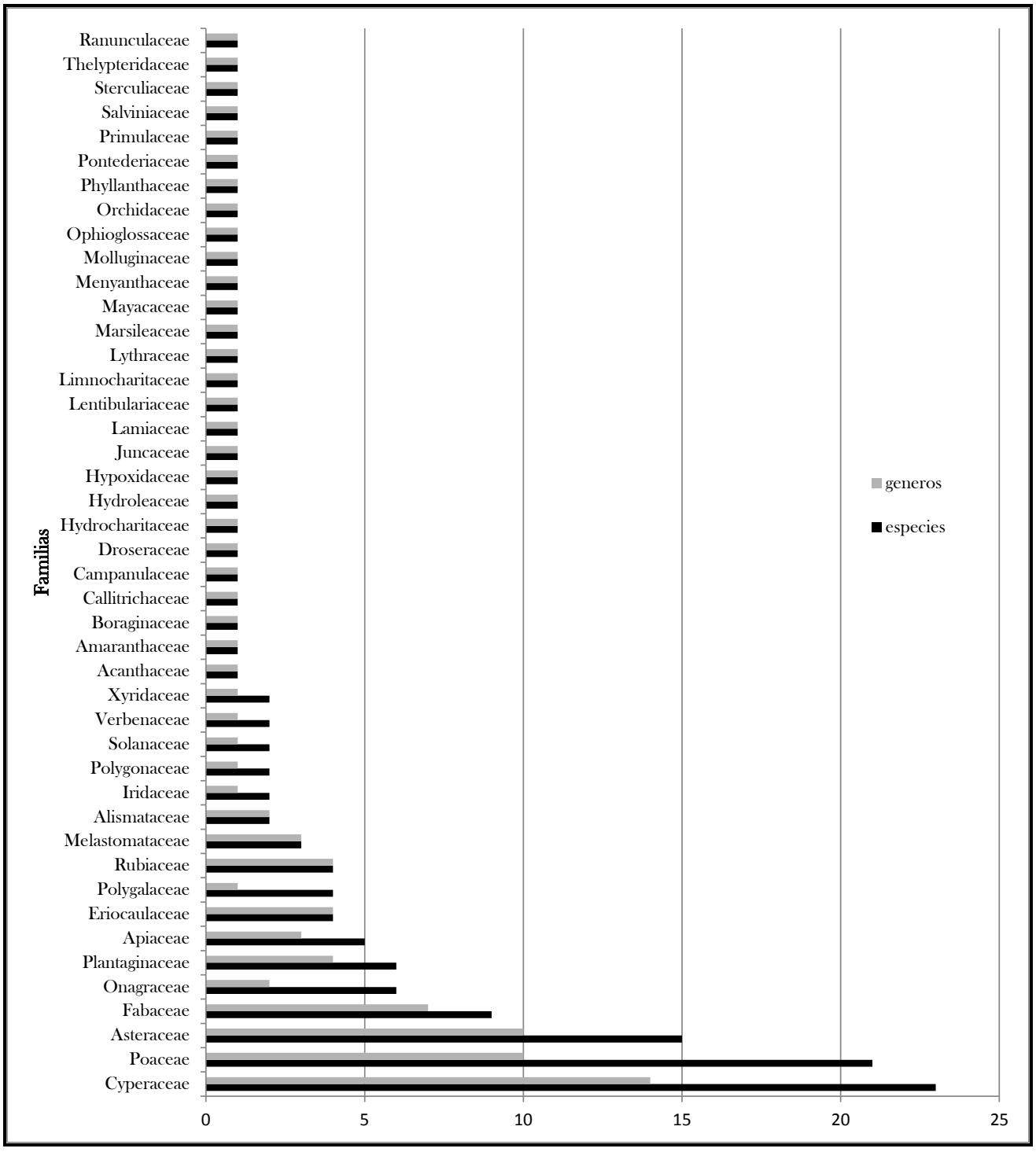


Figura 2.1: Número de especies y géneros registrados en el área de estudio.

El área de estudio presenta tres tipos de cuerpos de agua permanentes y de superficie relativamente definida: los estero, bañados y lagunas (Figura 2.2). El estero, ubicado en el sector oriental del área de estudio constituye una zona anegada de gran extensión densamente vegetada, si bien presentan variaciones estacionales en el nivel hidrométrico nunca presentó en su interior suelo descubierto de agua durante el período de estudio. El borde del estero presenta una pequeña zona ecotonal entre vegetación de zonas altas y vegetación palustre. Su interior, altamente vegetado y con baja cobertura de agua libre, alterna zonas de embalsado y zonas de pirizal. Los embalsados presentan un estrato bajo dominado por *Luziola peruviana*, *Hedyotis salzmannii,* y *Eleocharis minima* y como acompañantes *Hydrocotile verticilata, Pontederia subovata, Ninfoides indica* y *Xirus jupicai*, un estrato medio dominado por *Eupatorium laetevirens* y *Xirus jupicai* y un estrato alto dominado por *Cephalantus glabratus.* Estos ambientes de embalsado con *C. glabratus* son similares a los que presentan las lagunas y bañados pero con una mayor densidad de vegetación y una mayor altura (mayor a 2 m). Las zonas de pirizal están dominadas como su nombre lo indica por *Cyperus giganteus* (pirí) y *Salvinia biloba*, y como acompañantes *Hydrocotyle verticillata* e *H. ranunculoides, Limnobium spongia, Luziola peruviana, Eleocharis viridans, Cyperus haspan* y *Sagittaria rhobifolia*. La presencia de zonas con pirizal constituye la mayor diferencia con el resto de los cuerpos de agua brindando un estrato alto de mayor densidad que el resto. La cobertura y estabilidad del embalsado es mayor que la de las lagunas y bañados así como su cobertura vegetal.

Los bañados de mucha menor extensión y de forma alargada, al igual que los esteros presentan una zona de interfase o ecotono estrecha. En su interior presenta espejos de agua libre de aproximadamente 35% del área del bajo, la cual es relativamente variable por estación con manchones de *Pontederia subovata*. Presentan embalsados más grandes y estables que los de las lagunas, con un estrato alto con *C. glabratus* cuya altura varía entre 1,5 y 1,8 m y *Aeschynomene montevidensis* cuya altura supera los 2 m. El estrato medio está dominado por *Eupatorium laetevirens* y *Xirus jupicai* y un estrato bajo dominado por *Luziola peruviana* y *Eleocharis minima* y *Echinodorus bolivianus* y *Hedyotis solzmannii* como acompañantes. Las comunidades presentes son muy similares tanto en su fisonomía como por su composición específica a la de las lagunas.

Las lagunas redondeadas de tamaños variables son los ambientes que presentaron mayores variaciones en el nivel hidrométrico durante el período de estudio, así como drásticas variaciones en la cobertura vegetal, agua libre y suelo desnudo a lo largo del año. Hay diferencias entre la zona marginal (Interfases) y áreas centrales (bajos). Las interfases ocupan un anillo entre 10 y 20m de ancho que están pobladas de gramíneas y ciperáceas en las zonas más cercanas a las tierras altas y por plantas sumergidas en las cercanías al bajo. Si bien es factible en períodos hiperhúmedos que dichas lagunas se conecten, sólo se observó conexión entre dos de ellas representadas en la figura 2.3 como una laguna temporaria. En la tabla 2.1 se presenta a modo comparativo los valores de las distintas variables físicas, fisonómicas y de vegetación medidas en las diferentes lagunas. Las comunidades presentes en las lagunas son detalladas a continuación cuando se describen los distintos ambientes presentes en la laguna.

Tabla 2.1. Variables físicas y de vegetación de las diferentes lagunas durante las estaciones de verano de 2007-2008 (V07 y V08,) e invierno (I07 e I08). A: área (ha); P: perímetro (m); B: área del bajo (ha); R: Índice de diversidad de Patton; %B: % de bajo; %I: % de interfase; %EB: % de embalsado en el bajo; %ALB: % de agua libre en el bajo; %SA: % de suelo anegado sin vegetación en el bajo; %SV: % suelo sin vegetación en la interfase; %GCB, %GCBE y %GCI: % de gramíneas y ciperáceas en el bajo no embalsado, en el embalsado y en la interfase, respectivamente.

Laguna	Estación	A	P	B	R	%B	%I	%EB	%ALB	%SA	%SV	%GCB	%GCE	%GCI
L1	I07	4,76	1125,7	2,42	1,5	0,51	0,49	30	45	20	65	5	45	27
	I08							20	20	20	40	5	43	28
	V07							45	20	25	45	18	55	36
	V08							60	0	40	40	12	52	31
L2	I07	6,59	1121,69	4,45	1,2	67,5	32,5	45	40	0	40	10	23	30
	I08							60	5	5	10	22	21	27
	V07							70	10	5	15	25	29	45
	V08							60	5	30	35	21	25	42
L3	I07	12,7	1293,64	9,6	1,0	75,6	24,4	30	35	25	60	5	26	32
	I08							35	15	50	65	0	28	33
	V07							45	20	25	45	10	35	30
	V08							20	15	40	55	16	41	36
L4	I07	13,92	1476,01	9,93	1,1	71,3	28,7	40	30	30	60	0	16	38
	I08							45	15	40	55	0	14	36
	V07							55	30	5	35	25	42	48
	V08							70	10	5	15	23	39	44

En la figura 2.3 se presentan los distintos ambientes identificados a priori dentro de la lomada arenosa: las zonas más altas de la lomada (alto), lagunas redondeadas de las cuales se distinguen tres áreas claramente diferenciadas por el gradiente topográfico: las áreas ecotonales y las áreas bajas de las lagunas. En la periferia se distinguen áreas ecotonales entre el ambiente terrestre y acuático-palustre divisándose una interfase alta (anegada sólo en algunos momentos de la temporada de lluvias) y una Interfase baja (la cual está cubierta de agua durante la época de lluvias). En el bajo podemos distinguir áreas de embalsado y áreas de agua libre y vegetación acuática palustre. Por otro lado, inserto en las lomadas encontramos lagunas temporarias, las cuales sólo se recargan de agua durante lluvias prolongadas o intensas. En la figura 2.4 se muestra el perfil de los distintos ambientes. El análisis de conglomerados (Figura 2.5) separa tres grandes grupos: las zonas altas (Grupo A), las zonas bajas (Grupo B) y las áreas ecotonales y lagunas temporarias (Grupo C). Dentro del grupo C se presentan dos subgrupos determinados por su estacionalidad climático hidrológica y no por su posición topográfica.

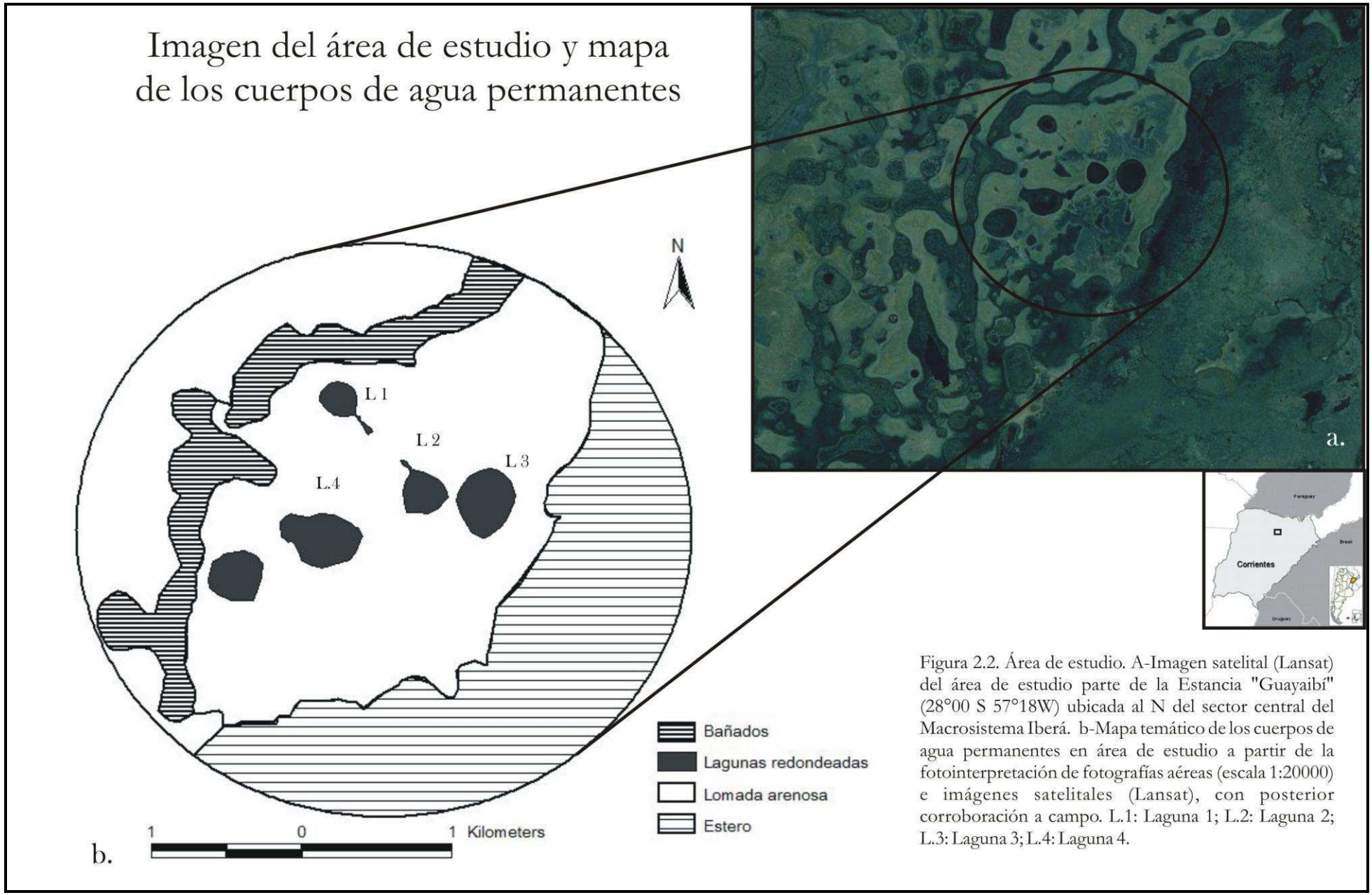


Figura 2.2. Área de estudio. A-Imagen satelital (Lansat) del área de estudio parte de la Estancia "Guayaibí" (28°00 S 57°18W) ubicada al N del sector central del Macrosistema Iberá. b-Mapa temático de los cuerpos de agua permanentes en área de estudio a partir de la fotointerpretación de fotografías aéreas (escala 1:20000) e imágenes satelitales (Lansat), con posterior corroboración a campo. L.1: Laguna 1; L.2: Laguna 2; L.3: Laguna 3; L.4: Laguna 4.

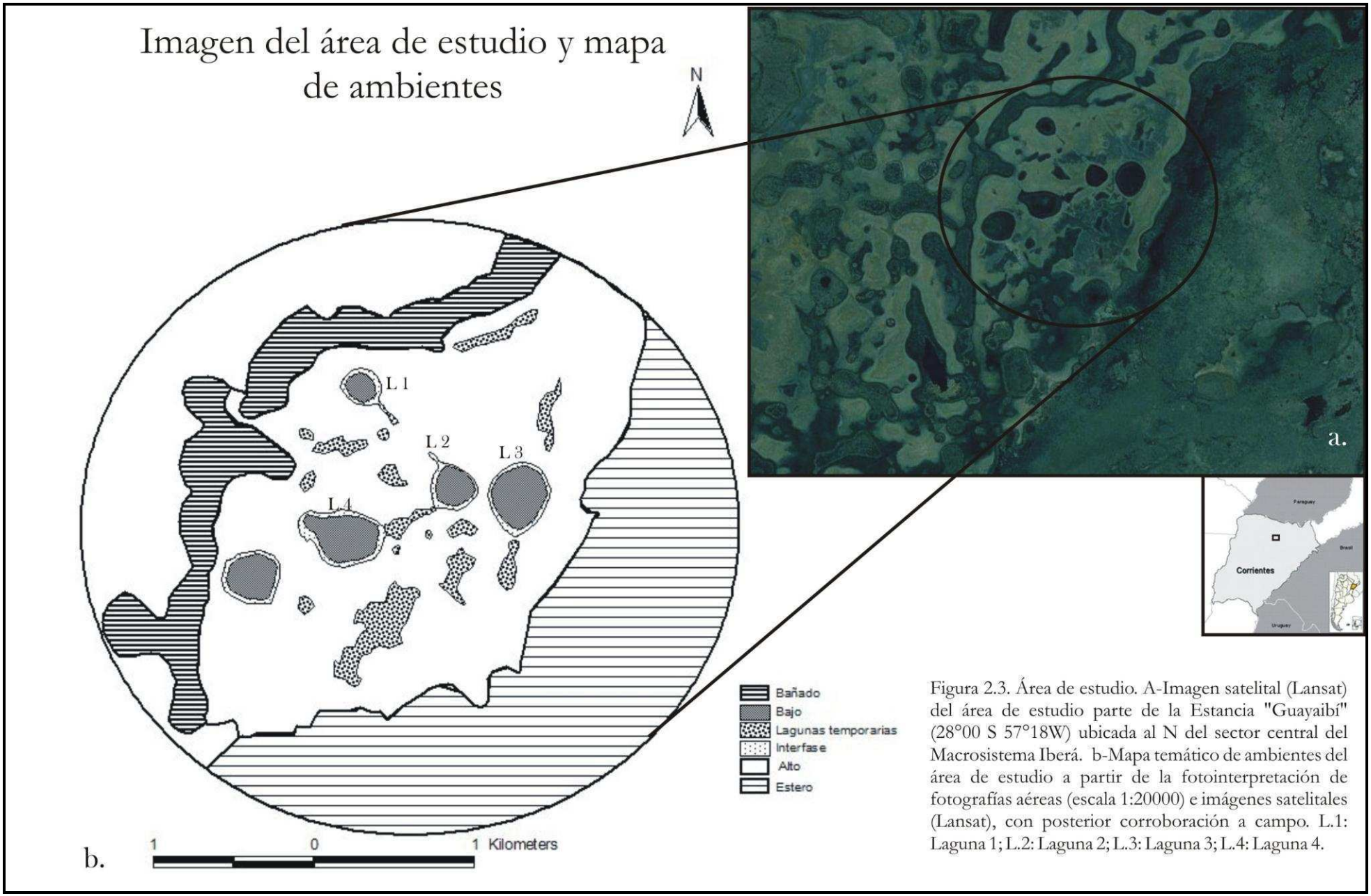


Figura 2.3. Área de estudio. A-Imagen satelital (Lansat) del área de estudio parte de la Estancia "Guayaibí" (28°00 S 57°18W) ubicada al N del sector central del Macrosistema Iberá. b-Mapa temático de ambientes del área de estudio a partir de la fotointerpretación de fotografías aéreas (escala 1:20000) e imágenes satelitales (Lansat), con posterior corroboración a campo. L.1: Laguna 1; L.2: Laguna 2; L.3: Laguna 3; L.4: Laguna 4.

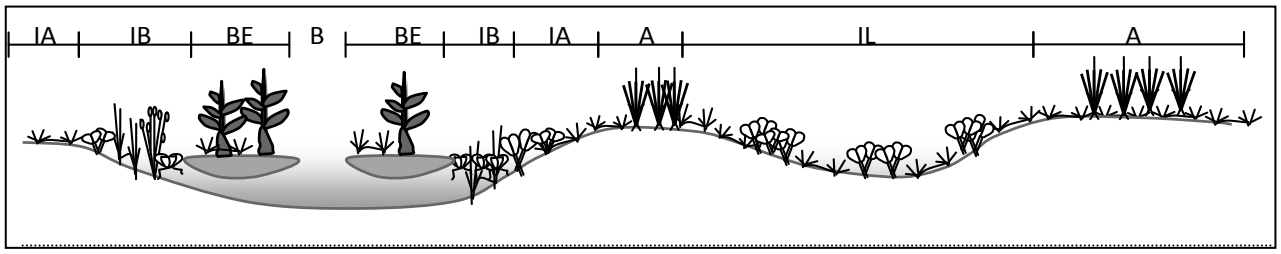


Figura 2.4. Perfil esquemático de los ambientes y su vegetación presentes en el área de estudio (28°00 S 57°18W). IA: Interfase alta; IB: Interfase baja; BE: embalsado; B: bajo sin embalsado; A: alto; IL: lagunas temporarias. : gramíneas y ciperáceas de alto porte; : gramíneas y ciperáceas de bajo porte, vegetación acuática arraigada al fondo; : leñosas; vegetación acuática flotante. Este esquema no incluye bañados y esteros.

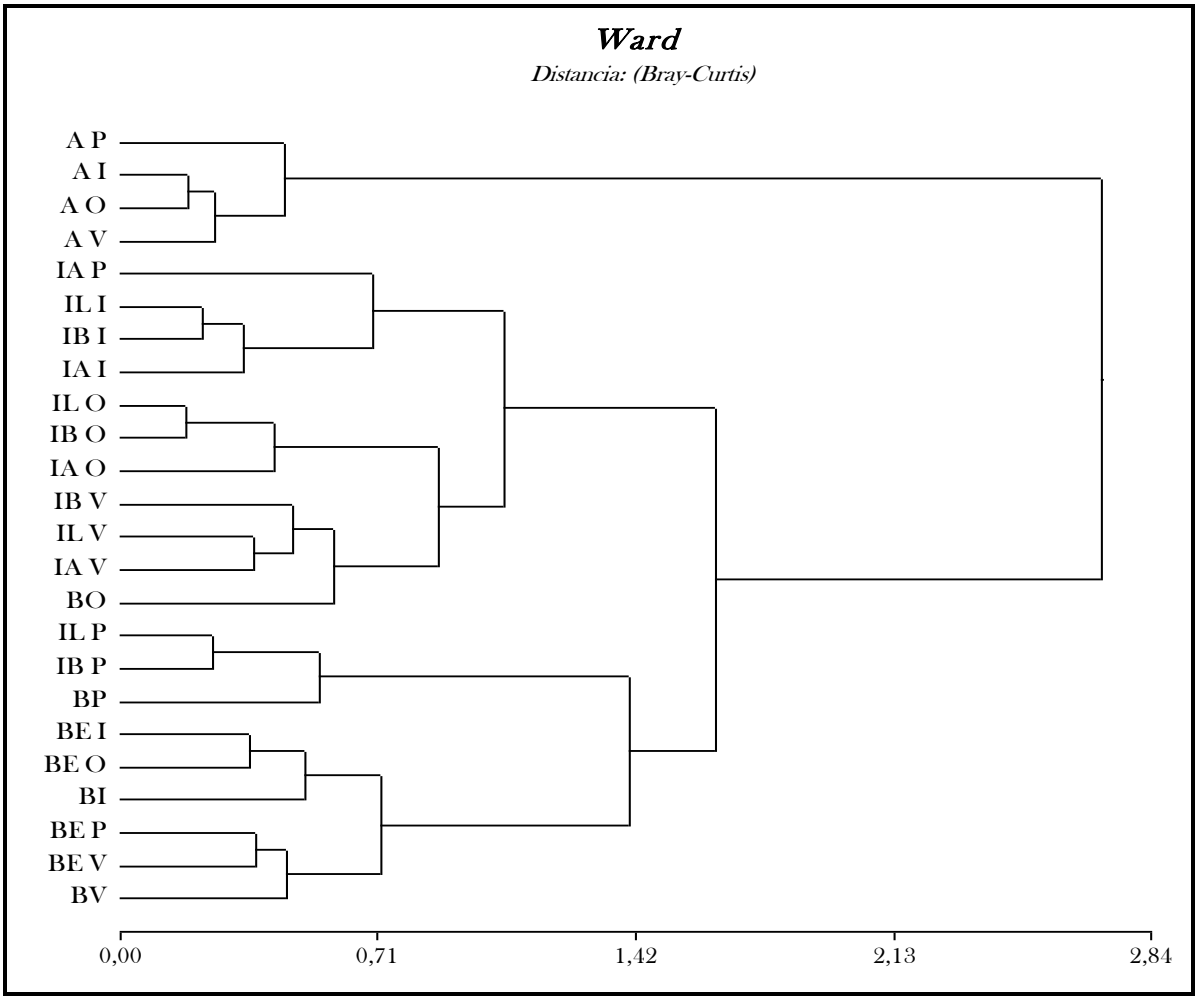


Figura 2.5. Análisis de conglomerados para las abundancias promedios de las especies de los ambientes de Alto (A); Bajo (B); Bajo embalsado (BE); Interfase alta (IA); Interfase baja (IB) y Lagunas temporarias (IL) en las cuatro estaciones del año: Invierno (I); Primavera (P); Verano (V) y Otoño (O). Método de Ward, distancia de Bray Curtis. Correlación cofenética= 0.75.

Los análisis de varianza multivariados realizados entre los ambientes mostraron diferencias en la composición de especies en todos las estaciones (verano: Traza de Pillai: 3.95; p< 0.0001; otoño: Traza de Pillai: 3.73; p< 0.0001; invierno: Traza de Pillai: 3.82; p< 0.0001 y primavera: Traza de Pillai: 3.82, p< 0.0001). Durante el verano se encontraron diferencias significativas entre todos ambientes, pero durante el otoño, los ambientes de Laguna temporales y de Interfase baja no mostraron diferencias significativas. Durante el invierno y la primavera, las lagunas temporales y la Interfase alta no mostraron diferencias significativas.

A continuación se presenta una descripción de cada tipo de ambientes y sus variaciones a lo largo del año, los valores de riqueza, diversidad y equitatividad de los distintos ambiente se presentan en la Tabla 2.3:

Zonas altas (A): Las zonas altas están constituidas por dos tipos de pastizales. Un pastizal alto dominado por una especie cespitosa de alto porte, *Andropogon lateralis*, donde *Rhynchospora barrosiana, R. emaciata, Centella asiatica* y *Eragrostis bahiensis* son las especies acompañantes (Figura 2.6). La altura de las plantas varía entre 30-70 cm mientras que sus espigas alcanzan los 160 cm. Por otro lado, se encuentra un pastizal de bajo porte con especies rastrero-estoloníferas dominado por *Axonopus fissifolius, Paspalum pumilum y P. almum* con *Centella asiatica* y *Panicum schwackeanun* como acompañantes. La altura media de dicho pastizal es de 10 cm y aún en estado reproductivo no supera los 20 cm. Ambos pastizales presenta un 4 % de suelo desnudo anual.

Las zona altas presentan variaciones significativas entre todas las estaciones lo largo del año (Traza de Pillai: 4.10; p< 0.0001). Los dos primeros ejes del análisis discriminante explican un 85.5% de la variación total (Figura 2.7) indicando en el primer eje (74%) una separación de las zonas altas durante la primavera y el resto de las estaciones, con una mayor presencia de *Paspalum pumilum, Axonopus fissifolius y Rhynchospora barrosiana,* mientras que el resto de las estaciones son separadas en el segundo eje (15%) observando un gradiente desde el verano hacia el invierno. En el extremo negativo (verano) las especies que discriminan son *Aeschynomene lorentziana*, en el extremo positivo (Invierno) aumenta la presencia de *Paspalum pumilum* y la cobertura de materia seca mientras que durante el otoño se presentan valores medios de dichas especies.

Figura 2.6. Ambiente alto. A. Pastizal alto; B: pastizal de bajo porte.

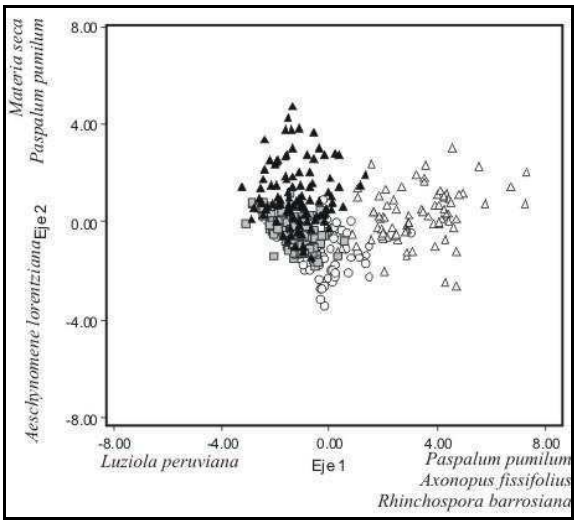


Figura 2.7. Resultados del análisis discriminante para las zonas altas en las distintas estaciones del año. Triángulos negros: invierno; cuadrados grises: otoño; círculos blancos: verano; triángulos blancos: primavera.

Lagunas temporarias: Las lagunas temporarias están sometidas a intensas fluctuaciones en el nivel del agua debido a que se recargan de agua durante lluvias prolongadas o intensas. Su composición florística depende de dicho estado, presentando desde especies características de ambientes terrestres a acuático palustres. Las especies dominantes características de ambientes terrestres son *Paspalum pumilum*, *Rhynchospora barrosiana*, *Centella asiatica* y *Axonopus fissifolius*, todas de bajo porte menor a 10 cm de altura, mientras que las acuatico- palustres dominantes son *Hedyotis salzmannii, Polygonun punctatum, Eleocharis minima, Luziola peruviana* y *Pontederia subovata* (Figura 2.8). Dicho ambiente presentó un 9% de promedio anual de suelo desnudo.

Estacionalmente, se encontraron diferencias entre todas las estaciones (Traza de Pillai: 8.29; p< 0.0001). El primer eje del análisis discriminante explica el 85.4% de la separación de los grupos. Hacia el extremos positivo se encuentra el invierno y el otoño con alta cobertura de materia seca y presencia de *Polygonum punctatum*, *Conyza bonariensis* y *Paspalum pimilum*. En el extremo negativo del eje 1 se agrupan las parcelas de primavera con *Hydrolea spinosa, Panicum schwackeanum* y *Bacopa salzmanii*. Por otra parte, el eje 2, que explica un 13% de la separación de los grupos, permite discriminar los censos del verano con la presencia de *Eleochares minima, Hyptis brevipes, Ludwigia irwinii, Steinchisma decipiens* (Figura 2.9).

Figura 2.8. Lagunas temporarias. A. laguna temporaria sin agua. B. laguna temporaria con agua.

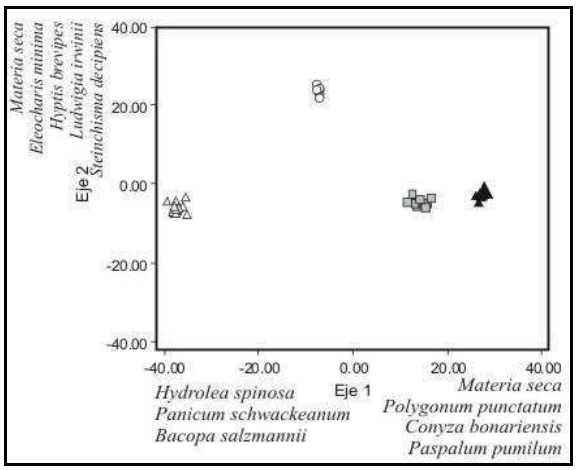


Figura 2.9. Resultados del análisis discriminante para las lagunas temporarias en las distintas estaciones del año. Triángulos negros: invierno; cuadrados grises: otoño; círculos blancos: verano; triángulos blancos: primavera.

Interfase alta: La interfase alta constituye un ecotono entre en ambiente de zonas altas y el ambiente acuático palustre (Figura 2.10). Se caracteriza por la presencia *Paspalum pumilum, Hedyotis salzmannii, Eleocharis minima* e *Hydrocotile verticilata* como especies dominantes y *Luziola peruviana, Centella asiática* y *Axonopus fissifolius* como especies acompañanates**.** Su altura no supera los 15 cm.

La interfase alta presenta diferencias a lo largo del año entre todas las estaciones (Traza de Pillai: 10.61; p< 0.0001). Los dos primeros ejes explican el 83.6% de la diferencia entre grupos, el primer eje (54%) separa la interfase alta de invierno del resto de las estaciones, las cuales son separadas por el segundo eje (29.6%). En el extremo positivo del primer eje se separan los censos de primavera con *Eleocharis minima, Axonopus fissifolius, Pontederia subovata, Rhynchospora barrosiana* y *Salvinia biloba.* Hacia el extremo negativo se separan los censos de otoño con *Gamochaeta filaginea* y *Fimbristylis dichotoma*. El invierno se diferencia del resto de las estaciones por la presencia de *Fuirena sp.* y *Panicum Schwackeanum* (valores positivos del eje 2) y las variables que mejor explican la separación de los censos del verano (valores negativos del eje 2) con la presencia y/o mayor abundancia de *Helanthium bolivianum*, *Axonopus fissifolius* y *Ludwidia irwiñii* (Figura 2.11).

Figura 2.10. Interfase alta. A. Interfase alta durante la estación húmeda (Primavera-verano). B. Interfase alta durante las estaciones secas (Otoño- Invierno).

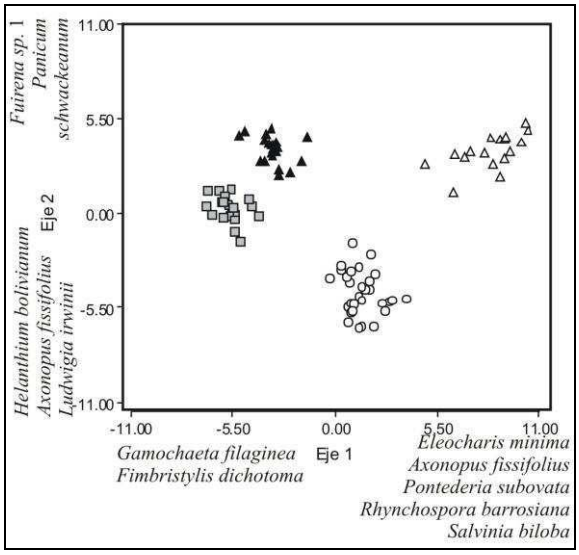


Figura 2.11. Resultados del análisis discriminante para las zonas altas en las distintas estaciones del año. Triángulos negros: invierno; cuadrados grises: otoño; círculos blancos: verano; triángulos blancos: primavera.

Interfase baja: La interfase baja se caracteriza por *Pontederia subovata*, *Luziola peruviana* y *Polygonun punctatum* como especies dominantes y

Eleocharis viridans y *Hedyotis salzmannii* como acompañantes (Figura 2.12). Durante la época de lluvias presentan aproximadamente un 10% de su superficie con agua libre y la profundidad del agua varía entre 10 - 45 cm. En ausencia de agua presenta un 10% de suelo desnudo y la altura *Polygonun punctatum* varía entre 15 - 30 cm mientras que el resto de la vegetación no supera los 10 cm.

La Interfase baja también presenta diferencias estacionales (Traza de Pillai: 12.84; p< 0.0001). Los dos primeros ejes del análisis discriminante explican el 84.7% de la separación entre grupos. En el primer eje (63.2%) encontramos hacia los valores negativos las parcelas correspondientes al otoño y al invierno mientras que la primavera y el verano se encuentran hacia los valores positivos. El eje 2 (21.5) separa al otoño y al verano del resto de las estaciones (Figura 2.13).

Figura 2.12. Interfase baja. A. Interfase alta durante la estación húmeda (Primavera-verano). B. Interfase baja durante las estaciones secas (Otoño-Invierno).

Los censos de verano se diferencian por la presencia de *Bacopa salzmanii*, *Axonopus fissifolius* e *Hyptis brevipes*. Mientras que el otro extremo del eje (valores negativos) el invierno se diferencia por la presencia y mayor abundancia de *Hedyotis salzmanii*, *Polygonum punctatum, Hydrocotile verticillata, Paspalum pimilum* y *Fuirena sp. 1*. La primavera (valores positivos del eje 2) se caracteriza por la mayor cobertura de *Pontederia subovata y Salvinia biloba.*

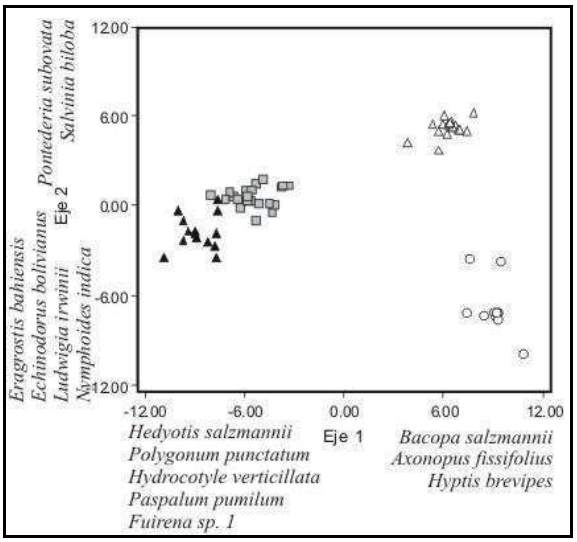


Figura 2.13. Resultados del análisis discriminante para las Interfases bajas en las distintas estaciones del año. Triángulos negros: invierno; cuadrados grises: otoño; círculos blancos: verano; triángulos blancos: primavera.

Bajo: Los ambientes de bajo están dominados por *Luziola peruviana*, *Nymphoides índica*, *Hydrolea spinosa* y como acompañantes *Hedyotis salzmannii*, *Polygonum punctatum* y *Eichornia crassipes* (Figura 2.14). Durante el período de lluvias presenta un 36% de agua libre y una profundidad de agua promedio de 1,5 m. En la época más seca (otoño) presenta un suelo anegado libre de vegetación del 52%.

En el bajo también se encontraron variaciones estacionales (Traza de Pillai: 34.13; p< 0.0001), los dos primeros ejes del análisis

discriminante explican el 97.9% de la separación entre grupos (Figura 2.15). En el primer eje (76.4%) encontramos hacia los valores negativos los censos correspondientes al otoño caracterizados por una alta cobertura de suelo desnudo y agua libre, *Eleocharis minima*, *Polygonum punctatum* y *Hedyotis salzmanii*. El resto de las estaciones con presencia de *Helanthium bolivianum* y *Cephalanthus grabatus* se diferencian en el segundo eje (21.5%). Hacia el extremo positivo se diferencia el invierno con presencia de *Hydrocotyle verticillata*, *Polygonum punctatum* y *Eleocharis minima* y hacia los valores negativos del eje se diferencia la primavera con una mayor presencia de *Xyris jipicai* y *Nymphoides indica*.

Figura 2.14. Bajo no embalsado. A. Bajo durante la estación húmeda (Primavera-verano). B. Bajo durante las estaciones secas (Otoño- Invierno).

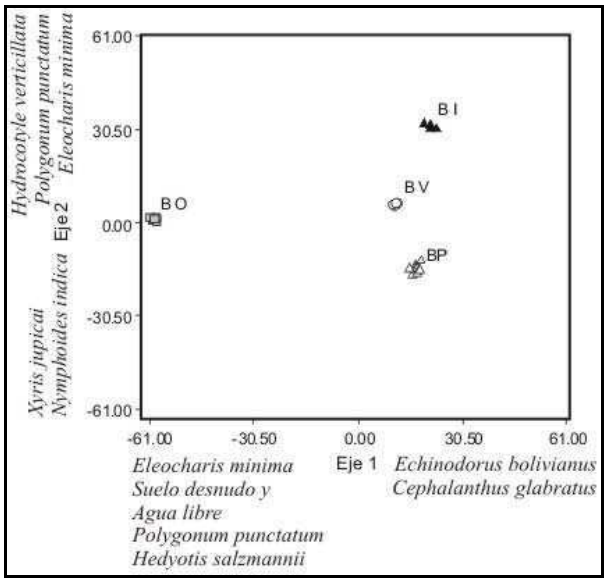


Figura 2.15. Resultados del análisis discriminante para el bajo en las distintas estaciones del año. Triángulos negros: invierno; cuadrados grises: otoño; círculos blancos: verano; triángulos blancos: primavera.

Bajo embalsado: El embalsado es una ambiente codominado por *Luziola peruviana*, *Hydrolea spinosa, Hedyotis salzmannii* y *Eleocharis minima* y como acompañantes, *Hydrocotile verticilata, Ninfoides indica, Xirus jupicai* y *Cephalantus glabratus*. Presenta en promedio un 11 % de suelo desnudo. En cuanto a la altura de la vegetación se reconocen tres estratos. El más alto, con la presencia de *Cephalantus glabratus* que alcanza los 200 cm; un estrato medio entre 15 – 60 cm con *Eupatorium laetevirens, Hydrolea spinosa* y *Ludwigia* spp. y un estrato bajo inferior a los 15 cm dominado por gramineas y latifoliadas de bajo porte (Figura 2.16).

Si bien el embalsado es el ambiente más estable estacionalmente el MANOVA presentó diferencias entre las estaciones (Traza de Pillai: 5.90; $p< 0.0001$), las comparaciones múltiples presentaron diferencias entre el Otoño-Invierno con la Primavera-Verano (Figura 2.17). Las estaciones frías se diferencian por una mayor cobertura de materia seca y suelo desnudo y presencia y mayor cobertura de *Cyperus haspan* y *Polygonum punctatum*. Mientras que las estaciones cálidas se diferencian por una mayor cobertura

de *Eleocharis obtusetrigona*, *Ascolepis brasiliensis* y *Rhynchospora emaciata.*

Figura 2.16. Bajo embalsado. A. Embalsado durante la estación húmeda (Primavera-verano). B. Embalsado durante las estaciones secas (Otoño-Invierno).

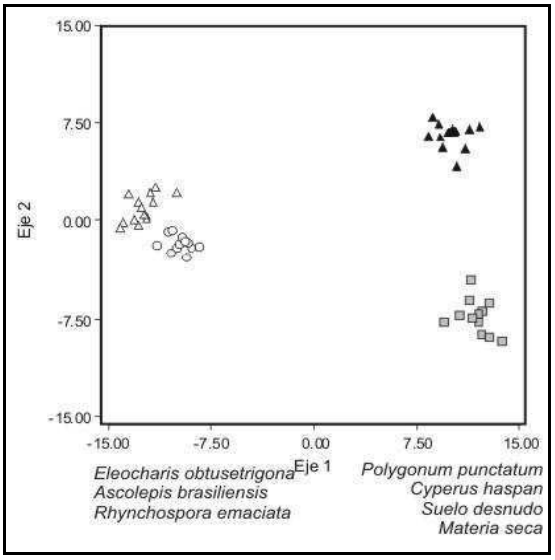


Figura 2.17. Resultados del análisis discriminante para las Interfases bajas en las distintas estaciones del año. Triángulos negros: invierno; cuadrados grises: otoño; círculos blancos: verano; triángulos blancos: primavera.

A modo de síntesis, en la tabla 2.2 se presenta un resumen con las principales características de los ambientes.

Los distintos ambientes difieren en los atributos comunitarios analizados (S, H y E) (Traza de Pillai: 1.7; $p< 0.0001$). Los altos y los bajos difieren del resto de los ambientes (Tabla 2.3). Los dos primeros ejes del análisis discriminante explican el 98.8% de la separación de los ambientes. El alto se diferencia por una mayor riqueza y una menor equitatividad mientras que el bajo se diferencia del resto de los ambientes por una mayor equitatividad y menor diversidad.

Tabla 2.2. Principales características de los ambientes identificados en el área de estudio.

Unidades Ambientales	Fisonomía de la vegetación	Altura de la vegetación	Especies dominantes	Período con agua
Alto	pastizal alto dominado por una especie cespistosa de alto porte	30-70 cm las espigas superan 150 cm	*Andropogon lateralis*	solo presenta anegamiento de corta duración frente a lluvias prolongadas o intensas o durante inundaciones extraordinarias
	pastizal de bajo porte dominado por especies rastrero-estoloníferas	5-15 cm las espigas no superan 30 cm	*Axonopus fissifolius, Paspalum pumilum* y *P. almum*	
Lagunas temporarias	comunidades de hábito acuático-palustres (primavera-verano)	-	*Hedyotis salzmannii, Polygonun punctatum, Eleocharis minima, Luziola peruviana* y *Pontederia subovata*	durante la época más lluviosa (primavera-verano)
	comunidades terrestres (otoño-invierno)	durante la época seca alcanza los 40 cm	*Paspalum pumilum*, *Rhynchospora barrosiana*, *Centella asiatica* y *Axonopus fissifolius*	
Interfase alta	Comunidades dominadas por latifoliadas y graminiformes de bajo porte	no supera los 15 cm	*Paspalum pumilum, Hedyotis salzmannii, Eleocharis minima* e *Hydrocotile verticilata*	durante determinados momentos de la época más lluviosa (primavera-verano)
Interfase baja	comunidades de hábito acuático-palustres	-	*Pontederia subovata*, *Luziola peruviana* y *Polygonun punctatum*	durante la época más lluviosa (primavera-verano)
Bajo embalsado	estrato alto de leñosas arbustivas	supera los 2m	*Cephalantus glabratus*	solo cuando el embalsado está hundido
	estrato medio de leñosas y latifoliadas	15-60 cm	*Eupatorium laetevirens, Hydrolea spinosa* y *Ludwigia* spp.	
	estrato bajo de latifoliadas y graminiformes	no supera los 15 cm	*Luziola peruviana*, *Hydrolea spinosa, Hedyotis salzmannii* y *Eleocharis minima*	
Bajo no embalsado	comunidades de hábito acuático palustres	-	*Luziola peruviana*, *Nymphoides índica*, *Hydrolea spinosa* y *Pontederia subovata*	presenta agua durante todo el año, en el otoño y el invierno puede presentar suelo anegado o pantanoso

Sitio Argentino de Producción Animal

Tabla 2.3. Comparaciones múltiples del MANOVA realizado para la riqueza (S), Diversidad (H) y equitatividad (E) de los distintos ambientes (Amb). A: Alto; B: Bajo; BE: Bajo embalsado; IA: Interfase alta; IB: Interfase baja; LT: Lagunas temporarias.

Amb	S	H	E			
B	14.5	2.14	0.8	a		
A	49.5	2.43	0.63		b	
IB	28	2.38	0.72			c
LT	30.75	2.61	0.77			c
BE	34.75	2.57	0.73			c
IA	32.5	2.73	0.79			c

Letras distintas indican diferencias significativas (p< 0.05).

La abundancia promedio de las especies vegetales relevadas en los distintos ambientes se presenta en la Tabla I.2 del Apéndice I. Los valores de porcentajes de cobertura de gramíneas, ciperáceas, materia vegetal verde, suelo sin vegetación (suelo desnudo y agua libre), graminiformes, latifoliadas y leñosas presentes en los distintos ambientes para cada estación se presentan en la tabla 2.4. El segundo año de muestreo (primavera de 2007-invierno de 2008) fue relativamente más seco (843,5 mm frente a 1481,9 mm el primer período) que el primer año presentando menores valores de graminiformes y materia vegetal verde sobre todo en el alto y en la en la interfase alta.

Las curvas de acumulación de especies (Función Mao Tau) en las distintas estaciones para los ambientes de menor proporción en el área de estudio muestran que el número de parcelas censadas fue relativamente adecuado salvo algunas estaciones del ambiente de Bajo (Apéndice II). Dicho ambiente es relativamente homogéneo dentro de cada estación y durante las estaciones de agua alta se hace prácticamente inaccesible.

Tabla 2.4. Valores de porcentajes de cobertura de materia seca (MS), suelo sin vegetación (SSV), gramníneas (G), ciperáceas (C), graminiformes (GF), Latifoliadas (LF), leñosas (LÑ) y Materia vegetal verde (MVV) en los distintos ambientes a lo largo de las estaciones. B: bajo; I: interfase; LT: lagunas temporarias; A: alto; P: primavera; V: verano; O: otoño; In: invierno.

Año	Amb	Estación	MS	SSV	G	C	LAT	GF	LEÑ	MV
P06-I07	B	P	0,00	10,82	4,56	0,00	77,95	4,56	6,68	89,18
		V	0,00	38,50	0,70	0,66	47,37	1,39	12,74	61,50
		O	0,00	58,92	11,70	0,43	19,71	13,51	7,87	41,08
		I	1,23	12,40	10,16	10,37	56,03	20,53	9,82	86,38
	BE	P	0,96	3,34	0,03	43,46	38,47	55,13	2,10	95,70
		V	0,00	4,32	12,29	20,84	42,97	35,22	17,49	95,68
		O	0,00	29,09	12,18	6,16	42,64	20,82	7,45	70,91
		I	1,01	22,46	19,79	15,94	35,42	35,73	5,38	76,53
	IB	P	1,29	13,17	12,77	19,86	49,02	32,86	3,66	85,54
		V	2,13	14,75	2,85	2,05	76,17	4,90	2,06	83,13
		O	0,00	50,64	5,22	1,16	42,59	6,38	0,40	49,36
		I	5,00	13,63	12,97	9,81	56,82	22,78	1,77	81,37
	LT	P	0,86	16,64	12,84	30,46	37,58	44,34	0,59	82,50
		V	1,22	13,21	3,19	11,37	70,97	14,56	0,04	85,56
		O	0,85	22,23	15,13	18,36	42,80	33,51	0,61	76,92
		I	4,80	10,28	15,23	14,11	52,36	29,34	3,22	84,92
	A	P	9,58	2,28	46,36	26,62	14,16	73,45	0,52	88,14
		V	5,92	0,07	60,43	28,09	5,11	88,85	0,05	94,01
		O	23,89	2,52	42,40	25,93	5,08	68,43	0,08	73,59
		I	35,40	2,79	42,21	14,76	4,78	56,96	0,07	61,80
	IA	P	2,36	7,90	30,01	32,93	22,30	63,78	3,66	89,74
		V	0,39	15,82	6,82	37,26	37,73	44,62	1,45	83,79
		O	1,18	7,12	21,96	36,93	31,87	59,02	0,81	91,70
		I	8,14	12,68	22,01	21,28	35,06	43,29	0,83	79,18
P06-I07	B	P	0,00	15,12	4,24	3,54	72,94	7,78	4,15	84,88
		V	0,34	9,43	23,07	2,76	51,00	25,83	13,41	90,23
		O	22,60	42,01	5,28	4,77	22,89	11,15	1,35	35,39
		I	1,58	6,13	15,53	21,58	41,58	37,56	13,16	92,29
	BE	P	0,00	3,14	12,15	13,55	61,74	26,74	8,37	96,86
		V	0,72	3,16	24,24	18,35	47,42	43,47	5,23	96,11
		O	13,03	18,49	16,63	5,37	31,18	22,64	14,67	68,48
		I	0,82	17,98	22,97	16,94	35,42	40,18	5,59	81,20
	IB	P	0,00	15,77	11,29	11,03	57,92	23,54	2,77	84,23
		V	16,45	12,01	26,26	9,03	32,97	36,26	2,31	71,54
		O	40,20	16,10	17,49	2,57	22,49	20,34	0,88	43,70
		I	5,85	9,92	14,47	11,05	56,82	26,01	1,41	84,24
	LT	P	0,00	16,02	10,94	15,69	55,44	27,62	0,92	83,98
		V	13,85	13,73	22,76	13,22	32,09	36,85	3,48	72,42
		O	35,55	12,70	18,12	3,64	27,49	22,31	1,95	51,75
		I	7,63	7,02	16,23	15,04	50,36	31,60	3,39	85,35
	A	P	3,46	1,87	46,40	28,89	17,80	76,43	0,44	94,67
		V	22,33	0,76	49,91	18,27	7,38	69,24	0,29	76,91
		O	38,70	3,24	35,08	18,86	3,54	54,42	0,09	58,06
		I	36,69	2,62	39,07	15,05	6,12	54,50	0,07	60,68
	IA	P	0,00	9,84	17,32	42,50	28,57	61,02	0,57	90,16
		V	9,13	0,67	22,21	6,37	57,87	29,62	2,71	90,20
		O	20,37	10,27	28,23	3,98	35,16	32,77	1,43	69,36
		I	5,49	10,15	23,53	22,45	37,13	46,62	0,60	84,35

Sitio Argentino de Producción Animal

DISCUSIÓN

El Macrosistema Iberá presenta una superficie de 12.300 Km^2 (Neiff, 2004) y se conocen 1659 especies de plantas vasculares (Arbo y Tressens, 2002). Los cordones arenosos presentan una superficie aproximada de 70.000 ha (Carnevalli, 2003) y para los ambientes terrestres, el de mayor superficie en nuestra área de estudio, existen descriptas unas 400 especies (Arbo y Tressens, 2002) y en este estudio fue posible registrar el 24 % del total de estas especies en el alto. Teniendo en cuenta que sólo se relevó un área de 550 ha, se puede considerar que la zona estudiada presenta una alta riqueza específica y es importante destacar que la mayoría de las especies registradas en todos los ambientes son nativas (98%). La elevada riqueza del área de estudio estaría relacionada a factores intrínsecos propios de los humedales fluviales como la diversidad y heterogeneidad de ambientes, resultado de la topografía y la dinámica hidrológica local (hidromorfismo) que otorgan características particulares (Neiff, 1999; Neiff, 2001; Neiff y Malvarez, 2004), mientras que la elevada riqueza de especies nativas se debería a su ubicación ya que es un área rodeada de esteros lo cual hace que la zona se encuentre relativamente aislada y a al bajo impacto producido por actividades antrópicas por formar parte de una reserva privada. La baja carga ganadera sumado a un bajo ingreso de ganado de otros sitios disminuye los riesgos de ingreso de exóticas, por otro lado, otras actividades frecuentes son las quemas y esos disturbios parecerían favorecer a las nativas (di Francescantonio, 2009).

Las familias dominantes en el área fueron Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae y Asteraceae, lo cual concuerda con la composición descripta para los pastizales y praderas de los cordones arenosos del sector central del macrosistema Iberá (Arbo y Tressens 2002; Carnevalli, 2003; Neiff, 2004). La mayoría de las especies más abundantes fueron perennes, lo cual es coincidente con lo señalado por otros autores en pastizales sujetos a disturbios frecuentes (Madanes et al., 2007; Laterra, 2003). Por otro lado, se ha reportado que situaciones intermedias de disturbio aumentan la riqueza de especies (Connell, 1978; Guo, 1996; Pollock et al., 1998) y se ha reportado que tanto para humedales como pastizales situaciones de biomasa intermedia presentan valores de riqueza mayores (Tilman, 1982; Rodriguez et al., 1987; Huston, 1994; Cornwell y Grubb, 2003).

Tantos las comunidades como los tipos de ambientes en la lomada arenosa concuerdan con las descriptas por Carnevali (2003): el pastizal de *A. Lateralis* y la pradera de *A. Fissifolius* en los ambientes altos (di Francescantonio, 2009); las cubetas de deflación también llamadas pequeñas lagunas por Neiff (2003); dentro de las lagunas las áreas ecotonales, originadas como respuestas de las plantas al gradiente topográfico y factores edáficos asociados, con codominancia de especies pertenecientes a los géneros *Eleocharis*, *Cyperus* y *Rhynchospora* de escasa talla y presencia de *Mayaca* sp., *Nymphoides indica* y *Ludwigia* sp. y pequeñas áreas praderiformes con *Paspalum acuminatum*, *P. pumilum*; *Panicum* sp. y *Centella asiática* (Ver Apéndice I, Tabla I.2) y por último distingue las comunidades de plantas acuáticas que incluyen a *Pontederia subovata*, *Salvinia* sp., *Utricularia* sp. entre otras (presentes en la interfase baja en época de lluvia y en el bajo). Por otro lado, las descripciones realizadas por Neiff (2003) en relación a la morfometría y a las características de vegetación de las lagunas son similares a las obtenidas en este trabajo. Dicho autor también distingue diferentes ambientes dentro de las lagunas, la zona marginal o litoral y las áreas centrales o limnéticas.

Los grandes grupos de ambientes obtenidos en el análisis de conglomerados coincide con las diferencias del MANOVA entre los ambientes en las diferentes estaciones dado que durante el

Sitio Argentino de Producción Animal

otoño, el invierno y la primavera los ambientes de interfases y lagunas temporarias no mostraron diferencias significativas y mostraron mayor similaridad entre diferentes ambientes en una misma estación que un mismo ambiente a lo largo del tiempo. En síntesis, observamos que en muchos de los ambientes caracterizados en este sistema de humedales, las diferencias temporales dentro de una comunidad son superiores y sólo en algunos casos equiparables, a las diferencias espaciales con otras comunidades, es decir con otro tipo de ambiente, tanto desde el punto de vista cualitativo como cuantitativo (composición y abundancia). Estos resultados junto con la clasificación de los ambientes indican que el gradiente topográfico y los factores edáficos asociados estarían determinando la presencia de las distintas comunidades. Por otro lado, estas diferencias no sólo radican en su composición cuali y cuantitativa sino en su diversidad. Los ambientes con mayores variaciones hídricas contienen valores similares de riqueza, equitatividad y diversidad, variables que parecen aumentar con la mayor inestabilidad en dichas fluctuaciones, lo cual concuerda con las teorías de disturbio intermedio (Connell, 1978; Guo, 1996; Pollock et al., 1998). Por otro lado, entre los ambientes de menor variación hídrica, tenemos las zonas altas en las que se presentan anegamientos aislados de muy corta duración, y una elevada riqueza con una baja equitatividad. Esto se debe a la alta dominancia de *A. lateralis* y a la existencia de un gran número de especies que aparecen de forma solitaria y con muy baja cobertura a lo largo del pastizal. Por último, el bajo con presencia de agua durante casi todo el año,se diferencia del resto de los ambientes por una mayor equitatividad y menor diversidad y riqueza. La baja riqueza de los ambientes del bajo también fue encontrada en las zonas bajas del Delta del Paraná (Quintana et al., 2002) y en general en las comunidades naturales del Bajo Delta, las que se caracterizan por ser simples y por estar dominadas por una pocas especies (Kandus et al., 2003).

Si bien existe una marcada diferencia estacional en la composición, abundancia y cobertura de las distintas especies en todos los ambientes, las estaciones de primavera-verano y otoño –invierno presentan una mayor similaridad entre sí, probablemente relacionada con la estacionalidad hídrica y térmica del área de estudio (Ver Capítulo 1).

El estudio de la composición de la vegetación, su abundancia y fisonomía son de gran importancia en los estudios de uso y selección de hábitat dado que dichas variables otorgan las características estructurales del hábitat de una especie (Rotenberry y Wiens 1980) y permiten realizar inferencias de la disponibilidad de recursos críticos para la especie tales como alimento, sitios de reproducción o refugio de depredadores (Hildén, 1965; Wiens, 1992a). Por ello, la identificación y caracterización de los ambientes presentes en el área de estudio desarrollados en este capítulo constituye un paso previo para llevar a cabo el objetivo de esta tesis.

La composición botánica es un parámetro de calidad del pastizal y conjuntamente con otros factores como el manejo, producción de materia seca y factores ambientales, determinan la respuesta de los herbívoros en pastoreo (Royo y Goldfarb, 1999; Pizzio et al., 2000; Sampedro et al.2004). Por lo tanto, en base a la composición y cobertura de especies, los pastizales del alto constituirían el ambiente con mayor oferta forrajera. Las especies más representativas del alto como *Andropogon lateralis* y las del pastizal de bajo porte como *Axonopus fissifolius, Paspalum pumilum, P. almum* y *Rhynchospora barrosiana*, son citadas como pastos tiernos de alto valor forrajero presentes durante todo el año (Hoyos y Lascano, 1988; Pérego, 2002; Pizzio y Fernandez, 2003; Sampedro et al., 2004; Arbó y Tressens, 2006).

Estudios realizados en la provincia de Corrientes indican que *Andropogon lateralis* posee un mayor contenido de lignina y menor proteína bruta que otras especies como *Paspalum notatum*, componentes que influyen negativamente sobre la digestibilidad y el consumo, respectivamente (Sampedro et al., 2004). Dichos autores, al igual que en nuestro trabajo, observaron que la producción de forraje varía estacionalmente, con máximos rendimientos en el verano y mínimos en el invierno. En nuestro trabajo los máximos pertenecieron a la primavera y los mínimos al otoño y esto se debe a que las campañas se realizaron siempre durante los últimos 30 días de cada estación. Probablemente la producción máxima y mínima de forraje ocurra durante el período central del verano y del invierno respectivamente y no pudo ser detectado. Por otro lado, los autores indican que las lomadas arenosas presentan mayores productividades que otros ambientes de la provincia como se Malezales o los pastizales del Centro Sur.

Teniendo en cuenta que el valor nutritivo de un ambiente depende principalmente de las especies que lo componen (Sampedro et al., 2004) las interfases también presentan especies de importancia forrajera. Por un lado, las ya presentes en las zonas altas como *Paspalum pumilum* y *Axonopus fissifolius* mencionadas anteriormente y por otro lado especies palustres seleccionadas por el carpincho como *Eleocharis minima* y *Luziola peruviana* (Vega Orduzcomo y Stevenson, 2007) y forrajeras como *Hydrocotile verticilata* (Veláquez, 1994). La fisonomía de los ambientes de embalsados con presencia de un estrato alto dominado por *Cephalantus glabratus* podría brindarle a los carpinchos protección contra depredadores y resguardo ante las altas intensidades de radiación solar.

En conclusión, el área de estudio presenta tres cuerpos de agua lénticos permanentes: el estero que bordea el área de estudio en su margen oriental (Figura 2.1), los bañados que bordean en su margen occidental y las lagunas inmersas en la lomada arenosa. Estos grandes ambientes acuáticos serán considerados para el estudio del uso y selección a escala de paisaje (Capítulo 3) dado que cada uno de ellos constituye un hábitat diferente para la especie. Para los posteriores estudios de selección de hábitat a escala macro y micro-hábitat (Capítulo 4 y 5, respectivamente) se trabajó con individuos de las lagunas y teniendo en cuenta que los carpinchos utilizan una combinación de ambientes en su área de acción, se identificaron los ambientes presentes en la lomada arenosa. Los seis ambientes identificados fueron: las zonas altas de pastizales, las lagunas temporarias y dentro de las lagunas la interfase alta, la interfase baja, el bajo no embalsado y el bajo embalsado. Para los estudios de selección de hábitat a escala macro y micro-hábitat se decide agrupar a las interfases altas y bajas y a los bajos embalsados y no embalsados por dos razones, por un lado, por el agrupamiento obtenido por el análisis de conglomerados y a las grandes variaciones estacionales que presentan los ambientes que hacen que sean más similares entre diferentes ambientes que entre un mismo ambiente en diferentes momentos del año y por otro porque la superficie ocupada por dichos ambientes es extremadamente variable estacionalmente y difícil de estimar. Por otra parte, si bien las lagunas temporarias presentan comunidades vegetales similares a las interfases, claramente representan ambientes diferentes para el carpincho dado que están insertas en el pastizal y su uso podría depender de factores diferentes a los que condicionan el uso de as interfases.

Capítulo 3

Uso y selección de hábitat del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) a escala de paisaje

INTRODUCCIÓN

Los patrones espaciales del ecosistema influencian muchos fenómenos ecológicos (Naveh y Lieberman, 1984; Forman y Godron, 1986) como la propagación de los disturbios (Turner, 1987; Franklin y Forman, 1987) y los movimientos y dispersión de los animales (Fahrig y Merriam, 1985; Freemark y Merriam, 1986). La ecología del paisaje se refiere a la relación entre los patrones ecológicos a gran escala y los procesos bióticos afectados por dichos patrones (Risser et al., 1984; O'Neill et al., 1988; Turner, 1989). El concepto fundamental de la ecología del paisaje es el de la heterogeneidad espacial (Sanderson y Harris, 2000). La heterogeneidad es una propiedad de los paisajes la cual se presenta como un mosaico en los cuales la estructura, función y cambio produce patrones espaciales (Lavers y Haines-Young, 1993). Estos mosaicos o parches que componen el paisaje difieren entre sí en su composición florística, estructura (la forma y la disposición) y calidad (Hanski y Gilpin, 1991; Sanderson y Harris, 2000) y determinan los componentes principales de los patrones espaciales: la composición (la variedad y abundancia de los parches en el paisaje) y la configuración (la distribución espacial de los parches en el paisaje) (Forman, 1995). El arreglo y distribución espacial de los parches, su calidad, la yuxtaposición y proporción de los diferentes tipos de parches son elementos que influencian y modifican el comportamiento de los individuos, las poblaciones y las comunidades animales (Romero y Morláns, 2007). Los parches y su agregación sólo pueden definirse en relación con el hábitat y las necesidades espaciales de las distintas especies (Bowers y Matters, 1997), por lo cual, la escala de paisaje puede ser considerada en escala de decenas de metros o cientos de kilómetros dependiendo la especie de interés (Turner et al., 2001).

Las características físicas y biológicas de los diferentes tipos de hábitats pueden tener efectos importantes tanto sobre la densidad de las poblaciones animales como en la selección de hábitat y el patrón de uso de recursos por parte de los individuos (Wiens, 1992b). La abundancia y distribución de los recursos es una de las características ambientales de mayor influencia en la selección de hábitat de una especie, por lo que resulta importante tratar de comprender por qué ésta decide seleccionar un área en particular y/o alguno de sus componentes, para ser utilizados como sitios de alimentación, refugio y reproducción, los cuales pueden variar en su productividad y aptitud relativa (Johnson, 1980). En consecuencia, la estructura del paisaje afecta tanto la distribución de los ambientes como la de los individuos que usan esos ambientes (Wiens et al., 1993; Ritchie, 1997; Barrett y Peles, 1999).

Sitio Argentino de Producción Animal

El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) utiliza distintos tipos de hábitats cercanos a cuerpos de agua como, llanuras aluviales, bañados, esteros, orillas de ríos, arroyos, lagunas manglares y bosques ribereños, (Ojasti, 1973; Jorgenson 1986; Quintana y Rabinovich, 1993; Soini 1993). La proporción de hábitat adecuado en cada una de las zonas donde habita estará determinada por los requerimientos esenciales de la especie: disponibilidad de agua, forraje y áreas para descanso y refugio (Ojasti y Sosa Burgos, 1985). La configuración espacial de los elementos del paisaje será un factor de importancia en la distribución de esta especie, puesto que utiliza fundamentalmente las interfases tierra-agua, descartando tanto aquellas áreas alejadas a dicha interfase como las zonas internas de los grandes cuerpos de agua. (Quintana, 1996).

Estudios de aptitud de hábitat potencial para el carpincho realizados en nuestro país (Adámoli et al., 1988; Álvarez, 2002) y en especial para la provincia de Corrientes (Schivo, 2009) basados en condicionantes climáticos (estacionalidad térmica y umbrales térmicos), hidrológicos (tipo de cuerpo de agua, variabilidad temporal, disposición y oferta hídrica superficial), forrajeros (tipo de coberturas vegetal dominantes, variabilidad temporal) y de refugios (agua libre y vegetación) asignan a la Ecorregión de los Esteros del Iberá una aptitud de hábitat potencial óptimo para la especie pero poco se sabe en cómo varía la aptitud de hábitat dentro de esta Ecorregión.

El Iberá constituye un complejo de humedales de agua dulce (Neiff, 2004) que consiste de un vasto mosaico de llanuras arenosas, lomadas bajas y un complejo intrincado de bañados, esteros, embalsados y lagunas. Dicha diversidad de ambientes, su heterogeneidad espacial y su estructura del paisaje brindan combinaciones de ambientes adecuados que permite a la especie cubrir sus requerimientos bioecológicos (Canziani et al., 2003), pero el avance actual de las acciones antrópicas con modificaciones en el régimen hidrológico, sustitución del paisaje natural por forestaciones, efectos del fuego asociado a la ganadería y a la agricultura producen o producirían variaciones el paisaje y por lo tanto, en la fauna silvestre (Neiff, 2004). Con lo cual, el análisis del uso hábitat a escala de paisaje de una de las especies mas representativas del lugar resulta fundamental a fin de prevenir o prever posibles impactos de dichas modificaciones del ambiente en las poblaciones de carpinchos.

Por todo lo expuesto, el objetivo de este capítulo es estudiar el uso y selección de hábitat de la especie a escala de paisaje y su relación con las variables ambientales en estaciones climático-hidrológicas contrastantes en los Esteros del Iberá (Corrientes, Argentina). El mismo se llevará a cabo mediante el estudio del número y tamaño de grupos y abundancia de carpinchos en diferentes cuerpos de agua y su relación con las características físicas y de vegetación de los mismos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó al norte del sector central del Macrosistema Iberá (Figura 2.1, Capítulo 2), en aproximadamente 750 ha. que corresponden a una lomada arenosa, bordeado en el margen oriental por un extenso estero, en el borde occidental por bañados e interrumpido por cinco lagunas redondeadas de origen eólico-pseudokárstico (Carnevali, 2003, Heinonen com. pers., Figura 2.1). En el análisis a esta escala se consideran los cuerpos de agua permanentes y de superficie relativamente definida (estero, bañados y lagunas). Teniendo en cuenta la abundancia relativa y la accesibilidad de los distintos ambientes, se relevaron 3,01 km del perímetro del estero que bordea la lomada arenosa en su parte occidental, 3,16 km del perímetro de bañados que bordea la lomada en su parte oriental y cuatro de las 5 lagunas incluidas en la lomada relevando de esta forma un 81,5% de los ambientes disponibles en el área de estudio (Figura 2. 1).

Sitio Argentino de Producción Animal

Para estimar la intensidad de uso de los distintos tipos de ambientes, se realizó un estudio de selección de hábitat o de uso vs. disponibilidad de recursos y se aplicó un "Diseño tipo 1" (Marcum y Looftsgarden, 1980; Thomas y Taylor, 1990; 2006; Manly et al., 1993), en el cual las mediciones tanto de uso como de disponibilidad se realizan a nivel de la población (Ver Capítulo 1). Por un lado se comparó el número de grupos presentes en los distintos ambientes (estero, bañados y lagunas) con el correspondiente según la disponibilidad de cada tipo de ambiente, siendo el estimador de disponibilidad el perímetro de cada cuerpo de agua (perímetro de cada ambiente * Frecuencia de uso (número de individuos o grupos totales presentes según corresponda)/perímetro total).

Por otro lado, se comparó entre las diferentes lagunas, el número de individuos y grupos de carpinchos con el correspondiente según su disponibilidad, siendo en este caso los estimadores de disponibilidad el área y el perímetro de los cuerpos de agua. Mediante una prueba de homogeneidad de χ^2 se analizaron las diferencias entre la frecuencia de uso de determinado recurso versus su frecuencia de ocurrencia correspondiente a la disponibilidad. En los casos en que se encontraron diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples calculando intervalos de confianza simultáneos (IC- Neu et al., 1974; Randall-Byers y Steinhors, 1984). Si la frecuencia de uso del ambiente estudiado fue significativamente mayor que su disponibilidad, se asumió que estos eran "usados con mayor intensidad"; en caso contrario se asumió que eran "usados con menor intensidad" y cuando no se encontraron diferencias significativas se consideró que los mismos eran "usados en relación directa con su disponibilidad" (Johnson, 1980).

El número de grupos de carpinchos presentes se estimó mediante recorridas a caballo o a pie por la línea de costa del estero, del bañado y de las lagunas durante las horas de la mañana y al atardecer, momentos de descanso y/o forrajeo en zonas abiertas cerca del agua (Ojasti, 1973; Cordero y Ojasti, 1981; Herrera, 1986; Jorgenson, 1986; Alho et al., 1989; Mourao y Campos, 1995; Campos Krauer, 2009). El número de individuos presentes en las lagunas se estimó mediante muestreos de barrido instantáneos cada 15 min a una distancia de entre 100 y 250 m de cada grupo. El relevamiento se efectuó durante las cuatro primeras horas a partir de la salida y durante las cuatro horas anteriores a la puesta del sol; se utilizó la moda como estimador del número de individuos dentro de cada grupo. Paralelamente se comparó mediante un análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis el tamaño de todos los grupos presentes en la laguna y de 18 grupos pertenecientes al estero seleccionados al azar. Dadas las características de vegetación del bañado no se pudo estimar los tamaños de los grupos de dicho ambiente. Se consideró como grupo a más de 2 individuos y se excluyó del estudio a los machos solitarios. El estudio se realizó durante dos años en estaciones climático-hidrológicas contrastantes (invierno y verano).

A fin de evaluar una asociación entre la intensidad de uso de las lagunas y sus características ambientales se realizó una caracterización de los ambientes de laguna mediante la estimación de las variables que figuran en la Tabla 3.1. El área, el perímetro, el porcentaje de bajo y el porcentaje de interfase fueron mapeados a campo con posicionadores satelitales mientras que el resto de las variables fueron estimadas estacionalmente a través de fotografías aéreas y muestreos en parcelas al azar de 5 x 5 m en el bajo y de 1 x 1 m en zonas de interfase (240 parcelas durante las 4 estaciones, ver Capítulo 2). El índice de Diversidad de Patton (1975) se aplicó a fin de conocer la forma general que presentan las lagunas usando la relación: $R = P / 2 \sqrt{\pi A}$. El valor de R varía entre 1 e infinito y puede clasificarse en rangos de clase: desde redondos ($R < 1.25$) a irregulares o amorfos ($R > 2$) (Henao, 1988; Villagrán et al., 2006).

Un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) fue utilizado para analizar la relación entre la matriz de los patrones de selección por las diferentes lagunas y la matriz de las características ambientales y físicas de las lagunas (ter Braak, 1987a; Palmer, 1993). El análisis del CCA se llevó a cabo utilizando el programa CANOCO (ter Braak, 1987b).

Tabla 3.1. Lista de variables físicas y biológicas utilizadas en el Análisis de Componentes Principales para las cuatro lagunas estudiadas.

Variables (Unidad)	**Símbolo**
Área de los cuerpos de agua (ha)	A
Perímetro (m)	P
Índice de Diversidad de Patton	R
Porcentajes de bajo[1] (%)	%B
Porcentaje de interfase[2] (%)	%I
Porcentaje de embalsado en el bajo (%)	%EB
Porcentaje de agua libre en el bajo (%)	%ALB
Porcentaje de suelo anegado sin vegetación en el bajo	%SA
Porcentaje de cobertura sin vegetación en las zonas de interfase (sin suelo desnudo y/o agua libre) (%)	%SV
Porcentaje de cobertura de gramíneas y ciperáceas en el bajo no embalsado (%)	%GCB
Porcentaje de cobertura de gramíneas y ciperáceas en el embalsado (%)	%GCBE
Porcentaje de cobertura de gramíneas y ciperáceas en la Interfase (%)	%GCI

[1] Se considera al bajo como la parte central del cuerpo de agua con vegetación acuática, presencia de embalsado y disponibilidad de agua durante todo el año (Ver Capítulo 2).

[2] Se considera a la interfase como el ecotono entre zonas altas y bajas con presencia de agua durante épocas de mayores lluvias (Ver Capítulo 2).

RESULTADOS

Evaluación de la intensidad de uso entre ambientes de estero, bañados y lagunas

En todas las estaciones se observó un mayor número de grupos en el estero respecto del resto de los ambientes acuáticos, pero el análisis de la intensidad de uso de los distintos ambientes acuáticos indicó que durante el invierno los carpinchos utilizarían los ambientes conforme su disponibilidad (χ^2=1,585; g.l.= 2; p=0,453; χ^2=5,602; g.l.= 2; p=0,061; para invierno de 2007 y de 2008, respectivamente) mientras que durante el verano las lagunas serían usadas con menor intensidad y el estero y el bañado sería usado conforme su disponibilidad (χ^2= 6,218; g.l.= 2; p=0,045; χ^2= 8,656; g.l.= 2; p=0,013; para verano de 2007 y de 2008 respectivamente; Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Intervalos de confianza simultaneos para las proporciones de uso observadas en los ambientes (A) de estero (E), laguna (L) y bañados (B). Perímetro (P); número de grupos observados: NGo; número de grupos esperados: NGe; Pe: proporción esperada según el perímetro disponible; Po: Proporción observada; IC: Intervalo de confianza de la Po; IU: Intensidad de uso; =: usado conforme a su disponibilidad; +: seleccionado; -:usado en menor proporción a su disponibilidad.

	A	P	NGo	NGe	Pe	Po	IC	IU
	E	3011.7	24	16.9	0.269	0.371	0.234-0.508	=
verano 2007	L	5017.0	19	28.2	0.448	0.306	0.175-0.438	-
	B	3169.0	20	17.8	0.283	0.323	0.190-0.456	=
	E	3011.7	26	17.2	0.269	0.406	0.269-0.544	=
verano 2008	L	5017.0	18	28.7	0.448	0.281	0.155-0.407	-
	B	3169.0	20	18.1	0.283	0.313	0.183-0.442	=

Tamaños de grupos en esteros y lagunas

Los tamaños de grupos de carpinchos fueron relativamente elevados tanto en el estero como en las lagunas con valores máximos y similares durante ambos veranos y mínimos y similares durante los invierno en todos los cuerpos de agua. No se han encontrado diferencias en los tamaños de grupos en las diferentes lagunas en ninguna de las estaciones analizadas (Kruskal Wallis, H= 6.82, g.l.= 3, p = 0.07; H= 3.17, g.l.= 3, p= 0.161; H= 095, g.l.= 3, p= 0.913; H= 1.49, g.l.= 3, p= 0.681, para verano 2007, 2008 e invierno 2007, 2008, respectivamente) pero si se encontraron diferencias cuando se comparó entre lagunas y estero durante el verano 2007, 2008 y el invierno de 2008. Siendo los tamaños de grupo del estero menor a los tamaños de grupo de las lagunas en todas las estaciones (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Resultados de la Prueba de t entre los tamaños de grupo (TG) del estero (E) y las lagunas (L) para las diferentes estaciones estudiadas.

	n (E)	n (L)	TG (E) ± d.s.	TG (L)± d.s.	T	p
Verano 2007	18	18	26.82±4.65	31.56±6.29	-2.74	0.009
Invierno 2007	18	19	23.36±5.72	25.26±6.09	-1.03	0.310
Verano 2008	18	18	26.82±5.07	31.44±8.38	-2.11	0.045
Invierno 2008	18	18	23.36±6.88	29.61±7.62	-2.72	0.010

Evaluación de la intensidad de uso entre ambientes lagunas

Dentro de los ambientes de laguna cuando el estimador de uso fue el número de grupos los patrones de uso fueron similares a través del tiempo, no mostrando diferencias significativas ni cuando el estimador de disponibilidad fue el área de las lagunas (verano 2007: χ^2= 1,513, g.l. = 3, p < 0,679; invierno 2007: χ^2= 1,328, g.l.= 3, p < 0,722; verano 2008: χ^2= 2,104, g.l.= 3, p < 0,551; invierno 2008: χ^2= 2,104, g.l.= 3, p < 0,551), ni cuando el estimador fue perímetro (verano 2007: χ^2= 0,679, g.l.= 3, p < 0,878; invierno 2007: χ^2= 0,865, g.l.= 3, p < 0,834; verano 2008: χ^2= 0,686, g.l. = 3, p < 0,876; invierno 2008: χ^2= 0,686, g.l. = 3, p < 0,876).

En cambio, cuando se contempló el número de individuos presentes en cada laguna se observó un uso diferencial de las mismas en todas las estaciones y con ambos estimadores de disponibilidad. En el caso en que el estimador de disponibilidad fue el área de las lagunas (verano 2007: χ^2= 63,466, g.l.= 3, p < 0,0001; invierno 2007: χ^2= 71,879, g.l.= 3, p < 0,0001; verano 2008: χ^2= 55,180, g.l.= 3, p < 0,0001; invierno 2008: χ^2= 38,423, g.l.= 3, p < 0,0001), los resultados indican una selección por la laguna 2 mientras que la laguna 3 sería evitada (Tabla 3.4 y 3.5). Dicho patrón se mantiene en las diferentes estaciones.

Tabla 3.4. Test de homogeneidad χ^2 en la comparación de número de individuos (NIo) vs. número de individuos esperados (NIe) según el área de cada laguna (A): Pe: proporción esperada según el área disponible; Po: Proporción observada; IC: Intervalo de confianza de Po; IU: Intensidad de uso; =: usado conforme a su disponibilidad; +: seleccionado; -:usado en menor proporción a su disponibilidad.

		verano 2007						Invierno 2007				
L	A (ha)	Pe	NIo	NIe	Po	IC	IU	NIo	NIe	Po	IC	IU
L. 1	4,76	0,125	66	71,2	0,116	0,073 - 0,159	=	77	60,5	0,159	0,106 - 0,213	-
L. 2	6,59	0,174	165	98,6	0,290	0,229 - 0,352	+	146	83,8	0,302	0,235 - 0,369	+
L. 3	12,70	0,334	131	190,0	0,231	0,174 - 0,288	-	108	161,6	0,224	0,163 - 0,285	-
L. 4	13,92	0,367	206	208,2	0,363	0,298 - 0,428	=	152	177,1	0,315	0,247 - 0,383	=
T	37,97	1,000	568	568	1			483	483,0	1,000		

Tabla 3.5. Test de homogeneidad χ^2 en la comparación de número de individuos (NIo) vs. número de individuos esperados (NIe) según el área de cada laguna (A): Pe: proporción esperada según el área disponible; Po: Proporción observada; IC: Intervalo de confianza de Po; IU: Intensidad de uso; =: usado conforme a su disponibilidad; +: seleccionado; -:usado en menor proporción a su disponibilidad.

		verano 2008						Invierno 2008				
L	A (ha)	Pe	NIo	NIe	Po	IC	IU	NIo	NIe	Po	IC	IU
L. 1	4,76	0,125	71	71,5	0,125	0.080 - 0,169	=	79	64,7	0,153	0,102 - 0,204	=
L. 2	6,59	0,174	160	98,9	0,281	0,220 - 0,341	+	131	89,6	0,254	0,192 - 0,316	+
L. 3	12,7	0,334	133	190,7	0,233	0,176 - 0,290	-	120	172,6	0,233	0,173 - 0,292	-
L. 4	13,92	0,367	206	209,0	0,361	0,297 - 0,426	=	186	189,2	0,360	0,292 - 0,429	=
T	37,97	1,000	570	570	1			516	516,0	1,000		

Cuando el estimador de disponibilidad fue la línea de costa también se observó un uso diferencial entre lagunas (verano 2007: χ^2= 51,685, g.l.= 3, p < 0,0001; invierno 2007: χ^2= 25,350, g.l.= 3, p < 0,0001; verano 2008: χ^2= 43,708, g.l.= 3, p < 0,0001; invierno 2008: χ^2= 22,783, g.l.= 3, p < 0,0001) pero con un patrón de selección mas variable entre estaciones. En

todas las estaciones la laguna 1 sería usada con menor intensidad, la laguna 3 usada conforme a su disponibilidad mientras que la laguna 4 durante el verano (2007 y 2008) sería usada con mayor intensidad y durante el invierno (2007 y 2008) sería usada conforme a su disponibilidad (Tablas 3.6 y 3.7)

Tabla 3.6. Test de homogeneidad χ^2 en la comparación de número de individuos (NIo) vs. número de individuos esperados (NIe) según el perímetro de cada laguna (P): Pe: proporción esperada según el área disponible; Po: Proporción observada; IC: Intervalo de confianza de Po; IU: Intensidad de uso; =: usado conforme a su disponibilidad; +: seleccionado; -:usado en menor proporción a su disponibilidad.

			verano 2007					Invierno 2007				
L	P (m)	Pe	NIo	NIe	Po	IC	IU	NIo	NIe	Po	IC	IU
L. 1	1125,7	0,224	66	127,4	0,116	0,073 - 0,159	-	77	108,4	0,159	0,106 - 0,213	-
L. 2	1121,7	0,224	165	127,0	0,290	0,229 - 0,352	+	146	108,0	0,302	0,235 - 0,369	+
L. 3	1293,6	0,258	131	146,5	0,231	0,174 - 0,288	=	108	124,5	0,224	0,163 - 0,285	=
L. 4	1476	0,294	206	167,1	0,363	0,298 - 0,428	+	152	142,1	0,315	0,247 - 0,383	=
T	5017	1,000	568	568	1			483	483,0	1,000		

Tabla 3.7. Test de homogeneidad χ^2 en la comparación de número de individuos (NIo) vs. número de individuos esperados (NIe) según el área el perímetro de cada laguna (P): Pe: proporción esperada según el área disponible; Po: Proporción observada; IC: Intervalo de confianza de Po; IU: Intensidad de uso; =: usado conforme a su disponibilidad; +: seleccionado; -:usado en menor proporción a su disponibilidad.

			verano 2008					Invierno 2008				
L	P (m)	Pe	NIo	NIe	Po	IC	IU	NIo	NIe	Po	IC	IU
L. 1	1125,7	0,224	71	127,9	0,125	0.080 - 0,169	-	79	115,8	0,153	0,102 - 0,204	-
L. 2	1121,7	0,224	160	127,4	0,281	0,220 - 0,341	=	131	115,4	0,254	0,192 - 0,316	=
L. 3	1293,6	0,258	133	147,0	0,233	0,176 - 0,290	=	120	133,1	0,233	0,173 - 0,292	=
L. 4	1476	0,294	206	167,7	0,361	0,297 - 0,426	+	186	151,8	0,360	0,292 - 0,429	=
T	5017	1,000	570	570	1			516	516,0	1,000		

Asociación de la intensidad del uso de las lagunas con las características ambientales

El resultado del CCA indica que los dos primeros ejes explican el 63,6 % de la varianza de la relación de los patrones de uso con las variables ambientales (Tabla 3.8). El Test de Monte Carlo muestra que todos los ejes son significativos (F = 4,749; p = 0.002). El primer eje del CCA que capturó el 34,8% parecía estar relacionado con las características de vegetación de los cuerpos de agua (Test de Monte Carlo, F= 3,202, p = 0,002). El segundo eje del CCA, que capturó el 28,8% de la varianza y estaría más asociado a las características físicas y morfometría de las lagunas (Figura 3.2). Por otro lado, el eje 1 explicaría los diferentes grados de selección de los carpinchos por las lagunas. Las lagunas usadas con mayor intensidad se asocian con altos valores de de cobertura de gramíneas y ciperáceas en la interfase y en el bajo no embalsado y mayor porcentaje de embalsado en el bajo (extremo positivo del eje 1), las lagunas usadas con menor intensidad se asociarían con altos porcentajes de cobertura de suelo sin vegetación y suelo anegado (valores negativos del eje 1). Mientras que las lagunas usadas conforme a su disponibilidad presentan valores cercanos a cero (Figura 3.2).

Tabla 3.8: Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica de la matriz de patrón de uso de los carpinchos por las diferentes lagunas y sus variables ambientales.

Variables	Eje1	Eje2	Eje3	Eje 4	Inercia Total
Autovalores	0.696	0.576	0.282	0.199	2.000
Correlaciones patrón de uso variables ambientales	0.991	0.963	0.967	0.735	
Varianza explicada	34.8	63.6	77.7	87.7	
Varianza explicada (patrón de uso variables ambientales)	39.7	72.5	88.6	100.0	
Correlaciones variables ambientales ejes					
A	-0.226	-0.225			
P	-0.148	0.115			
B	0.033	-0.664			
I	-0.033	0.664			
AB	-0.224	-0.307			
EB	0.674	0.078			
ALB	-0.044	0.095			
SA	-0.770	-0.141			
R	0.112	0.624			
SV	-0.706	-0.052			
GCBNE	0.598	-0.004			
GCE	-0.242	0.512			
GCI	0.441	0.130			

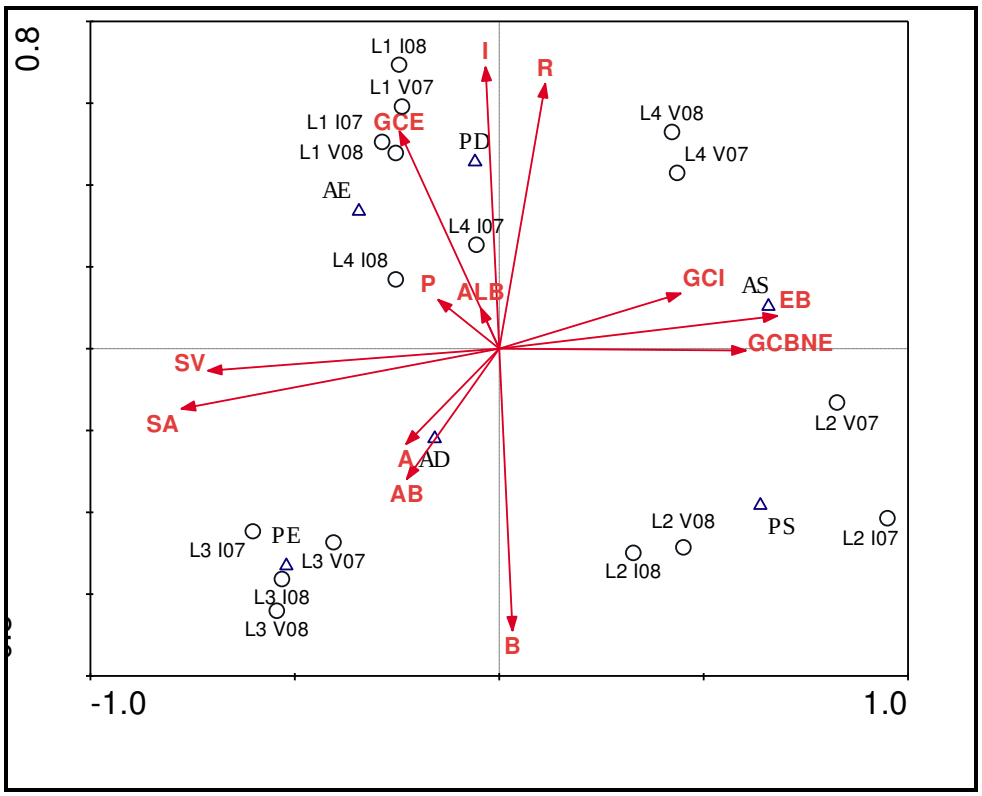


Figura 3.2. Resultado de los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica para la ordenación de los patrones de uso (triangulos) y variables ambientales (flechas) de las diferentes lagunas (círculos) correspondientes a las estaciones de verano 2007 y 2008 (V07 y V08, respectivamente) e inviernos 2007 y 2008 (I07 e I08, respectivamente). L1: laguna 1; L2: laguna 2; L3: Laguna 3; L4: Laguna 4. P_: Resultado del estudio de selección utilizando como estimador de disponibilidad los perímetros de las lagunas; A_: Resultado del estudio de selección utilizando como estimador de disponibilidad el área de las lagunas; _S: mayor intensidad de uso; _E: menor intensidad de uso; _D: usado conforme a su disponibilidad. Las siglas de las variables figuran en la Tabla 3.1.

DISCUSIÓN

El bajo grado de selección de los carpinchos por cuerpos de agua de diferentes características encontrada en este trabajo ayuda a comprender la gran diversidad de hábitat de la especie a lo largo de su área de distribución (Ojasti, 1973; Krieg, 1929; Macdonald, 1981a; Jorgenson, 1986; Quintana y Rabinovich, 1993). Los tres tipos de cuerpo de agua estudiados permitirían cubrir adecuadamente los requerimientos principales de la especie (Ojasti y Sosa Burgos, 1985) de manera homogénea a lo largo del año.

Dado que la supervivencia y reproducción es a menudo limitada por el alimento, la abundancia y la predictibilidad de los recursos en el tiempo y que dichos factores influyen en la organización espacial (McLoughlin et al., 2000), probablemente, las características relativamente más estables del estero en cuanto a cobertura vegetal, permanencia del agua y cobertura de embalsado sobre todo durante el verano, período de mayor evapotranspiración (Neiff, 2004), permitirían un aumento del número de grupos de carpinchos reflejándose en un uso menos intensivo de las lagunas durante dicha estación. Probablemente, este aumento del número de grupos sea ocasionado por fragmentación de otros grupos existente.

Por otro lado, teniendo en cuenta que el área de acción es inversamente proporcional a la disponibilidad de recursos, ya que el animal ocupa un área suficientemente grande para cubrir sus requerimientos (Berstein, 1982, Schoener, 1974), como predice la hipótesis de dispersión de recursos (Macdonald, 1981b; 1983; Carr y Macdonald, 1986; Johnson et al., 2001), la mayor disponibilidad de forraje y refugio (agua y embalsados) encontrada en el interior del estero podría hacer que los individuos encuentren sus recursos en un área menor (disminución de su área de acción - Krebs y Davies, 1984; Capítulo 4), permitiendo de esta forma el establecimiento de un mayor número de grupos. De acuerdo con la hipótesis de dispersión de recursos, en un ambiente espacial y temporalmente heterogéneo, el área de acción de un grupo social debería aumentar al aumentar la dispersión de los recursos limitantes, mientras que el tamaño de sus grupos debería responder a la riqueza o abundancia de recursos, en forma independiente al tamaño del área de acción. Pero qué sucedió en nuestro trabajo con el tamaño de los grupos sociales? Las variaciones estacionales (en ambos ambientes) en los tamaños de grupo considerando las variaciones en la abundancia de recursos (Capítulo 2) conjuntamente con los resultados de las variaciones estacionales en las áreas de acción sustentarían esta hipótesis, dado que los mayores tamaños de grupo se observaron durante la estación de mayor abundancia de recursos (tanto alimento como refugio) mientras que el área de acción fue menor en dicha estación (Capítulo 4). Sin embargo, las comparaciones de los tamaños de grupo entre el estero y las lagunas no se corresponderían con la hipótesis dado que conforme a la misma el estero debería presentar mayores tamaños de grupo, contrario a lo obtenido en este trabajo. Probablemente, en nuestro caso, los grupos más grandes tendrían un mayor requerimiento de nutrientes que los obligaran a los grupos a ocupar un mayor área del interior del cuerpo de agua en respuesta al menor valor de refugio y forraje o bien a viajar mayores distancias en busca de alimento con un aumento del área de acción (Stallings et al., 1989, Sekulic, 1982). Trabajos previos en carpinchos encontraron relación entre el área de acción y el tamaño de grupo (Herrera y Macdonald, 1989). Dichos elementos permitirían pensar que las áreas de acción en el estero son más reducidas y eso permitiría un mayor establecimiento de grupos de carpinchos en una determinada área.

Los menores tamaños de grupo encontrados sumados a la tendencia hacia un uso más intensivo del estero con un mayor número de grupos podrían estar reflejando una mayor

Sitio Argentino de Producción Animal

aptitud de hábitat lo que permitiría una mayor superposición en las áreas de acción de los distintos grupos coexistiendo sin demasiada competencia (McLoughlin et al., 2000). En relación al patrón de uso entre las diferentes lagunas, las diferencias en la aptitud de hábitat no se tradujo en un mayor número de grupos de carpinchos pero si en una mayor carga de individuos (grupos más grandes). Los estimadores de disponibilidad (perímetro y área) no presentaron el mismo patrón pero tampoco mostraron tendencias opuestas y dada la importancia en las características del bajo y el uso intensivo de las interfase tierra-agua (ver Capítulo 4 y 5) la combinación de ambos resultados debe ser tenida en cuenta.

Las características ambientales y de vegetación de las lagunas estarían estrechamente asociadas a su intensidad de uso. La presencia de vegetación en el bajo no embalsado, de disponibilidad de forraje en la interfase y altos porcentajes de embalsados permitirían un uso más intensivo de las lagunas a través de una mayor carga de individuos. Las lagunas con mayor presencia de vegetación en el bajo no embalsado durante todas las estaciones indican una mayor estabilidad en la permanencia del agua (Neiff, 2004) lo cual no sólo ofrece refugio ante depredadores sino que son importantes para las actividades de cópula, termorregulación y baño (Herrera y Macdonald, 1989; Alho et al., 1989). La presencia de embalsado en el bajo ofrecería sitios secos y seguros para el parto y los altos porcentajes de gramíneas y ciperáceas en la interfase le ofrecen una mayor oferta forrajera (Escobar y González Jiménez, 1976; Quintana et al., 1994; 1998a; 1998b). Por otro lado las lagunas evitadas se asocian con los menores valores de estas variables y con altos porcentajes de suelo sin vegetación y suelo anegado lo que implica muy baja disponibilidad de agua en el bajo de la laguna. La profundidad del agua en el bajo y sus variaciones es un factor que probablemente tiene fuerte influencia en la selección y si bien no pudo ser medido, se refleja en los porcentajes de agua libre, suelo anegado y vegetación en el bajo no embalsado. Las lagunas de mayor profundidad presentan fluctuaciones mas leves en el contenido de agua y mayor estabilidad en la permanencia de agua permitiendo el desarrollo de plantas acuáticas y una mayor cobertura de la vegetación (Neiff, 2004).

Nuestros resultados a escala de paisaje muestran que una mayor aptitud de hábitat para el carpincho no estaría relacionada con la morfometría de las lagunas sino con el grado de evolución de sus zonas bajas en relación a la vegetación y al desarrollo de los embalsados y que el patrón de selección no solo se basa en la importancia forrajera del ambiente sino en su disponibilidad de agua para termorregulación y cópula y áreas para descanso y refugio (Ojasti y Sosa Burgos, 1985). Por otro lado, este estudio permite observar cómo el tamaño, la forma y la abundancia de los elementos repercuten en la abundancia y densidad de la población (Schmid, 1998; Bowers y Matter, 1997) más específicamente, cómo diferentes combinaciones de tipos de cuerpos de agua influyen en la abundancia y densidad poblacional. Paisajes con mayor predominio de lagunas redondeadas y bañados en detrimento de grandes esteros brindan una mayor oferta de interfases tierra-agua que permiten un mayor asentamiento de individuos resultando que este tipo de paisajes tenga una mayor abundancia y densidad poblacional que paisajes dominados homogéneamente por esteros, con lo cual, en este caso, una mayor heterogeneidad del ambiente brindarían mayor oferta de recursos teniendo en cuenta que la especie requiere una combinación de ambientes para satisfacer sus requerimientos (Herrera y Macdonald, 1989; Quintana, 1999; Campos Krauer, 2009, Capítulo 4).

Los estudios de ecología del paisaje en fauna silvestre están focalizados por un lado, en el efecto de los patrones espaciales sobre la distribución, movimiento y persistencia de la

especie pero por sobre todo, la mayoría de los estudios focaliza en como los cambios en la estructura del paisaje (ej. fragmentación del hábitat por factores antrópicos) afecta dichos parámetros (Turner, 1989). El efecto de las modificaciones por factores antrópicos fue estudiada para carpinchos en la zona del Chaco Paraguayo (Campos Krauer, 2009) donde las modificaciones del ambiente crean nuevos ambientes que permiten la distribución y el asentamiento de la especie. Numerosos estudios del efecto de la heterogeneidad del paisaje y de la fragmentación del hábitat se han llevado a cabo en pequeños mamíferos (Cummings y Vessey. 1994; Bolger et al., 1997; Wolff y Barret, 1999; Barrett y Peles. 1999; Diffendorfer, et al., 1999; Khrone y Hoch., 1999; Barko, 2000; Bowman et al.,. 2001; Johnson y Collinge, 2004), conejos (Fernández, 2005; Lombardi et al., 2007) marsupiales (*Bettongia* spp.; Noble et al., 2007), cérvidos (Kie et al., 2002; Stewart et al., 2010), lobos (*Canis lupus*; Mladenoff et al., 1995), osos (*Ursus arctos*; Suring et al., 2006) entre otros.

En Argentina, los Esteros del Iberá presentan una aptitud de hábitat potencialmente óptima para el carpincho (Adamoli et al., 1988; Alvarez, 2002) por su diversidad de ambientes que permiten cubrir los requisitos de la especie y presentan las poblaciones más numerosas del país (Bolkovic et al., 2006). Nuestro trabajo aporta al conocimiento del uso diferencial que realiza el carpincho entre los elementos del paisaje en algunos de los ambientes característicos del Macrosistema Iberá y nos brindaría indicios de cómo la mayor heterogeneidad del ambiente a través de un mayor número de cuerpos de agua de menor tamaño (mayor disponibilidad de interfase tierra-agua) podría estar afectando tanto el comportamiento como la estructura poblacional de los carpinchos, con un aumento en el tamaño de los grupos y una mayor densidad en el área, mientras que paisajes conformados por ambientes más homogéneos permitirían una menor densidad de poblacional.

Capítulo 4

Análisis espacial del área de acción y selección de hábitat del carpincho a escala de macrohábitat

INTRODUCCIÓN

Dentro de los diferentes tipos de hábitats (escala de paisaje), podemos definir como macrohábitat a unidades distinguibles cuya área mínima corresponde a aquella en la cual un individuo o grupo social realiza todas sus funciones biológicas durante un ciclo típico de actividad (Morris, 1987). Por lo tanto, la selección a escala de macrohábitat es donde un individuo o grupo social se localizará preferentemente en una combinación de ambientes que le permitan una alta frecuencia de encuentros con aquellos recursos necesarios para su supervivencia (Garshelis, 2000; Pedlar et al., 1997). El espacio utilizado por cada individuo o grupo social para realizar diferentes actividades como ser alimentación, reproducción, cuidado de las crías y descanso se conoce como el área de acción (Burt, 1943; Jewell, 1966; Bergallo, 1990; Eklinde et al., 1990). Dicho concepto es considerado un fenómeno dinámico que puede variar estacionalmente en respuesta a perturbaciones del ambiente (Braun, 1985), debido a cambios en la densidad poblacional (Eklinde et al., 1990) al sexo, la estructura social, la densidades de depredadores y la calidad del hábitat (McNab, 1963; Dawson, 1979; Harestad y Bunnell, 1979; Anderson y Koopman 1981). La composición de tipos de ambientes del área de acción de un individuo o grupo social es el resultado de la interacción entre los requerimientos de los individuos y variaciones de los ambientes en el paisaje. Por lo tanto, dicha composición de ambientes suele variar debido a que los animales utilizan diferentes ambientes para diferentes actividades o períodos de tiempo y debido a la disponibilidad de los recursos (Dawson, 1979; Mysterud e Ims, 1998). Presumiblemente, diferentes tipos de ambientes son seleccionados porque estos proveen un microhábitat que permite al animal satisfacer sus necesidades biológicas y fisiológicas (Huey, 1991) y dado que dichas necesidades pueden variar entre estaciones, la selección y uso de los diferentes ambiente pueden diferir estacionalmente (Smith et al., 1982).

El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) realiza la mayor parte de sus actividades en la interfase tierra-agua (Jorgenson, 1986; Quintana et al., 1998a, 1998b). Los cuerpos de agua son importantes para las actividades de cópula, termorregulación, baño y huida de los depredadores Las características de estos ambientes y sus variaciones estacionales limitan la capacidad de carga de una región (Ojasti, 1978; Schaller y Crawshaw, 1981) y también repercuten en los parámetros poblacionales. Durante los períodos de sequía los grupos de carpinchos se congregan formando agregaciones con un alto número de individuos (Ojasti 1973; Schaller y Crawshaw, 1981; Herrera y Macdonald, 1987; Maldonado-Chaparro y Sánchez Palomino, 2010). Por otro lado, las tierras altas son usadas para descansar y

alimentarse (Alho et al., 1989; Herrera y Macdonald, 1989). En consecuencia, el hábitat utilizado por el carpincho está dado por su configuración de elementos que contemple un mosaico de ambientes que cubran sus requerimientos ecológicos (Quintana, 1996).

En nuestro país, pese a la importancia social y ecológica de la especie y a los numerosos intentos de diseño e implementación de planes de manejo (Bolkovic et al., 2006), no existen, hasta el presente, estimaciones del área de acción ni estudios de territorialidad. Existen varios trabajos en ambientes muy diferentes y con otras condiciones climático-hidrológicas como la sabana colombiana (Perea y Ruiz, 1977), sabana venezolana (Herrera y Macdonald, 1989), el Chaco Paraguayo (Campos Krauer, 2009) y el Pantanal brasilero (Alho y Rondon 1987; Schaller y Crawshaw 1981) pero en pocos casos se ha analizado el uso de los distintos ambientes dentro de su área de acción. Este capítulo no sólo intenta aportar a conocimiento de la ecología de la especie sino también agregar información ecológica básica que sirva para el diseño y la implementación de medidas de manejo sustentable.

El presente capítulo consta de dos partes; el objetivo de la primera parte es evaluar el área de acción, su variación estacional y su relación con la estructura social y la disponibilidad de alimento; y el objetivo de la segunda parte es analizar el uso de hábitat a escala de macrohábitat del carpincho y su relación con las características ambientales en las distintas estaciones del año en una zona libre de presión de caza en los Esteros del Iberá.

MATERIALES Y MÉTODOS

Mediante recorridas a caballo se identificaron los grupos de carpinchos presentes en las lagunas del área de estudio descriptas en el capítulo 2. Se seleccionaron 10 grupos al azar los cuales fueron monitoreados durante un día desde la salida hasta la puesta del sol estacionalmente durante dos años. La cantidad de registro varió por estación conforme a la duración del día en las mismas, de 7:00 a 18:15 durante la primavera verano e invierno y de 7:45 a 17:30 durante el otoño. Desde plataformas de 2 m de altura (Apéndice I; Figura I.1) ubicadas entre 50 y 300 m de los grupos, con telescopio Bushnell Spacemaster 15-45X 60mm en trípode se registró el número de individuos y la posición de los individuos extremos de cada grupo (mínimo cinco) cada 30 minutos. Al final del día con la ayuda de binoculares Tasco 8X 20x50, se estimó el tamaño de cada grupo (TG-Ver Capítulo 3) y su composición (categoría etaria y sexo) mediante recorridas a pie en áreas cercanas a los grupos (1-20m). La estructura etaria se estimó mediante el tamaño corporal clasificando a los individuos en 4 categorías de edad: crías, juveniles, subadultos y adultos. Dichas categorías se establecieron mediante la comparación del tamaño de cada individuo con el de los demás miembros del grupo y corresponden a los intervalos de edad y peso descritos por Ojasti (1973): Adultos (más de 18 meses; más de 35 kg); sub-adulto (12 a 18 meses; 22 a 35 Kg); juveniles (4 y 12 meses; 7 a 22 Kg) y crías (menor a 4 meses; menos de 7 Kg). La identificación de machos y hembras, dado que no se realizaron capturas solo se llevó a cabo en individuos adultos, los machos fueron reconocidos por la presencia de morrillo nasal prominente (Apéndice I; Figura I.2a), visualización de los testículos (Apéndice I; Figura I.3a) y coloración oscura en el interior de las piernas traseras mientras que en las hembras dicha coloración es rosada (Apéndice I; Figura I. 4) y el morrillo nasal no está desarrollado (ApéndiceI; Figura 2.b) (Ojasti, 1973).

Parte I. Análisis espacial del área de acción

Área de acción (AA).

Dado que los carpinchos se encuentran naturalmente agregados en unidades sociales, se consideró al grupo de carpinchos como la unidad de observación. Las posiciones extremas de cada grupo fueron estimadas midiendo la posición de los individuos extremos a través de sus distancias al observador y el ángulo respecto al Norte. Las distancias fueron medidas con un distanciómetro láser Buschnell Yardage Pro Compact 800® (precisión ± 1 m), los ángulos fueron estimados con una brújula de mano y la posición del observador con un posicionador satelital (GPS, Garmin E-trex Vista HCX). La toma de posiciones de individuos extremos se realizó cada 30 min a lo largo del día para cada grupo para cada estación. Mediante el programa de análisis geográfico Arcview GIS (Versión 3.3, ESRI) y la extensión Spatial Analyst se estimó el tamaño del área de acción de cada grupo de carpinchos utilizando el método de Polígono Mínimo Convexo (PMC- Mohr, 1947; Stickel,. 1954; Jenrich y Turner, 1969) en el cual se traza un área cuyos bordes son dados por las localizaciones periféricas, en nuestro caso de los grupos. Se utilizó el MPC debido a que es un método objetivo, que no está limitado por los supuestos de la distribución y la independencia de las observaciones y es usado en la mayoría de los estudios de selección, lo que facilita las comparaciones con otros estudios (Van Manen, 1994). Dado que dicho método es sensible a "*outliers"* se eliminaron las posiciones extremas de individuos que se alejaban grandes distancias solitariamente por ser considerados movimientos exploratorios (más de 100 m del resto de los individuos).

Se estimó el área de acción total como el área máxima utilizada por cada grupo durante las cuatro estaciones de los dos años de muestreo; el área de acción estacional contemplando el área de cada grupo utilizada durante las dos estaciones correspondientes a los dos años para cada grupo. Por último se estimó el área de uso efectiva o fidelidad al sitio definida como el área en la que estuvieron presentes en todas las estaciones. Una correlación de Spearman (Sokal y Rohlf, 1995) se utilizó para analizar correlaciones entre el área de acción y el área de uso efectivo.

Las diferencias entre períodos fueron evaluadas usando un Test de t de Student de muestras pareadas cuando los residuos de las variables estudiadas no violaban los supuestos de normalidad y homocedasticidad; en caso contrario se realizó el Test no paramétrico de muestras pareadas Wilcoxon. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron testeados mediante el Test W de Shapiro-Wilk y el Test de Levene de homogeneidad de varianzas. Los datos fueron presentados como media ± error estándar (EE) o mediana y cuartil superior e inferior (QS-QI) en el caso de que las variables no presenten distribución normal.

Estructura social y su relación con el área de acción

Se realizó una prueba de Friedman para la comparación estacional de las proporciones de sexos y se realizó un análisis de covarianza multivariado (MANCOVA) para la comparación estacional del número de individuos de cada categoría etaria y el número de hembras preñadas, con el tamaño de grupo como covariable. Debido a que mediante la trasformación de variables no se logró la normalidad de las mismas se consideró la prueba de Pillai por ser la más robusta al incumplimiento de los supuestos y se realizaron comparaciones múltiples través de la Prueba de Hotelling con nivel corregido por Bonferroni (Johnson y Field 1993, Olson 1976). Posteriormente se realizó un Análisis Discriminante (AD) a fin de interpretar cuáles de las variables son las que mejor discriminan los grupos. Por otro lado, se realizaron regresiones simples para evaluar una posible

relación entre el tamaño de grupo total y de adultos y las áreas estimadas para el período de estudio y para cada estación.

Relación entre el área de acción y la disponibilidad de alimento

Se realizaron regresiones simples para evaluar una posible relación entre el tamaño del área de acción y la disponibilidad de alimento. Como estimadores de dicha variable se utilizó la cobertura de gramíneas, de ciperáceas, graminiformes y de materia vegetal verde durante todo el período de estudio. Para cada estación se utilizó el promedio del área de acción de los 10 grupos. Las variables de vegetación fueron estimadas para cada ambiente (ver detalle de muestreo del Capítulo 2) y luego se hizo un promedio ponderado teniendo en cuenta la cobertura de cada ambiente en el área de estudio. A dichas variables se aplicó una trasformación del arcoseno de la raíz cuadrada.

Parte II. Uso y selección de hábitat a escala de macrohábitat.

Para estimar el patrón de selección de los distintos tipos de ambientes a esta escala, se realizó un estudio de selección de hábitat o de uso *vs.* disponibilidad de recursos (Thomas y Taylor, 1990; 2006; Manly *et al.*, 2002) donde, en este capítulo, las características del área de acción son comparadas con las del área de estudio (selección de segundo orden o de macrohábitat, Jonshon 1980). Se aplicó un "Diseño tipo 2" (Marcum y Looftsgarden, 1980; Thomas y Taylor, 1990; 2006), el que se registra el uso para, en nuestro caso, cada grupo de carpincho, pero la disponibilidad se mide sólo a el nivel de población para todos los grupos. Cuatro tipos de ambientes fueron derivados del mapa de ambientes realizado en el Capítulo 2: lagunas temporarias, altos (zonas elevadas); áreas ecotonales o de interfases y bajos (Figura 2.2). Dada la alta fragmentación de los bajos embalsados y no embalsados y su gran variación estacional se los agrupó en un único ambiente en la presente escala de análisis. Usando el sistema de información geográfico Arcview GIS (Versión 3.3, ESRI) y la extensión Spatial Analyst se estimó el tamaño y la proporción de cada tipo de ambiente dentro del área de acción anual y estacional de cada grupo de carpinchos y la proporción de cada ambiente en el área de estudio (diseño de tipo 2, Thomas y Taylor, 2006).

La selección de hábitat fue analizada a través de dos índices de selección, el índice de selección de Jacobs (J; Jacobs, 1974) y el índice de selección de recursos de Manly (*b*; Manly et al., 1993).

El Índice de Jacobs fue calculado como:

$$J = (r - p) / [(r + p) - 2rp]$$

donde r es la proporción usada y p la proporción disponible. J varía en un rango de -1 (el ambiente disponible no es usado) a +1 (el ambiente disponible es altamente utilizado). Un valor de índice de 0 indica que el ambiente disponible es usado conforme a su disponibilidad. Un test de t de Student con n-1 grados de libertad fue usado para comparar el valor medio de J con la hipótesis nula correspondiente a J = 0 (el ambiente es usado conforme a su disponibilidad). Kauhala y Auttila (2010) indican que los resultados obtenidos por el índice Jacobs para estudios de uso y selección son iguales a los obtenidos mediante el uso de análisis de la composición (Aebischer et al., 1993) tanto para el análisis de segundo como de tercer orden). Por otra parte, se seleccionó este índice ya que permite estudiar si el uso de un cierto tipo de hábitat difiere del uso al azar y permite comparar la selección del hábitat con las variables ambientales, tales como la disponibilidad de alimentos (Revilla et al. 2000).

Para el índice de selección de recursos de Manly se dividió el área de cada uno de los cuatro tipos de ambientes del hábitat usado y disponible por el total del área de estudio y el área de acción de grupo de carpinchos

Sitio Argentino de Producción Animal

respectivamente. El conjunto resultante de proporciones de uso *vs* disponibilidad, los cuales siempre sumaron 1, fueron usados para calcular el índice de selección de recursos *b* (Manly et al., 1993) para cada tipo de ambiente para cada área de acción de cada grupo de carpinchos. La proporción de selección de cada área de acción fue calculada como:

$$w_i = p_u / p_d$$

donde p_u es la proporción usada y p_d la proporción disponible, posteriormente esa proporción fue estandarizada usando la siguiente ecuación:

$$b_i = w_i / \Sigma^{H}_{i=1} w_i$$

La función de selección de recursos (el conjunto de valores de b_i, dónde el rango de *i* va de 1 a *H* siendo *H* el número de ambientes) para cada grupo de carpincho fue considerado como el dato fundamental para los subsecuentes análisis estadísticos. Un valor b_i en la función de selección de recursos puede ser interpretado como la probabilidad que, para cualquier evento de selección, un animal o grupo social elija el ambiente *i* sobre todos los otros, asumiendo que todos los hábitats están disponibles para el animal en igual proporción (McLoughlin et al., 2004).

Para determinar cambios en el uso de los distintos ambientes entre estaciones se utilizó un análisis de varianza no paramétrico Friedman, de obtener diferencias significativas se puso a prueba qué estación difería del resto mediante la mínima diferencia significativa (Siegel y Castellan, 1995).

Una correlación de Spearman (Sokal y Rohlf, 1995) se utilizó para analizar correlaciones entre el área de acción y la proporción de cada hábitat.

Relación de la selección de hábitat con las características ambientales

La relación entre los índices de selección medios (Jm y *b*m) y las características físicas y biológicas de los distintos ambientes en cada estación fue analizada mediante un análisis de componentes principales (PCA; Gabriel, 1971). El número de componentes retenidos fue seleccionado utilizando los criterios de Kaiser (autovalor >1) y el modelo de vara partida (broken stick, Jackson, 1993). Las variables ambientales consideradas fueron el porcentaje de cobertura de materia seca (%MS), de gramíneas (%GRAM), de ciperáceas (%CYP), de latifoliadas (%LAT), de leñosas (%LEÑ), de bromeliáceas (%BRO), de materia vegetal verde (%MVV), de graminiformes (%GF) y profundidad del agua (PROA).

RESULTADOS

Parte I. Análisis espacial del área de acción

Área de acción.

Un total de 1840 posiciones de grupos fueron obtenidas para los 10 grupos estudiados entre Noviembre de 2006 a Octubre de 2008, cada una con al menos 5 localizaciones de individuos extremos. No se encontraron diferencias en las áreas de acción estimadas para una misma estación entre los dos años de muestreo por lo que se agruparon los datos utilizándolos como submuestra en los siguientes análisis (Pruebas de t para muestras pareadas; Primavera 2006-2007: T=-0,4, p=0,700; Verano 2007-2008: T=0,06, p=0,951; Otoño 2007-2008: T=1,83, p=0,100; Invierno 2007-2008: T=-0,44, p=0,669; Anual: T=1,53, p=0,161).

Las áreas de acción de los 10 grupos de carpinchos durante el período de estudio se encuentran en la Figura 4.1. El tamaño promedio del área de acción de los grupos de carpincho en el período estudiado fue de 19 ± 1.89 ha (CV = 31.5%, Tabla 4.1) mientras que el área de uso efectiva fue de 4.27 ± 0.62 ha (CV = 45.6 %), un 22.5% de sus áreas de acción (Figura 4.2).

Tabla 4.1. Área de acción (AA) y área de uso efectiva (AC) y tamaño de grupo total (TG) y de adultos (TGA) de grupos de carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en los Esteros del Iberá, Argentina. DE: densidad ecológica. D.E: desviación estándar.

G	TG	TGA	AA (ha)	AC (ha)	DE (ind/ha)
1	35	18.4	16.93	4.27	2.07
2	33.6	18	27.46	6.81	1.22
4	27.8	14.3	14.63	1.90	1.90
5	35.6	17.9	22.57	4.40	1.58
6	33.3	16.8	27.60	4.82	1.21
7	29.2	16	23.71	4.84	1.23
8	25.8	14.5	17.27	7.41	1.49
11	29.3	14.6	12.34	3.61	2.37
12	31.6	14.6	11.30	3.06	2.80
13	33.4	17	15.78	1.00	2.12
Media	31.5	16.2	19	4.2	1.8
D.E.	3.3	1.6	6	1.9	0.5

El área de acción estacional fue de 8.05 ± 4.25 ha (CV = 50%, Tabla 4.2) para primavera, 6.95 ± 3.48 ha (CV = 45.5%) para verano, 11.64 ± 4.2 ha (CV = 36%) para otoño y 13 ± 5.97 ha (CV = 46%) para invierno. En las Figuras 4.3 a la 4.13 se presentan las áreas de acción estacional para los 10 grupos de carpinchos. Se observa que las áreas de acción estacionales dentro de cada grupo presentan una alta superposición dentro de la laguna (bajo e interfase) lo que muestra una gran estabilidad de los grupos en la posición a lo largo del año. Por otro lado, el aumento de las áreas de acción durante el otoño y el invierno se refleja en un mayor alejamiento de las lagunas durante estas estaciones.

Tabla 4.2. Área de acción estacional (ha) de diez grupos de carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*) durante el período primavera 2006- invierno 2008 en los Esteros del Iberá, Argentina. P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno.

Grupo	P	V	O	I
1	7.25	5.92	12.32	13.80
2	9.37	9.40	12.32	26.42
4	3.15	3.56	9.68	5.44
5	16.94	4.73	16.52	13.04
6	11.18	7.72	15.91	15.84
7	8.20	13.21	15.98	15.47
8	10.90	9.68	12.13	13.63
11	5.65	2.07	3.69	6.3
12	4.06	8.01	6.21	8.25
13	3.83	5.16	11.64	11.83
Media	8.05	6.95	11.64	13
D.E	4.25	3.48	4.2	5.97

Las áreas de acción de de otoño e invierno fueron significativamente superiores a la primavera y verano (Tabla 4.3) mientras que no se encontraron diferencias entre Primavera-verano y Otoño-Invierno. Se observa que sólo el grupo 12 presenta una mayor área de acción mayor durante el verano respecto de las estaciones frías y Mientras que el resto de los grupos presentan el patrón global.

Tabla 4.3. Resultados de la prueba de t para muestras pareadas entre las áreas de acción estacionales durante el período primavera 2006-invierno 2008 en los Esteros del Iberá, Argentina. P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno.

	N	T	p
P - V	10	0,73	0,485
P - O	10	-3,36	-0,008*
P - I	10	-2.84	0.0194*
V - O	10	-3.84	0.0039*
V - I	10	-4.00	0.0031*
O - I	10	-0.86	0.4119

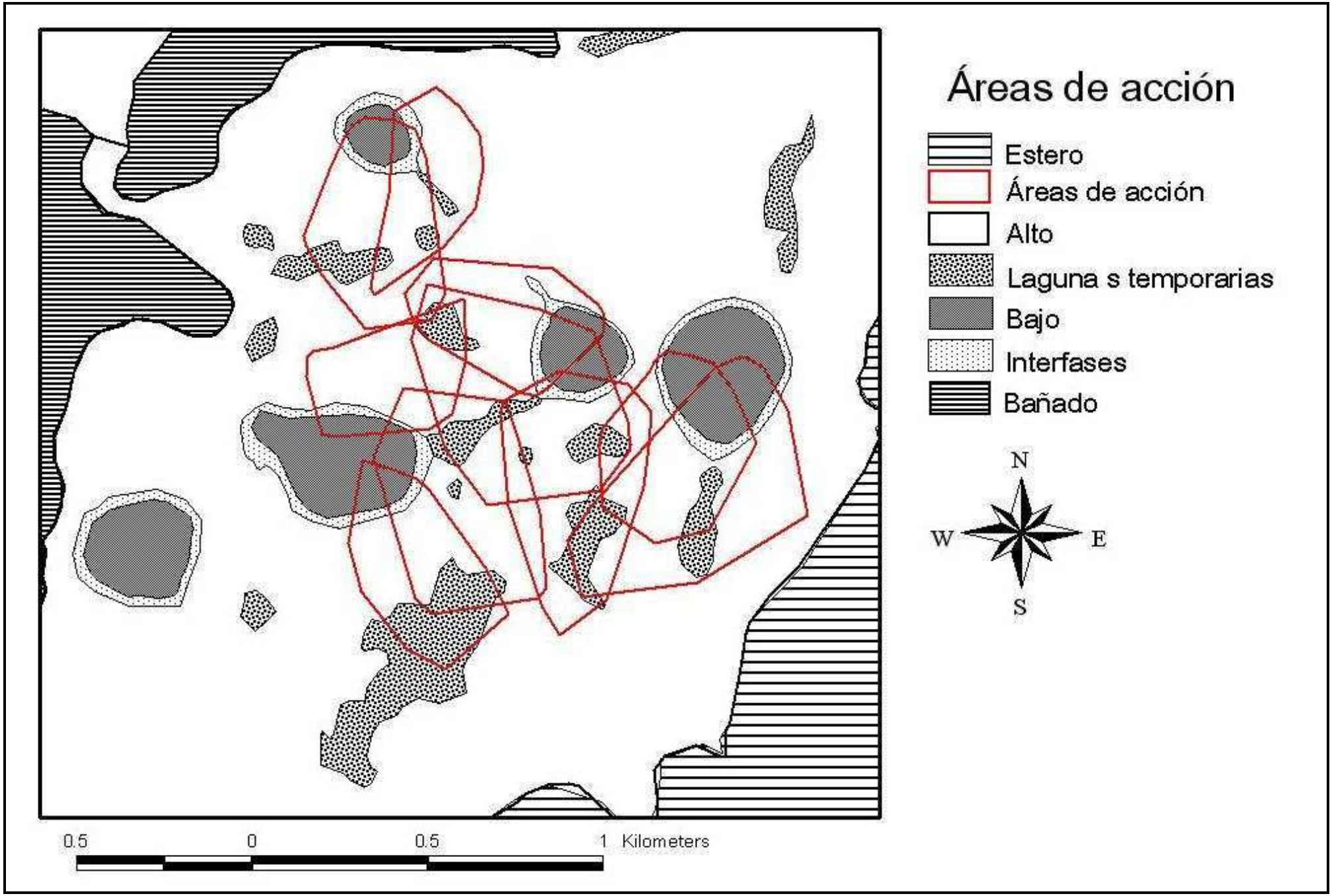


Figura 4.1. Área de acción de los 10 grupos de carpinchos en el área de estudio durante noviembre de2006 y octubre de 2008 en un cordón arenoso de los Esteros del Iberá (Corrientes, Argentina).

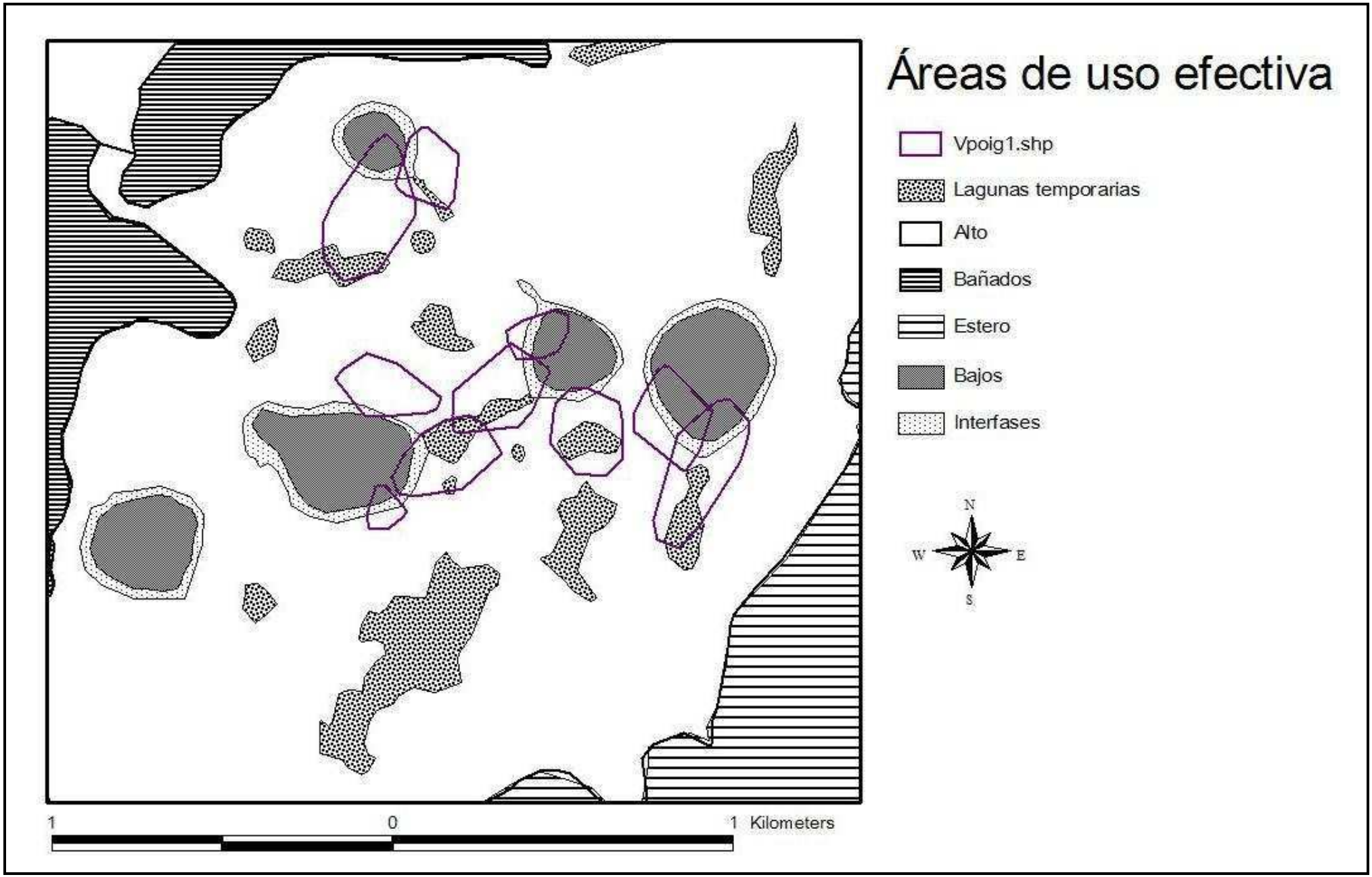


Figura 4.2. Áreas de uso efectivo de los 10 grupos de carpinchos en el área de estudio durante noviembre de2006 y octubre de 2008 en un cordón arenoso de los Esteros del Iberá (Corrientes, Argentina).

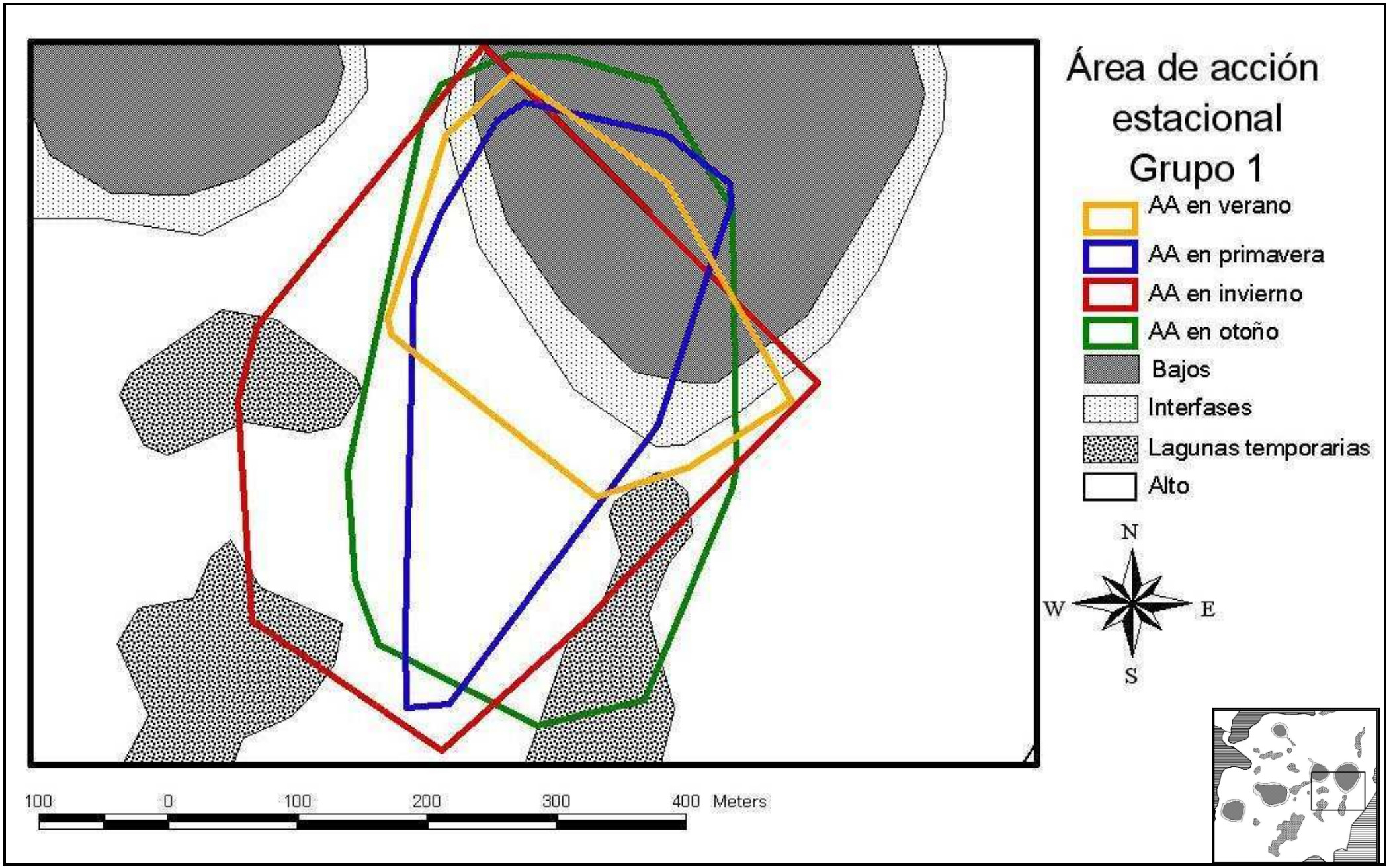


Figura 4.3. Área de acción (AA) del grupo 1 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

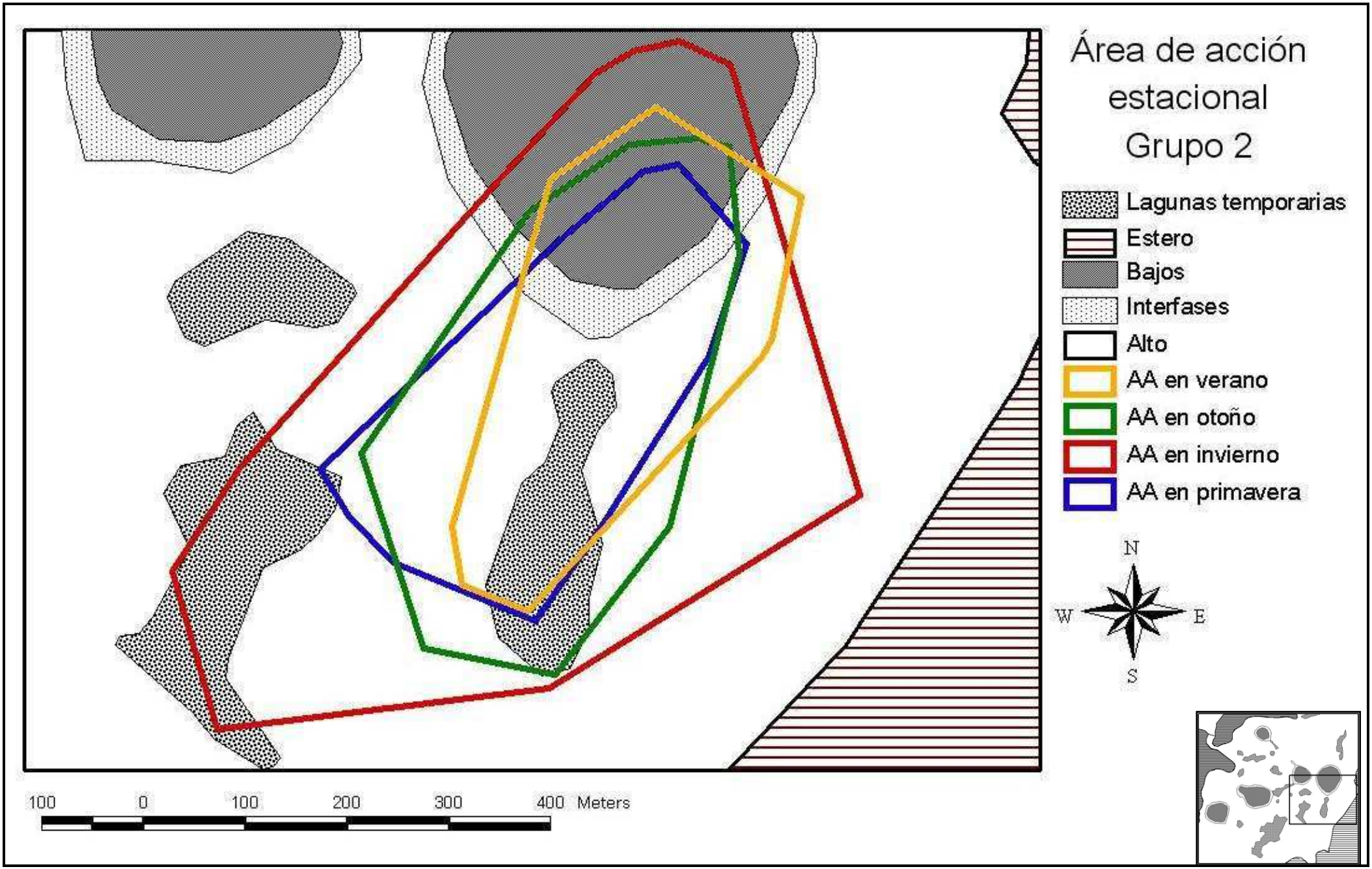


Figura 4.4. Área de acción (AA) del grupo 2 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

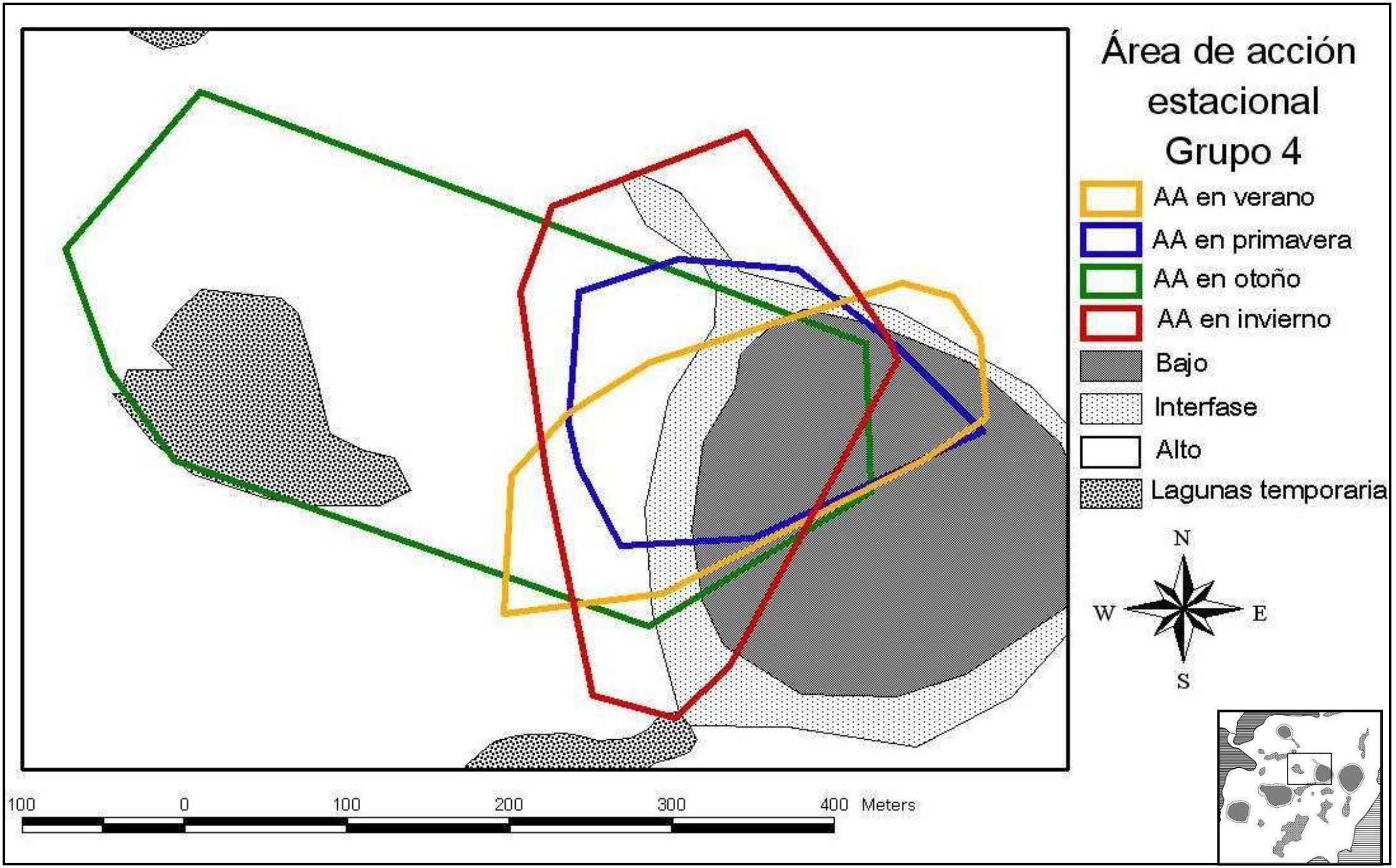


Figura 4.5. Área de acción (AA) del grupo 4 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

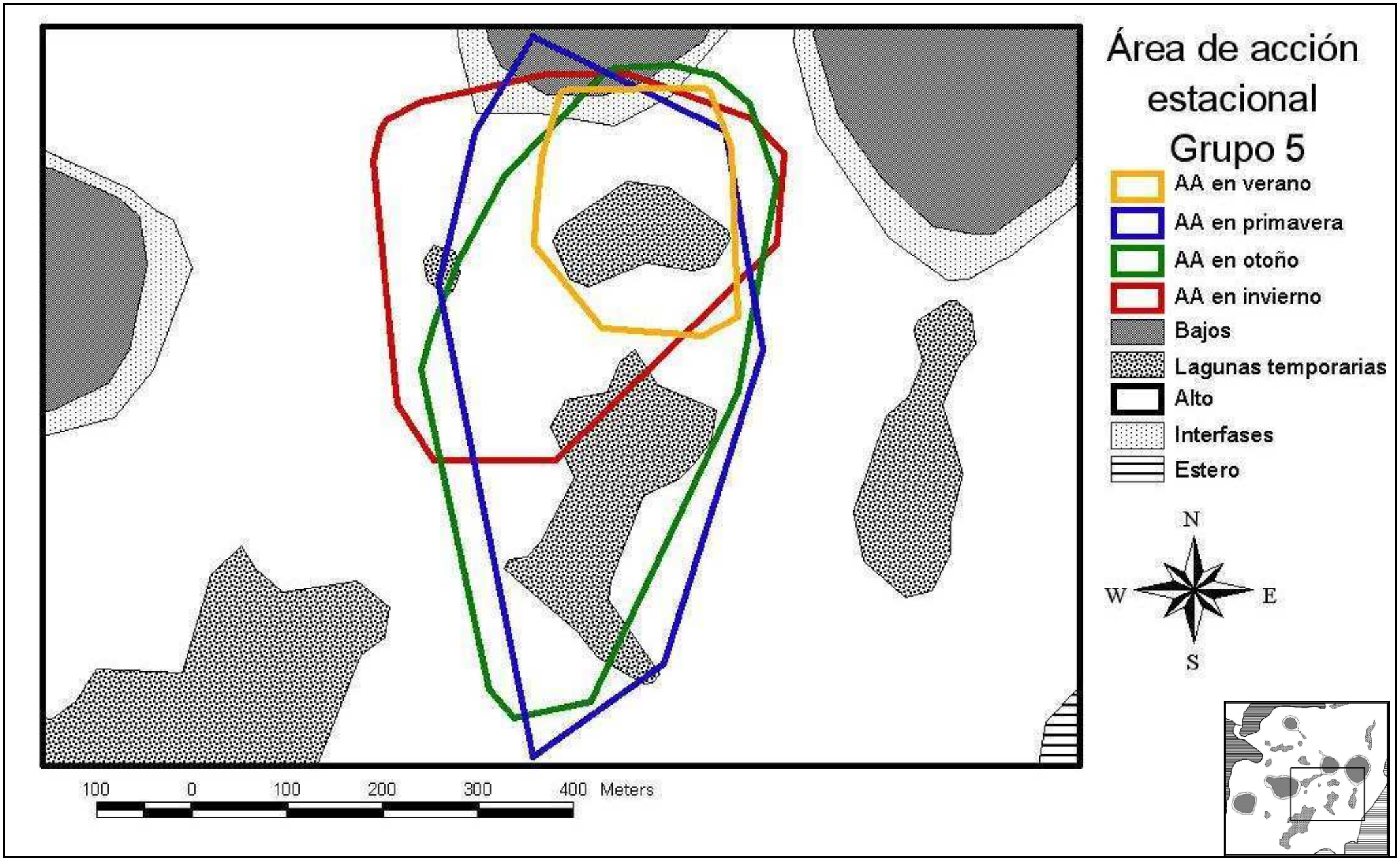


Figura 4.6. Área de acción (AA) del grupo 5 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

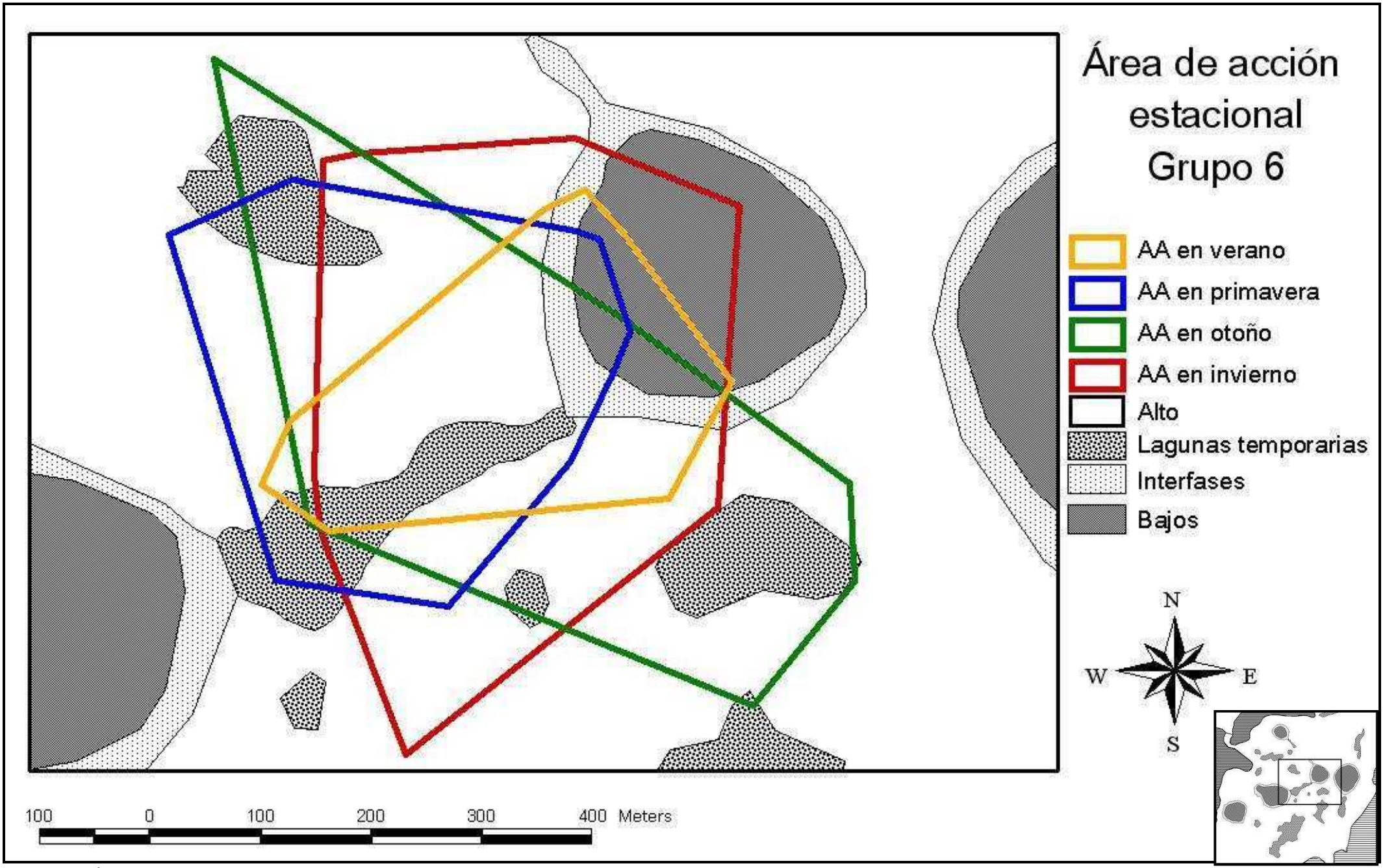


Figura 4.7. Área de acción (AA) del grupo 6 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

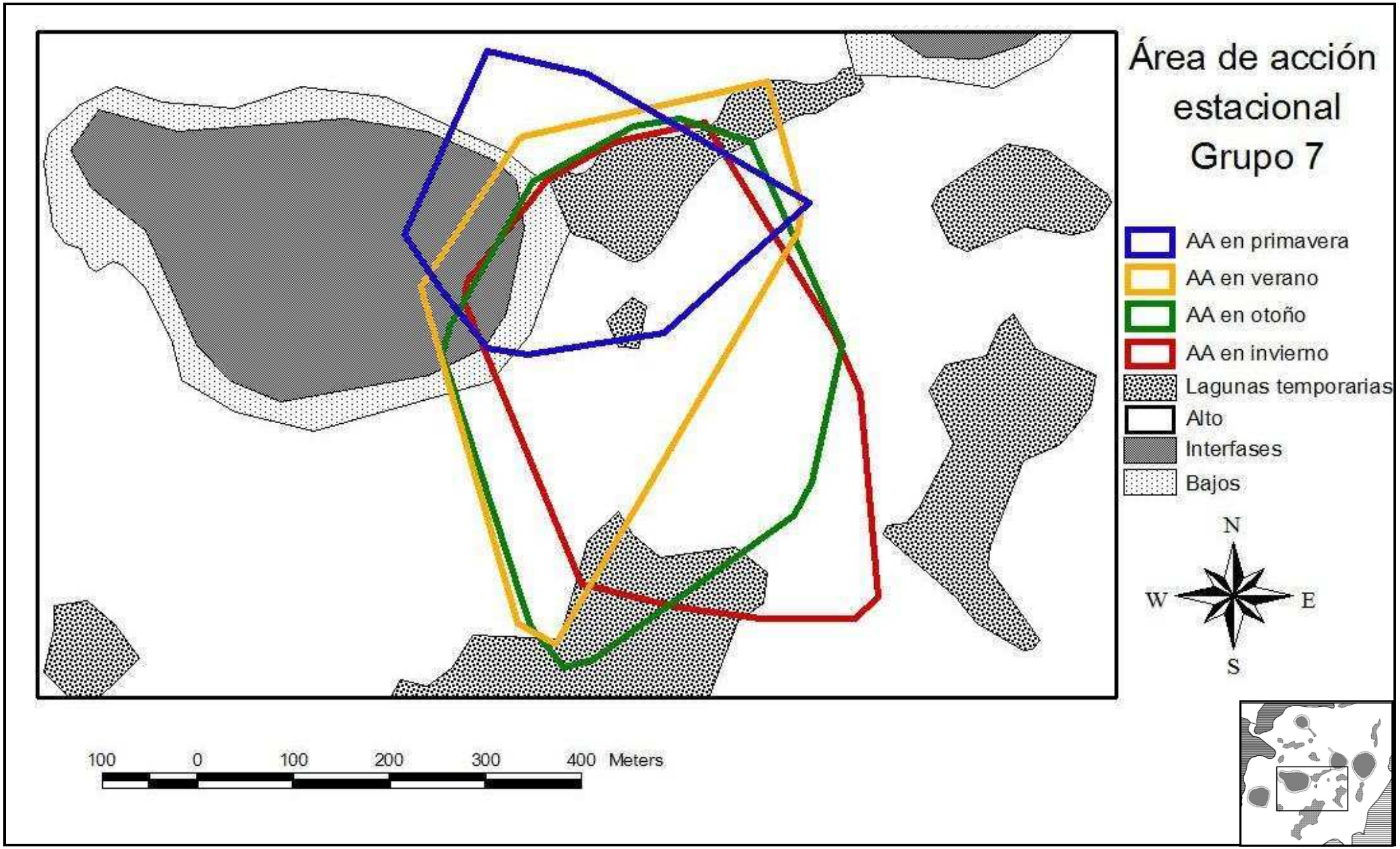


Figura 4.8. Área de acción (AA) del grupo 7 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

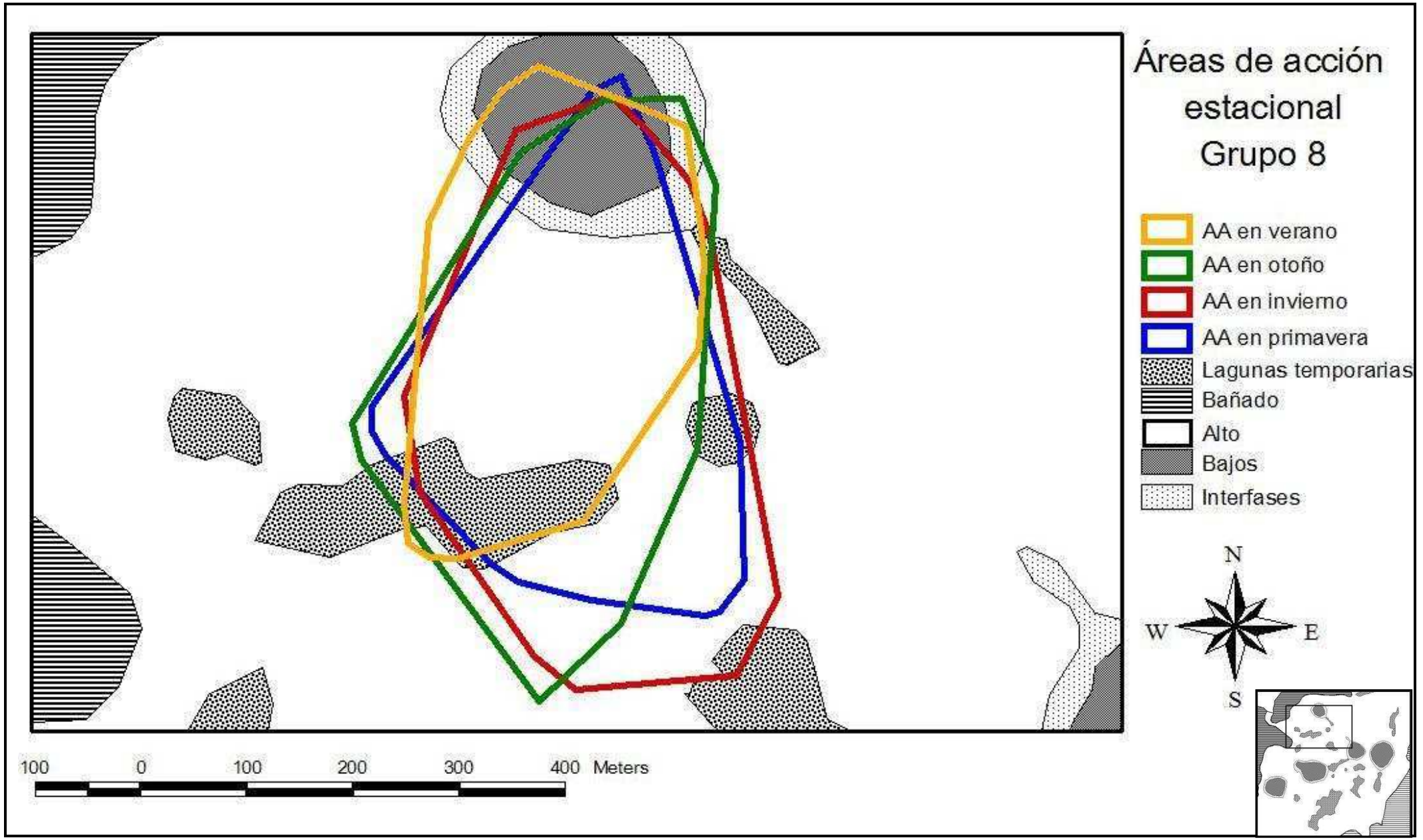


Figura 4.9. Área de acción (AA) del grupo 8 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

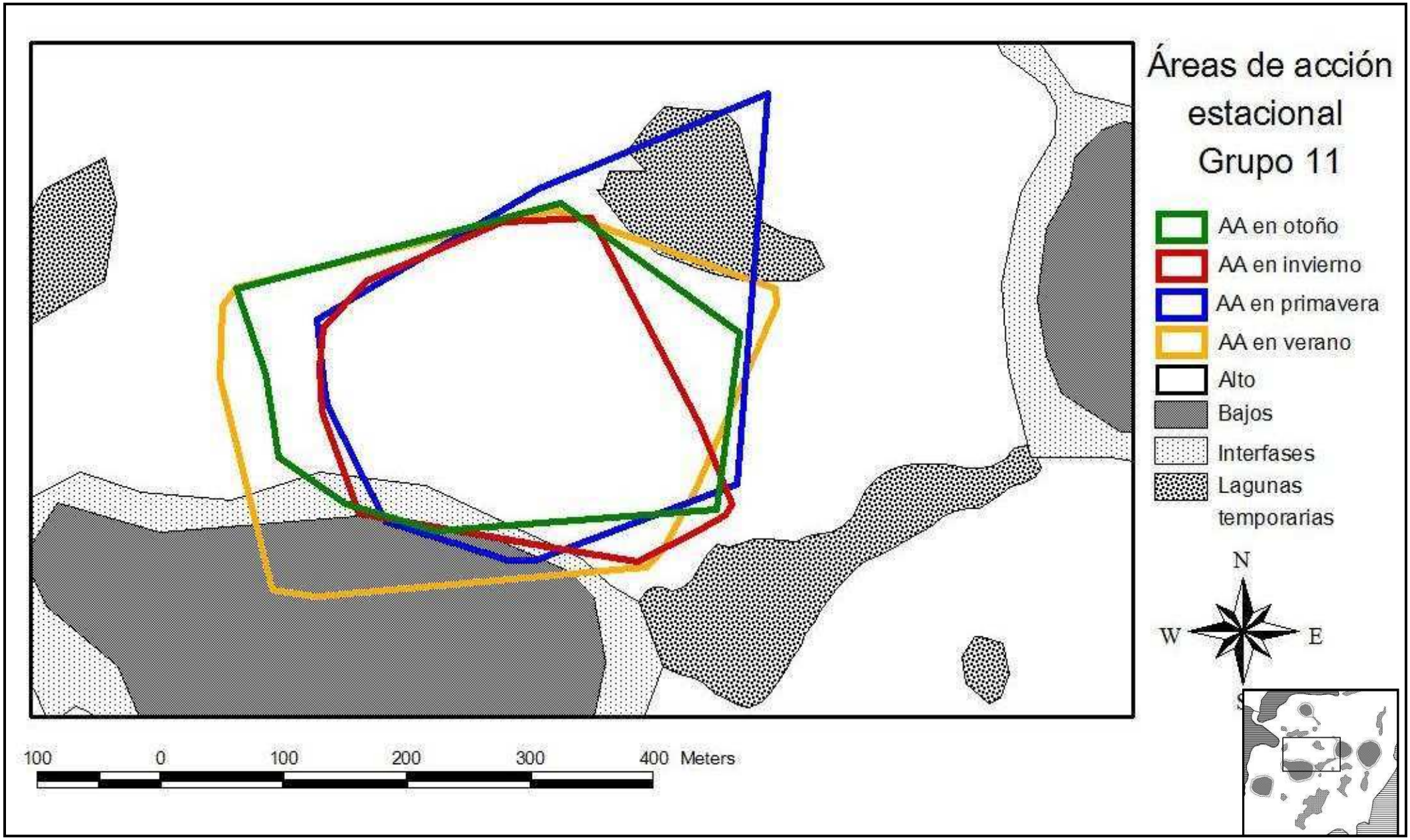


Figura 4.10. Área de acción (AA) del grupo 11 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

Figura 4.11. Área de acción (AA) del grupo 12 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

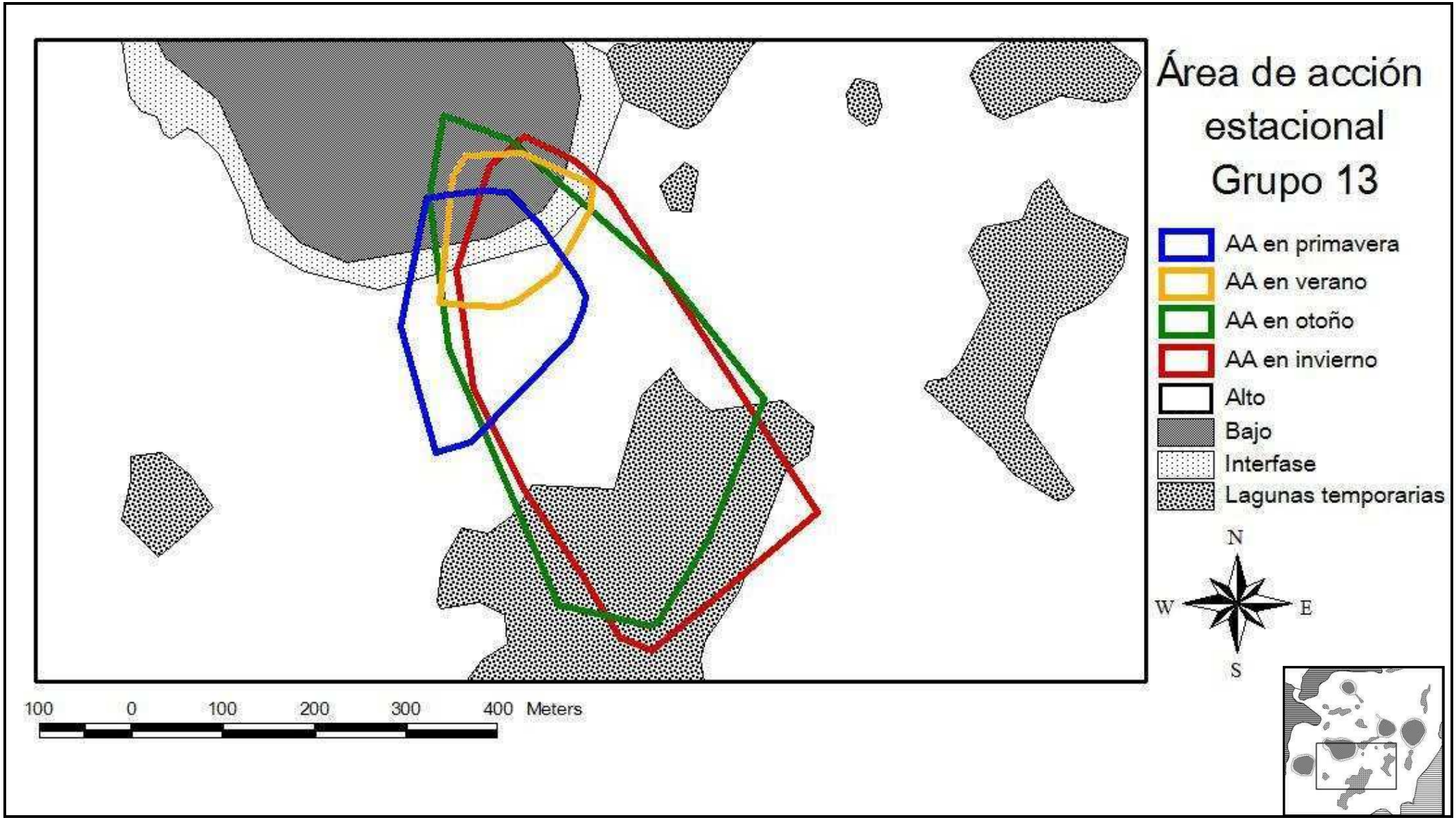


Figura 4.12. Área de acción (AA) del grupo 13 en las distintas estaciones del año durante el período noviembre de 2006-octubre de 2008 en los Esteros del Iberá, Corrientes.

Estructura social y su relación con el área de acción

En todas las estaciones los grupos estuvieron mayoritariamente integrados por individuos adultos y el mayor porcentaje de crías se observó durante el verano (Figura 4.13), la relación de sexos (M:H) varió estacionalmente (T^2=13.85; p<0,0001), la mayor proporción de hembras se observó durante el otoño mientras que la menor se observó durante el verano (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Valores medios de la relación de sexos (M:H) de los individuos adultos y resultados de la prueba de Friedman. EE: Error estándar; V: verano; P: primavera; I: invierno; O: Otoño.

Estación	M:H	E.E.	n			
V	1:2,64	0,08	10	a		
P	1:2,38	0,09	10		b	
I	1:3,05	0,11	10		b	
O	1:2,84	0,16	10			c

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050)

La estructura de los grupos varía estacionalmente, el análisis de varianza multivariado realizado entre los números de individuos que conforman cada categoría etaria y el número de hembras preñadas mostró diferencias entre todas las estaciones (Traza de Pillai: 1.13; p< 0.0001). Los dos primeros ejes del análisis discriminante explican un 81 % de la variación total (Figura 4.14) indicando una separación de la estructura etaria asociada a un aumento del número de crías y machos adultos durante el verano, mayor presencia de juveniles y hembras adultas hacia el otoño e invierno y un mayor número de hembras preñadas durante la primavera. Por lo tanto, durante las estaciones frías (momento en que los grupos sociales presentan una mayor área de acción) la estructura social presenta un mayor número de hembras y de juveniles.

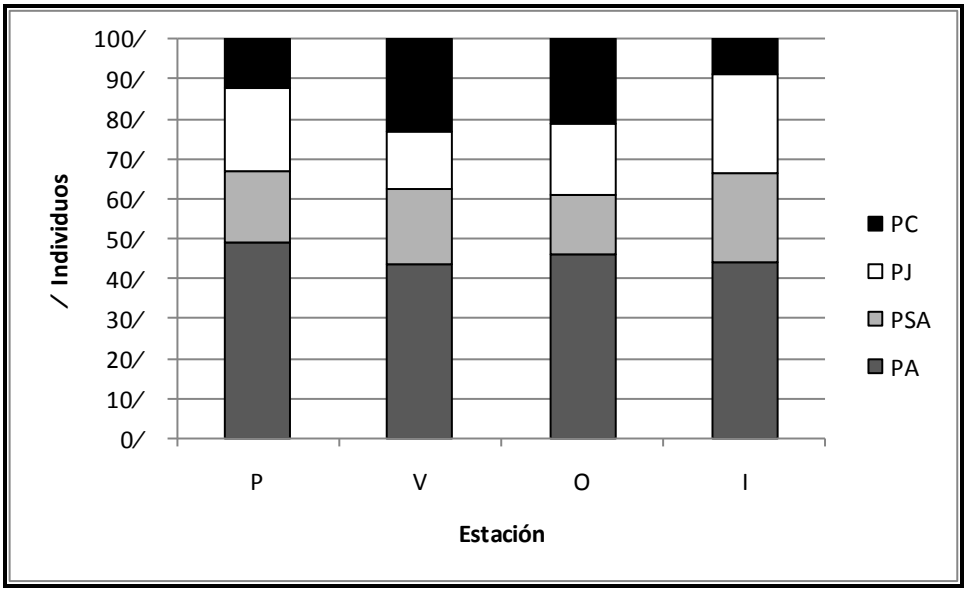


Figura 4.13. Estructura etaria (según criterios de Ojasti 1973) a lo largo del año. P: primavera; V: verano; O: Otoño; I: invierno. PC: porcentaje de crías; PJ: porcentaje de juveniles; PSA: porcentaje de sub-adultos; PA: porcentaje de adultos.

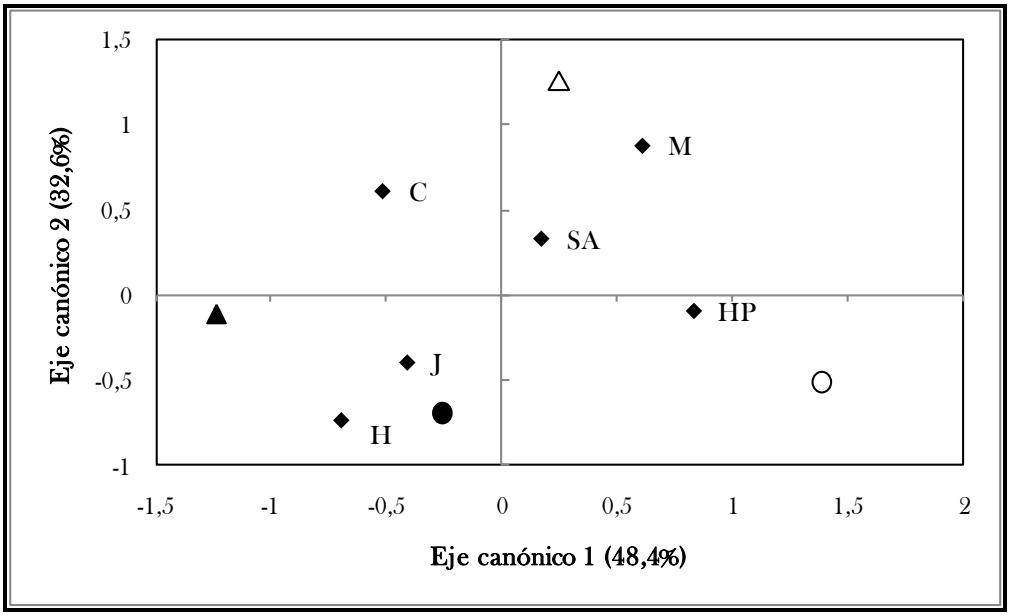


Figura 4.14. Resultados de los dos primeros ejes del análisis discriminante en el número de carpinchos de cada categoría de edad en las distintas estaciones del año. Círculo negro: centroide de los grupos durante el invierno; Triángulo negro: centroide de los grupos durante el otoño; Círculos blancos: centroide de los grupos durante la primavera; Triángulo blanco: centroide de los grupos durante el verano; Rombos negros: Funciones discriminantes (número de individuos por categoría etaria establecida según criterios de Ojasti (1973); datos estandarizados); H: hembras adultas; M: machos adultos; SA: sub-adultos; J: juveniles; C: crías; HP: hembras preñadas.

El análisis de regresión lineal entre el área de acción y el tamaño de grupo medio de adultos y total resultaron no significativos ($p = 0.064$ y $p=0.305$, respectivamente) con coeficientes de regresión bajos ($R^2= 0.37$ y $R^2= 0.13$, respectivamente). El área de uso efectivo tampoco presentó asociación ni con el tamaño de grupo medio de adultos ($R^2 = 0.02$; $p = 0.708$) ni con el tamaño de grupo medio total ($R^2 = 0.02$; $p = 0.703$). No se encontraron regresiones significativas entre el área de acción estacional con los tamaños de grupo totales ni con los tamaños de grupo de adultos (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Resultados de las regresiones entre el área de acción estacional (AAE) y tamaños de grupo durante el período primavera 2006- invierno 2008 en los Esteros del Iberá, Argentina. P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno; R^2: Coeficiente de regresión; TGA: tamaño de grupo adultos y TG: tamaño de grupo total.

	TGA		TG	
AAE	**R^2**	**p**	**R^2**	**p**
P 06	0.09	0.402	3 E-05	0.988
V 07	0.12	0.334	0.03	0.654
O 07	0.13	0.300	4.1 E-03	0.860
I 07	0.06	0.507	0.37	0.061
P 07	3.5 E-07	0.998	0.05	0.528
V 08	0.12	0.331	0.03	0.609
O 08	0.35	0.070	0.26	0.131
I 08	3.1 E-03	0.878	016	0.250

Relación entre el área de acción y la disponibilidad de alimento

Se encontraron relaciones lineales significativas negativas entre el área de acción y el arcoseno de la raíz cuadrada de los porcentajes de coberturas de gramíneas (R^2= 0.66; p= 0.015), de graminiformes (R^2= 0.67; p= 0.013) y de materia vegetal verde (R^2= 0.71; p= 0.009; Figura 4.15), mientras que no se observó relación con el porcentaje de ciperáceas (R^2=0.39; p=0.095).

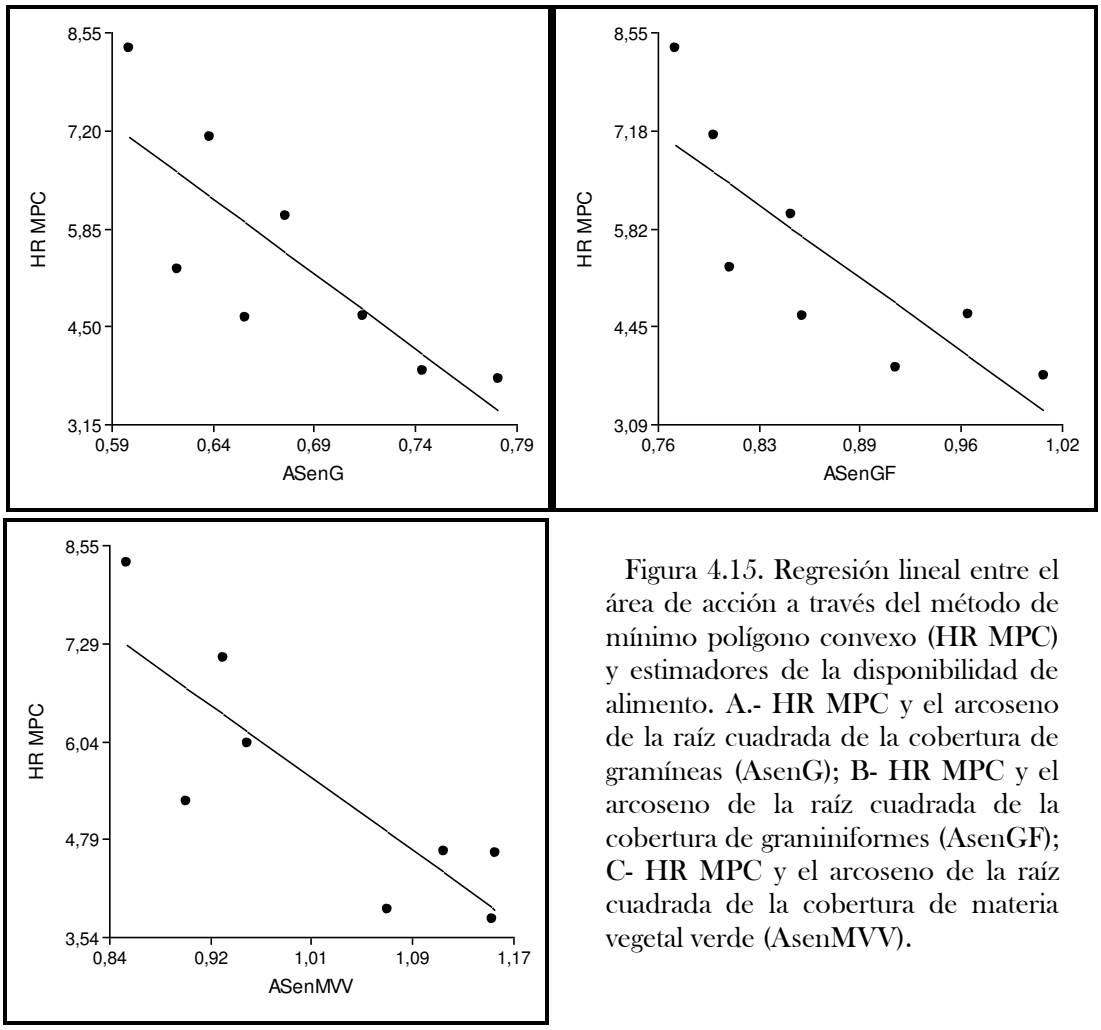


Figura 4.15. Regresión lineal entre el área de acción a través del método de mínimo polígono convexo (HR MPC) y estimadores de la disponibilidad de alimento. A.- HR MPC y el arcoseno de la raíz cuadrada de la cobertura de gramíneas (AsenG); B- HR MPC y el arcoseno de la raíz cuadrada de la cobertura de graminiformes (AsenGF); C- HR MPC y el arcoseno de la raíz cuadrada de la cobertura de materia vegetal verde (AsenMVV).

Parte II. *Uso y selección de hábitat a escala de macrohábitat.*

El ambiente con mayor cobertura dentro del área de acción de los grupos de carpinchos fue el alto en todas las estaciones y también es el más abundante en el área de estudio (Figura 4.16). Los valores del índice de selección de Jacobs se presentan en la Tabla 4.6, cuando se consideró el área de acción estimada para todo el período de estudio éste índice indicó que el alto sería usado en menor intensidad, las lagunas temporarias y la interfase serían usadas con mayor intensidad mientras que el bajo sería usado en proporción a lo disponible. Estacionalmente se observó que el alto fue usado menos intensamente y la interfase fue usada con mayor intensidad en todas las estaciones menos durante el otoño. Las lagunas temporarias fueron usadas conforme a su disponibilidad durante todas las estaciones y el bajo fue usado conforme a su disponibilidad con excepción del verano, estación en la cual fue usado con mayor intensidad.

Por otro lado, las Pruebas de Friedman indicaron que existen diferencias en la selectividad a lo largo del año en el uso de los ambientes: el Alto fue usado en menor proporción durante las estaciones de primavera verano (T^2= 4,804; p=0,008), momento en que las Interfases y los bajos fueron usados más intensamente (T^2= 4,800; p=0,008; T^2= 5,330; p=0,005, respectivamente). Las lagunas temporarias no se encontraron diferencias en el uso en las distintas estaciones. La Tabla 4.7 presenta el orden jerárquico de selección y sus diferencias en las distintas estaciones. En general la intensidad de uso durante el verano difiere de la intensidad de uso durante el otoño y el invierno. Los altos durante el verano son usados menos intensamente que durante el otoño y el invierno (orden jerárquico de uso: $JA_I > JA_O > JA_P > JA_V$). La interfase durante el verano es significativamente más usada que durante el invierno y el otoño (orden jerárquico de uso: $JI_V > JI_P > JI_I > JI_O$) mientras que el bajo es más intensamente usado durante el verano respecto el uso del otoño y el invierno (orden jerárquico de uso: $JI_V > JI_P > JI_O > JI_I$).

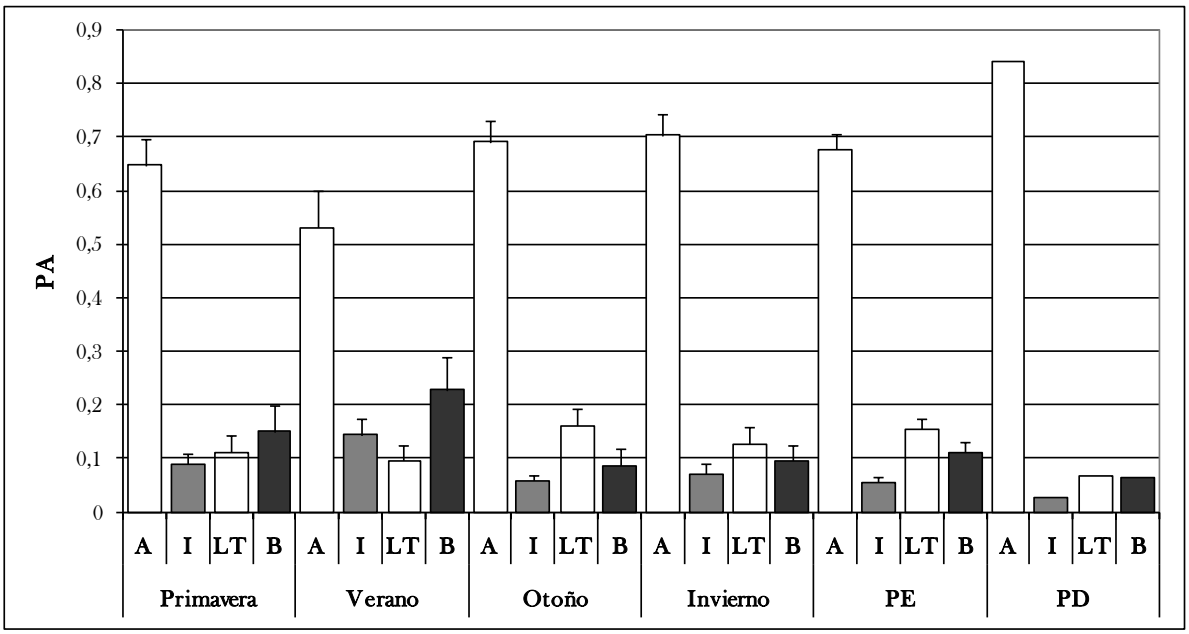


Figura 4.16. Proporción de ambiente medio de 10 grupos de carpinchos dentro de su área de acción y proporción de ambientes disponibles en el área de estudio. A: alto, I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo; PE: Período de estudio; PUP: proporción de ambiente dentro del área de acción (AA) en primavera; PUV: proporción de ambiente dentro del AA en verano; PUO: proporción de ambiente dentro del AA en otoño; PUI: proporción de ambiente dentro del AA en invierno; PPE: proporción de ambiente dentro del AA durante el PE; PD: proporción de ambientes disponible en el área de estudio.

Tabla 4.6. Valores medios del Índice de selección de Jacobs (Jm) y resultados de la prueba de t para un parámetro bajo la hipótesis nula de ausencia de selección (H_0: J=0). Nivel de significancia p<0,05. Amb: ambiente; A: alto, I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo; PE: Durante todo el período de estudio; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno.

		PE			P			V			O			I		
Amb	**n**	**Jm**	**T**	**p**	**Jm**	**T**	**p**	**Jm**	**T**	**P**	**Jm**	**T**	**P**	**Jm**	**T**	**p**
A	10	-0,411	-8,75	**<0,001**	-0,430	-5,72	**<0,001**	-0,563	-5,76	**<0,001**	-0,331	-2,92	**0,017**	-0,303	-2,74	**0,023**
I	10	0,332	7,56	**<0,001**	0,452	5,29	**<0,001**	0,619	9,82	**<0,001**	0,330	5,26	**<0,001**	0,380	6,4	**<0,001**
LT	10	0,380	6,01	**<0,001**	-0,019	-0,08	0,934	-0,118	-0,54	0,603	0,316	2,01	**0,075**	0,105	0,54	0,601
B	10	0,211	2,25	0,051	0,134	0,78	0,457	0,379	2,31	**0,047**	-0,118	-0,62	0,552	-0,044	-0,24	0,814

Tabla 4.7. Orden jerárquico de la intensidad de uso (Rm) para cada ambiente en las distintas estaciones del año y resultados de la Prueba de Friedman.

Ambiente	Estación	OJ			
Alto	Verano	1,5	a		
	Primavera	2,4	a		
	Otoño	2,8		b	
	Invierno	3,3		b	
Interfase	Otoño	1,7	a		
	Invierno	2,2	a	b	
	Primavera	2,6	a	b	c
	Verano	3,5			c
Bajo	Invierno	1,7	a		
	Otoño	2	a	b	
	Primavera	2,9		b	c
	Verano	3,4			c

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050).

Los valores medios del índice de Manly se presentan en la tabla 4.8, tanto considerando el área de acción del período de estudio como el estacional se obtuvieron diferencias significativas en la probabilidad de uso de los distintos tipos de ambientes (Tabla 4.8). Éste índice nos indica que el orden jerárquico de uso considerando el área de acción total sería I>LT>>B>>A patrones similares de encontraron durante la primavera, el otoño y el invierno aunque con distinto nivel de significación. Durante el verano hay una mayor probabilidad de uso de la interfases y del bajo (Figura 4.17).

Tabla 4.8. Valores medios del Índice de selección de Manly (*bm*) y resultados de la Prueba de Friedman en la comparación del índice obtenido para los diferentes ambientes por estación y durante el período de estudio (PE). Amb: ambiente; A: alto, I: interfases; LT: lagunas temporarias; B: bajo; T: Durante todas las estaciones; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno; OJ: orden jerárquico de uso en el uso.

	Amb	*b*m	T^2	P	OJ			
PE	A	0,122	12,03	<0,001	1,2	a		
	B	0,241			2,3		b	
	LT	0,335			3,2			c
	I	0,301			3,3			c
P	A	0,114	3,5	0,030	1,8	a		
	B	0,239			2,2	a		
	LT	0,259			2,6	a	b	
	I	0,388			3,4		b	
V	A	0,455	14,68	<0,001	1,4	a		
	LT	0,168			2,1	a	b	
	B	0,294			2,7		b	
	I	0,084			3,8			c
O	A	0,146	4,98	0,007	1,7	a		
	B	0,146			2	a	b	
	LT	0,355			3		b	c
	I	0,331			3,3			c
I	A	0,149	5,06	0,007	1,6	a		
	B	0,185			2,2	a	b	
	LT	0,289			2,8		b	c
	I	0,377			3,4			c

Letras distintas indican diferencias significativas(p<= 0,050).

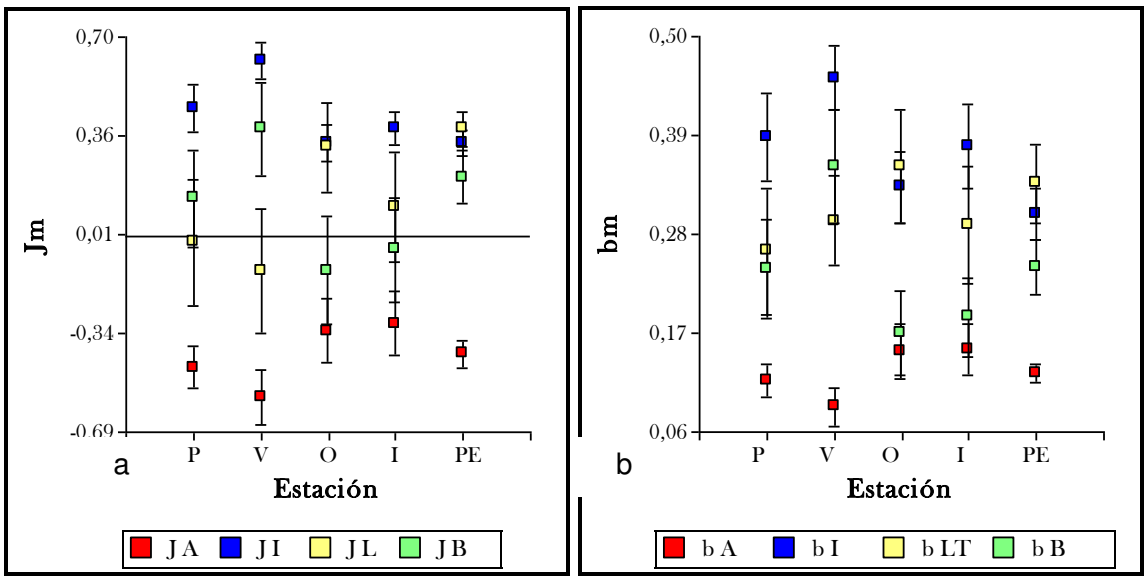


Figura 4.17. Índices de selección de hábitat medios de 10 grupos de carpinchos en las distintas estaciones del año y a lo largo del período de estudio. A. Índice de Jacobs. B. Índice de Manly. A: alto, I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo; PE: Período de estudio; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno.

Ambos índices presentaron un patrón similar en el uso de los distintos ambientes (Figura 4.16 a y b), en la tabla 4.9 se presenta un resumen de los resultados obtenidos para ambos índices donde se observa una selección por la Interfase y un menor uso de los altos.

Tabla 4.9. Resumen de los resultados de los Índices de selección de Jacobs (J) y Manly (*b*) para cada ambiente en las distintas estaciones y durante el período de estudio (Total). +:selección; =: uso conforme a su disponibilidad; -: uso en menor proporción a su disponibilidad.

	Total		Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
Amb	J	b	J	b	J	b	J	b	J	b
I	+	c	+	c	+	d	+	c	+	c
LT	+	c	=	abc	=	ab	=	bc	=	bc
B	=	b	=	ab	+	bc	=	ab	=	ab
A	-	a	-	a	-	a	-	a	-	a

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050).

De las correlaciones de Spearman entre el área de acción y la proporción de los distintos ambientes usados solo se vio asociación la proporción de lagunas temporarias (R= 0,72; p=0,019) indicando que una mayor área de acción se asocia a una mayor proporción de uso de las lagunas temporarias dentro de la misma.

Relación de la selección de hábitat con las variables ambientales

El resultado del CCA indica que los dos primeros ejes explican el 90.1 % de la varianza de la relación de los índices de selección y las variables ambientales de los distintos ambientes (Tabla 4.10; Figura 4.18). El Test de Monte Carlo muestra que todos los ejes son significativos (Traza: 0.685; F = 6.094, p = 0.004). El primer eje del CCA capturó el 83.4% (Test de Monte Carlo, F= 30.19, p = 0.002) sus valores positivos estarían relacionados con una mayor oferta forrajera mientras que los valores negativos se asociarían a ambientes con una mayor aptitud de refugios (Figura 4.18).

Tabla 4.10: Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica de la matriz de patrón de uso de los carpinchos por las diferentes lagunas y sus variables ambientales.

Variables	Eje1	Eje2	Eje3	Eje 4	Inercia Total
Autovalores	0.634	0.051	0.066	0.009	0.760
Correlaciones patrón de uso variables ambientales	0.975	0.740	0.000	0.000	
Varianza explicada	83.4	90.1	98.9	100.0	
Varianza explicada (patrón de uso variables ambientales)	92.5	100.0	0.0	0.0	
Correlaciones variables ambientales ejes					
MS (%Materia seca)	0.418				
G (% de gramíneas)	0.842				
C (% de ciperáceas)	0.377				
LAT (% de latifoliadas)	-0.429				
LÑ (% de leñosas)	-0.902				
MV (% materia vegetal verde)	-0.274				
PROA (profundidad del agua)	-0.438				
Hmax (altura máxima de la vegetación)	0.166				
GF (% de graminiformes)	0.776				
SV (Suelo sin cobertura vegetal)	-0.288				

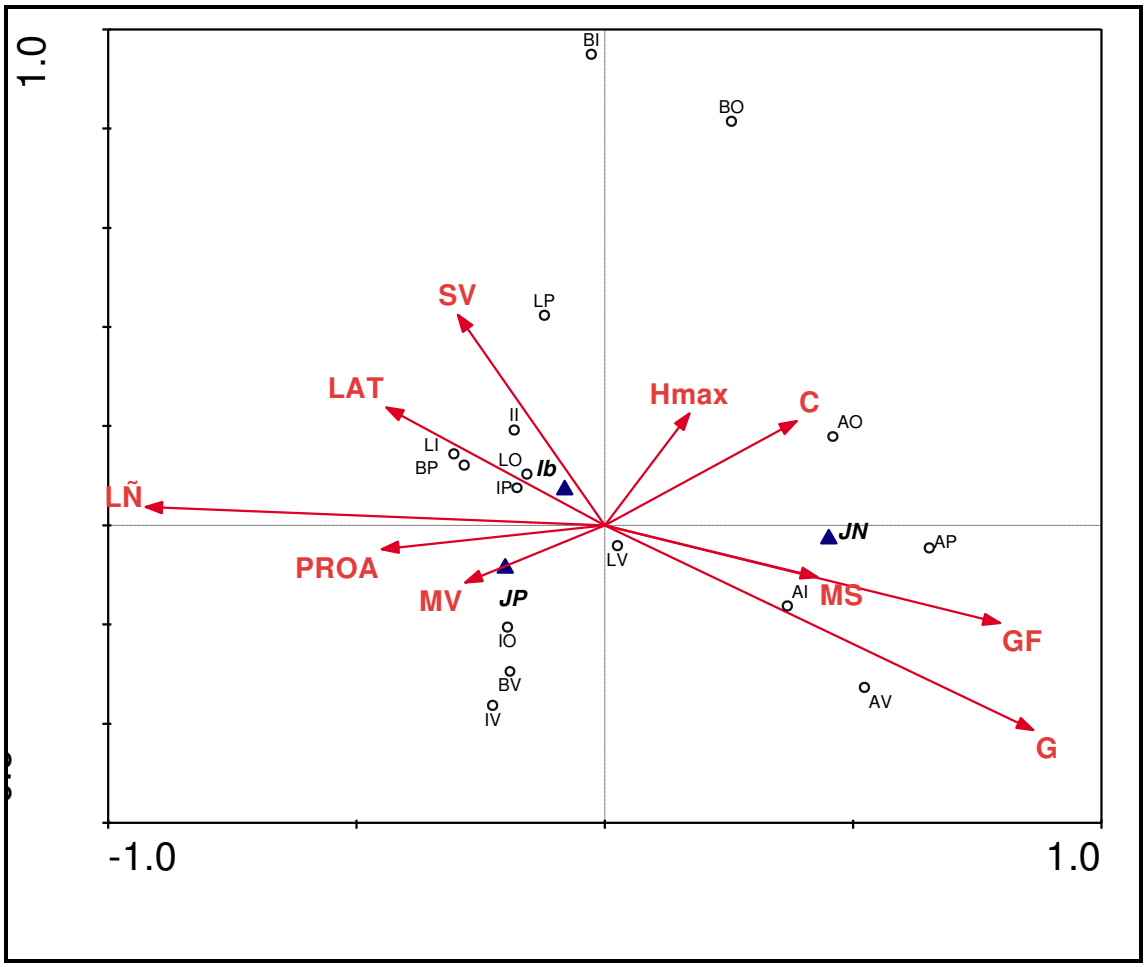


Figura 4.18. Resultado de los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica para la ordenación de la intensidad de uso a través de los índices de Jacobs (J) y Manly (I*b*) (triangulos) y variables ambientales (flechas) de los diferentes ambientes (círculos) en las distintas estaciones del año. I_: Interfase; A_: Alto; B_: Bajo; L_: Lagunas temporarias; _I: durante el invierno; _P: durante la primavera; _V: durante el verano; _O: durante el otoño. Las siglas de las variables figuran en la Tabla 4.9.

Sitio Argentino de Producción Animal

En el extremo positivo del eje 1 se ubican los ambientes usados en menor proporción a su disponibilidad, los cuales se asocian a altos valores de coberturas de materia vegetal verde, gramíneas y ciperáceas. Si analizamos la variación estacional, los altos durante la primavera y el verano presentarían una mayor oferta forrajera y un uso menos intensivo de dichos ambientes. Los bajos usados con mayor intensidad durante la primavera y el verano se asocian a una mayor disponibilidad de agua, las interfases que si bien presentan alta intensidad de uso durante todo el año, durante la primavera y el verano presentan una mayor intensidad de uso y se asocia también a una mayor disponibilidad de agua. Por último, cabe destacar que todos los ambientes durante el otoño presentan mayores valores de materia seca.

DISCUSIÓN

Parte I.

Los tamaños de las áreas de acción observados para los 10 grupos de carpinchos durante el período de estudio se encuentran dentro de los valores registrados para la especie (revisión en Herrera et al., 2011). Sin embargo, los rangos de las áreas de acción son extremadamente variables y las comparaciones deben realizarse con precaución teniendo en cuenta las diferentes condiciones ambientales y la falta de uniformidad de criterio en las metodologías empleadas para la estimación del área de acción. Los resultados del tamaño medio del área de acción y del tamaño medio de los grupos de carpinchos presentes en lagunas de los Esteros del Iberá son similares a la encontrada por Salas (1999) en los llanos Venezolanos y relativamente superiores a los encontrados por Herrera and Macdonald (1987) también en los llanos Venezolanos (AA: 16.1 ha MPC y 10 ha con polígonos irregulares y TG: 9,6 individuos) y a los de Alho and Rondon (1987) en el Pantanal de Brasil (AA: 12 ha y TG:10.6). En el bosque aluvial amazónico (con estacionalidad hídrica) Soini y Soini (1992) presentaron valores similares de áreas de acción que oscilaron entre 17 y 22 ha pero indican que los límites y las extensiones de estas áreas fluctuaban de un año a otro y no constituían un territorio exclusivo, los tamaños de grupo reportados para dicho ambiente fueron muy inferiores a los obtenidos en este trabajo (4.8 ind ± 2.4; Soini, 1993). Por otro lado, en el Pantanal (con estacionalidad hídrica y térmica) se han reportado tamaños extremos de áreas de acción de hasta 200 ha (mínimo de 12 ha) por Schaller y Crawshaw (1981) y de 196 ha (mínimo de 33 ha; media 78,9 ha) por Alho et al. (1987). En el Chaco paraguayo que presenta un clima semiárido a árido con una estacionalidad hídrica marcada, las estimaciones son aún mayores con valores medios de 583 ha (MPC) y 183 ha (método de Kernel 95% - Campos Krauer, 2009). Nuestros resultados apoyan la hipótesis de Herrera et al. (2011) que indica que el tamaño del grupo general de carpinchos aumenta con la densidad de población. Dicha asociación también ha sido reportado en otros roedores (Lucia et al 2008; Randall et al 2005). Por otro lado, la densidad poblacional parecería estar asociada a la productividad de los diferentes ecosistemas. Los resultados obtenidos en este trabajo son similares a los obtenidos por Salas (1999) y a pesar de que en las sabanas venezolanas presentan una marcada estacionalidad húmeda y seca, la zona estaba sometida a un manejo del agua que mantenía los recursos básicos (agua y forraje) espacialmente homogéneos y constante durante todo el año (Salas, 1999) condiciones más similares a nuestra área de estudio. Descripciones del hábitat del Pantanal y del Chaco Paraguayo sugieren que son menos productivos y en el Pantanal la densidad poblacional ecológica es baja (0.4 ind/ha; Alho et al., 1987) y si bien no hay datos de densidad para el Chaco paraguayo los tamaños de grupo son pequeños (2 a 6 individuos) con amplias áreas de acción (Campos Krauer, 2009). Por otro lado, las

Sitio Argentino de Producción Animal

poblaciones del bosque aluvial amazónico en Perú (Soini, 1996) presentan bajos valores de densidad y con pronunciadas fluctuaciones a lo largo del tiempo debido a la baja estabilidad del hábitat (0.041 ind/ha-0.258 ind/ha). Estos resultados avalarían la teoría de que la abundancia y la previsibilidad espacio-temporal de los recursos son un importante factor limitante para determinar el tamaño del área de acción (McLoughlin y Ferguson, 2000).

Las áreas de uso efectivo fueron siempre localizadas en las cercanías del agua, hecho que enfatiza la importancia de dicho recurso para la supervivencia y reproducción del carpincho (Herrera y Macdonald, 1989). Los valores registrados se encuentran cercanos a las áreas mínimas del rango observado por Alho et al., (1987a; 1987b) en el Pantanal de Brasil, aunque fueron estimadas con metodologías diferentes. En dicho trabajo obtuvieron valores de 3 a 50 ha (Valor medio: 9,4 ha), pero constituyen un porcentaje del área de acción del 12%, menor a la encontrada en este trabajo.

Cabe destacar que las estimaciones del área de acción obtenidas en este trabajo constituyen un valor mínimo debido a que el estudio se realizó durante las horas del día sin tener en cuenta las áreas ocupadas durante la noche, período en el cual a pesar de presentar una menor actividad, el alejamiento de los grupos al agua es mayor (Schaller y Crawshaw, 1981; Campos Krauer, 2009). Teniendo en cuenta lo anteriormente mencionado, las posibles sobrestimaciones obtenidas por el empleo del método de MPC por estar fuertemente influenciado por localizaciones periféricas (Don y Rennolls, 1983) resultarían irrelevantes en este estudio.

Las variaciones estacionales obtenidas en las áreas de acción estuvieron estrechamente relacionadas a las variaciones en la composición y la abundancia de la vegetación y a la disponibilidad de agua. Las similitudes en dichas características entre las estaciones de primavera-verano y otoño-invierno en todos los ambientes (Ver Capítulo 2) se verían reflejadas en la ausencia de diferencias de las áreas de acción de las mencionadas estaciones. Por otro lado, el aumento del área de acción observado durante el otoño y el invierno (período de menor temperatura y menores precipitaciones) estaría asociado a la disminución de la disponibilidad de forraje (disminución de la cobertura de gramíneas, graminiformes y de materia vegetal verde, Ver Capítulo 2). Esta asociación inversa entre la abundancia de alimentos y el área de acción se ha observado en un gran número de especies de animales incluyendo roedores (Microtus *townsendii*, Taitt, 1981); marsupiales (*Isoodon obesulus*, Broughton and Dickman, 1991); ciervos (*Capreolus capreolus*, Tufto et al., 1996); osos (*Ursus americanus*, Powell et al., 1997 y U. *arctos* McLoughlin et al., 1999; McLoughlin and Ferguson, 2000); lagartos (*Sceloporus jarrovi*, Simon, 1975) y aves (Hixon, 1980). En la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*, Wauters y Dhondt, 1992) y en la civeta de palmera (*Paradoxurus hermaphrodites*, Joshi et al., 1995) se observó además, que el tamaño del área de acción está negativamente relacionado a la predictibilidad de disponibilidad de recursos.

Por otro lado, si bien el carpincho se reproduce durante todo el año, tal como lo observado por Ojasti (1972 y 1973) en los llanos venezolanos, en el área de estudio existe una baja incidencia de hembras preñadas entre los meses más secos (Otoño-Invierno) y una máxima actividad de cópula al comienzo de la época de lluvias (principio de la primavera) con un pico de pariciones hacia fines del verano (final de la estación más lluviosa). Estos factores favorecerían a una disminución del área de acción, la estructura social en las estaciones en las cuales las áreas de acción son menores, se caracterizan por un mayor número de hembras preñadas (primavera) y una mayor presencia de crías (verano). Reducciones de las áreas de acción y alteraciones en la selección de ambientes se observó en ovejas (*Ovis dalli*; Berger, 1991; Bleich et al., 1997; Rachlow y

Sitio Argentino de Producción Animal

Bowyer, 1998) guanacos (*lama guanicoe;* Burgi, 2005) y zorros (*Vulpes velox;* Kleiman 1981; Kitchen et al., 2005).

A diferencia de lo observado por Herrera y Macdonald (1989) en nuestro trabajo no se observó una relación positiva entre el área de acción y los tamaños de grupos. Probablemente, en nuestro estudio no se perciba dicha asociación dado que ni en los grupos seleccionados ni en el área de estudio existen grandes variaciones en los tamaños de los distintos grupos sociales (tamaños de grupo de adultos entre 14 y 19 y tamaño de grupo total entre 25 y 36; Tamaño medio de los grupos presentes en todas las lagunas: 25±6 a 31±8, Ver Capítulo 3) mientras que en el trabajo de Herrera y Macdonald (1989) los tamaños de grupos de adultos variaron entre 5 y 15 y los tamaños de grupo total entre 5 y 40 individuos.

La distribución de las áreas de acción (Figura 4.1) muestra una elevada superposición superior a la encontrada en poblaciones de los llanos venezolanos (Herrera y Macdonald, 1989). Teniendo en cuenta que un territorio es un área dentro del área de acción de un animal sobre la cual éste presenta un uso exclusivo o prioritario y que puede coincidir con el área de acción o simplemente ser parte de ella (Powell, 2000) probablemente, las áreas de acción no constituyan territorios como en Venezuela y el territorio en esta población se restrinja a las áreas de uso efectivo (Figura 4.2). El alto solapamiento observado puede estar relacionado con la economía del territorio (ej. Brown, 1964; Davis, 1978) y que en este caso, los costos de defensa de un territorio son superiores a los beneficios obtenidos. Carpenter y MacMillen (1976) muestra teóricamente que un animal debería ser territorial sólo cuando los recursos son limitados. Cuando la productividad es baja, los costos de defender un territorio son recompensados a través de un uso exclusivo a los recursos limitados, en cambio cuando la productividad es alta, los requerimientos pueden ser cubiertos sin el acceso exclusivo (Powell, 2000). Si bien hay variaciones en la disponibilidad de recursos a lo largo del año en el área de estudio (Capítulo 2), probablemente no sean tan marcadas como la de los llanos venezolanos y las presiones ambientales sean menos estresantes. En consecuencia, los individuos disminuyan su agresividad tolerando compartir partes de su área de acción con individuos de otros grupos sociales e incluso tolerando un mayor número de individuos dentro de su grupo social (Schaffner y French, 1997; Soto-Gamboa, 2003). De hecho, durante las estaciones de mayor disponibilidad de recursos la estructura social presenta un mayor número de machos en el grupo. En Venezuela, observaron un elevado comportamiento territorial con expulsión de intrusos (Herrera y Macdonald, 1987) y menores tamaños de grupo pero los autores indican que el mantenimiento de los grupos y del territorio esté más relacionado con una acción antidepredatoria (Macdonald, 1981a; Herrera y Macdonald, 1987; 1989) aunque no descartan que esto ayude a mantener una alta calidad y cantidad de forraje (McNaughton, 1984).

Parte II

El carpincho muestra diferencias en los patrones de uso de hábitat, reflejando variaciones espaciales y temporales en el uso de los distintos ambientes presentes en las lomadas arenosas de los Esteros del Iberá. Si bien usa todos los ambientes presentes, las interfases o bordes de los cuerpos de agua son usados más intensamente (tanto para todo el período de estudio como estacionalmente) y constituyen las zonas menos variables dentro del área de uso efectivo. Este hecho indicaría que dichos ambientes serían utilizados como centros de actividad a partir del cual se desplaza a otros ambientes como el bajo (que usa conforme a su disponibilidad), el alto (que usa con menor intensidad) y las lagunas temporarias (que usa intensamente). Estacionalmente, conforme nos

Sitio Argentino de Producción Animal

muestra los valores del índice de Jacobs durante la primavera y el verano aumentaría el uso de los ambientes de interfases y bajos en detrimento del uso del alto y las lagunas temporarias (ambientes más alejado de su centro de actividad) mientras un patrón inverso fue observado durante el otoño y el invierno (estaciones frías y con menores precipitaciones). Sin embargo, el patrón de probabilidades de uso de los ambientes se mantiene a lo largo de las estaciones (orden jerárquico de uso conforme el índice de Manly), con una mayor probabilidad de uso en la interfase seguida por las lagunas y el bajo y con una menor probabilidad de uso del alto. Durante el otoño y el invierno la probabilidad de los ambientes de interfase y bajo disminuye; este uso estacional diferencial estaría estrechamente relacionado con la temperatura y la disponibilidad de agua y forraje. Las altas temperaturas durante el día en la primavera y el verano (que alcanzan los 40ºC - INTA Mercedes, 2010) limitarían las actividades diurnas y favorecerían las actividades dentro del agua (interfase-bajo) o en ambientes con presencia de leñosas (bajo embalsado, presencia de *Cephalantus gravatus* de hasta 2m de altura ver Capítulo 2) que brinden resguardo en las horas de mayor intensidad solar. Por otro lado, la mayor disponibilidad de forraje en el alto permite satisfacer sus necesidades en un área menor (menor índice de Jacobs durante primavera- verano; Figura 4.16), mientras que durante el otoño-invierno dada la baja disponibilidad de forraje necesitarían ampliar sus área de forrajeo. El ambiente de mayor valor forrajero lo tiene el alto y a mayor calidad del ambiente menor es la intensidad y la probabilidad de uso (menor área utilizada), lo cual indica que estaría estrechamente relacionado con las actividades de pastoreo. El mayor uso de la interfases está asociado con una mayor profundidad del agua, lo que estaría relacionado con las actividades de termorregulación cópula y descanso. Los bajos por su parte están asociados con presencia de leñosas y una mayor altura de la vegetación, variables que servirían de refugio frente a depredadores y resguardo de la radiación solar. Asociaciones similares se observaron las sabanas venezolanas en ambientes de esteros, bajíos y bancos densos y en el Pantanal de Brasil (Herrera y Macdonald, 1989; Alho et al., 1989).

A escala de macro-hábitat el uso más intensivo del espacio por los carpinchos radica principalmente en las zonas de las interfases y el cuerpo de agua. Si bien la áreas altas vinculadas con el forrajeo tienen una alta cobertura dentro del área de acción no serían los ambientes más usados teniendo en cuenta su disponibilidad. Muchos trabajos focalizan sus estudios de uso de hábitat teniendo en cuenta el requerimiento de forrajeo (Crupi, 2003; Russo y Jones, 2003; Lamoot, 2004; Johnson et al., 2004; entre otros), el presente trabajo recalca la importancia de otros requerimientos que influyen en la selección del hábitat como son en este caso los requerimientos de refugio, disponibilidad de agua y áreas para descanso próximas a los cuerpos de agua que condicionan la selección a escala de macrohábitat (Ojasti y Sosa Burgos, 1985).

Capítulo 5

Uso y selección de hábitat del carpincho a escala de microhábitat

INTRODUCCIÓN

La selección de hábitat a una escala geográfica es fundamentalmente innata, pero la selección en escalas espaciales menores puede estar influida por las respuestas de comportamiento de un animal a factores tales como disponibilidad y calidad de forraje e interacciones interespecíficas (Morrison et al. 1992). La selección de microhábitat está típicamente asociada con las características relacionadas con la disponibilidad y calidad de alimento, el riesgo de depredación y las condiciones microclimáticas. En pequeños mamíferos se ha demostrado que los animales seleccionan hábitats que ofrecen recursos alimenticios abundantes y accesibles (ej. Stapp 1997), incremento de la visibilidad a fin de disminuir el riesgo de depredación (Karels y Boonstra 1999), o microclimas que reduzcan las necesidades de termorregulación y eviten la deshidratación (Rhodes y Richmond 1985).

Los microhábitats, especialmente aquéllos con un uso prolongado e intensivo, representan los principales factores determinantes del *fitness* individual a través de efectos directos e indirectos en la reproducción, el comportamiento, la energética y la supervivencia (Landry-Cuerrier et al., 2008). El análisis a una menor escala espacial o a nivel de microhábitat facilita la comprensión de las consecuencias relativas en el éxito individual o grupo social de la selección de los diferentes componentes del hábitat, donde las características del ambiente físico y biológico son menos auto-correlacionadas y más heterogéneas en el espacio. Por otra parte, la selección de microhábitat es dictada por el uso del espacio a nivel individual, en el cual la reproducción, el comportamiento, la energética y las consecuencias en la supervivencia del uso de los diferentes ambientes pueden medir (Hansell, 1993).

El uso de los distintos ambientes dentro de su área de acción constituye la elección de segundo orden (Johnson, 1980); distintos ambientes son utilizados para cubrir sus requerimientos. En el caso del carpincho, factores tales como disponibilidad de forraje y de agua son necesarios para cubrir requerimientos básicos; los ambientes acuáticos son utilizados para las actividades de cópula, termorregulación, baño y huida de los depredadores, mientras que las tierras altas son utilizadas predominantemente para descansar y alimentarse (Herrera y Macdonald, 1989; Alho et al., 1989). Las actividades diarias de la especie están influencias no sólo por la disponibilidad de recursos (en especial agua y forraje) sino por la temperatura ambiente y se observaron cambios

Sitio Argentino de Producción Animal

estacionales y a lo largo del día (Barreto y Herrera, 1998; Dos Santos et al., 2005), esto debería traducirse un uso diferencial de los ambientes tanto en "cantidad" de ambiente utilizado (para lo cual se encontraron evidencias descriptas en el capítulo 4) como en intensidad de uso de dichos ambientes dentro de su área de acción.

En capítulos previos se presentó evidencias de la selección de hábitat a escala de paisaje (selección por tipos particulares de ambientes acuáticos) y a escala de macrohábitat (uso desproporcionado por los distintos tipos de ambientes en su área de acción), si bien algunos de los hábitat como son las zonas altas fueron usadas en menor proporción a su disponibilidad todos los ambientes disponibles fueron utilizados por la especie. El objetivo de este capítulo es analizar la selección a escala de microhábitat, su relación con las características ambientales, el uso y la selección por período de actividad y el tipo de actividad en las distintas estaciones del año.

MATERIALES Y MÉTODOS

Uso y selección de hábitat

A partir de la caracterización de ambientes presentes en el área de estudio (lagunas temporarias, altos (zonas elevadas); áreas ecotonales o interfases y bajos (descriptos en el capítulo 2; Figura 2.2) y de la estimación de la proporción del uso de los distintos ambientes en su área de acción (escala de macrohábitat; Capítulo 4) se realizaron observaciones a campo de los 10 grupos de carpinchos seleccionados para el análisis a escala de macrohábitat (Capítulo 4), a partir de las cuales se evaluará el uso y selección por los distintos ambientes incluidos en su área de acción. Mediante muestreos de barrido instantáneos (Martin y Bateson, 1991): se registró el número de individuos presentes en cada ambiente para cada grupo social a intervalos de 15 minutos durante un día desde la salida hasta la puesta del sol estacionalmente durante dos años (desde la primavera del 2006 hasta el invierno del 2008). Las observaciones se realizaron a una distancia que osciló entre 10 y 300 m, sobre plataformas de 2 m de altura utilizando un telescopio Bushnell Spacemaster 15-45X 60mm en trípode cuando los carpinchos se hallaban a una distancia mayor de 100 m y binoculares Tasco 8X – 20x50 cuando se hallaban a una distancia menor a 100 m. El muestreo fue confinado exclusivamente a la fase solar del día. La cantidad de registros varió por estación conforme a la duración del día en las mismas, de 7:00 a 18:15 durante la primavera verano e invierno y de 7:45 a 17:30 durante el otoño. En cada grupo, la frecuencia de individuos presentes en cada tipo de ambiente a lo largo del día fue promediado y tanto para el uso anual como para el uso estacional se consideraron los dos años de muestreo.

Se realizó un estudio de selección de hábitat o de uso *vs.* disponibilidad de recursos (Thomas y Taylor, 1990; 2006; Manly *et al.*, 2002) donde, a esta escala, la frecuencia de uso de cada ambiente de los individuos de cada grupo son comparadas con las características del área de acción (selección de tercer orden o de microhábitat, Johnson 1980). Se aplicó un "Diseño tipo 3" (Marcum y Looftsgarden, 1980; Thomas y Taylor, 1990; 2006), donde tanto el uso como la disponibilidad se mide a el nivel de grupo social. En este caso se compara el uso de hábitat dentro del área de acción con respecto a los ambientes contenidos dentro del área de acción (disponibilidad, estimados en el Capítulo 4). Se consideraron los mismos cuatro tipos de ambientes utilizados para el estudio de selección a escala de macrohábitat a fin de realizar comparaciones entre escalas. Dada la alta fragmentación de los bajos embalsados y no embalsados de las lagunas se los agrupó en un único ambiente.

Usando el sistema de información geográfico ArcView GIS 3.3 (ESRI, 2002) y la extensión Spatial Analyst se estimó el tamaño y la proporción de cada tipo de ambiente dentro del área de acción anual y estacional de cada grupo de carpinchos. Los análisis fueron conducidos a nivel individual (grupo social) dado que Thomas y Taylor (1990; 2006), Harris et al., (1990) y White y Garrot (1990) han demostrado que el agrupamiento de datos individuales puede enmascara las selecciones individuales en la selección del hábitat lo hace que sea difícil sacar conclusiones y los análisis a nivel individual son necesarios para mejorar el error en las inferencias a nivel poblacional (Alldredge et al., 1998).

Para el estudio de la selección de hábitat, tanto a lo largo del período de estudio como estacionalmente, se utilizaron los índices de Jacobs (J; Jacobs, 1974) y el de selección de recursos de Manly (b; Manly et al., 1993) utilizados previamente para el estudio de selección a escala de macrohábitat (Ver Capítulo 4). Un test de t de Student fue usado para comparar el valor medio de J con la hipótesis nula correspondiente a J = 0 (el hábitat es usado conforme a su disponibilidad). Para el índice de selección de recursos de Manly se calculó la proporción de uso de cada tipo de ambiente (promedio del número de individuos presentes en cada tipo de ambientes/número de individuos dentro de cada grupo) y la proporción de cada ambiente dentro del área de acción de cada grupo social. Para determinar cambios en el uso de los distintos ambientes entre estaciones se utilizó un análisis de varianza no paramétrico Friedman, de obtener diferencias significativas se puso a prueba qué estación difería del resto mediante la mínima diferencia significativa (Siegel y Castellan, 1995).

Relación del uso del hábitat con las variables ambientales

A fin de analizar posibles asociaciones entre la intensidad de uso y las variables ambientales dentro del área de acción de cada grupo y para cada ambiente fueron estimados los porcentaje de cobertura de materia seca (MS), suelo sin vegetación (SV), gramíneas (G), ciperáceas (C), graminiformes (GF), latifoliadas (LAT), leñosas (LÑ), materia verde (MV), la altura máxima de la vegetación (Hmax) y la profundidad del agua (PROA). La metodología de estimación de dichas variables se presenta en el capítulo 2. La asociación entre la matriz de uso (conformada por los índices de selección y el porcentaje medio de presencia de individuos por ambiente para todas las estaciones) y la matriz de variables ambientales fue analizada mediante un Análisis de correspondencia canónica. Para evaluar la significancia estadística del ordenamiento de los ejes canónicos se realizaron los test de permutaciones de Monte Carlo (499 permutaciones, $p<0.05$). El mismo análisis se llevó a cabo pero particionando por ambientes a fin de evaluar la asociación de las variables ambientales y los índices en las distintas estaciones.

Uso y selección por período de actividad

Dado que la actividad de los carpinchos varía a lo largo del día y en las diferentes estaciones asociados a factores tales como con la intensidad solar, la temperatura y su fisiología digestiva entre otros (Herrera, 1985; Capítulo 6) es posible que la selección de hábitat también presente diferencias. Por ello se analizó la selección de hábitat en tres momentos del día: durante la mañana (AM) de 7:00 a 10:45 durante el invierno, la primavera y el verano y de 7:45 a 11:00 durante el otoño; durante el mediodía y primeras horas de la tarde (M; momento de mayor temperatura y alta radiación solar) de 11:00 a 14:45 durante el invierno, la primavera y el verano y de 11:15 a 14:30 durante el otoño y durante el atardecer (PM) de 15:00 a 18:15

durante el invierno, la primavera y el verano y de 14:45 a 17:30 durante el otoño.

Asociación entre el hábitat y el tipo de actividad en los diferentes momentos del día

La relación entre los diferentes ambientes y el tipo de actividad analizó mediante un análisis de correspondencia –CA- (De Miguel et al., 1997). El CA es realizado sobre una tabla de contingencia en la cual las columnas corresponden a porcentajes de diferentes categorías de actividad y las filas corresponden a los diferentes ambientes. Se definieron cuatro categorías de actividad: 1) pastoreo, 2) desplazamiento (nadando o desplazándose ya sea en agua como en tierra), 3) sentado o descansando en la tierra o en aguas poco profundas, 4) otros actividades menos frecuentes como interacciones agresivas, cópulas, cuidado parental, cortejo, coprofagia, vigilancia, entre otras (Macdonald, 1981, Jorgenson, 1986).

RESULTADOS

Uso y selección durante todo el período de estudio

Un total de 113602 localizaciones fueron tomadas para los 10 grupos de carpinchos durante el período de estudio. Los dos años presentaron el mismo patrón de selección para cada estación por lo que se decidió utilizar los datos de cada grupo como submuestra a fin de simplificar los resultados y su interpretación.

El alto es el ambiente que presentó una mayor proporción de individuos durante el período de estudio aunque fue muy variable estacionalmente (Figura 5.1), mientras que en las estaciones más frías (otoño-invierno) se observó una alta proporción de individuos en el alto, en las estaciones cálidas las proporciones observadas fueron más similares al resto de los ambientes.

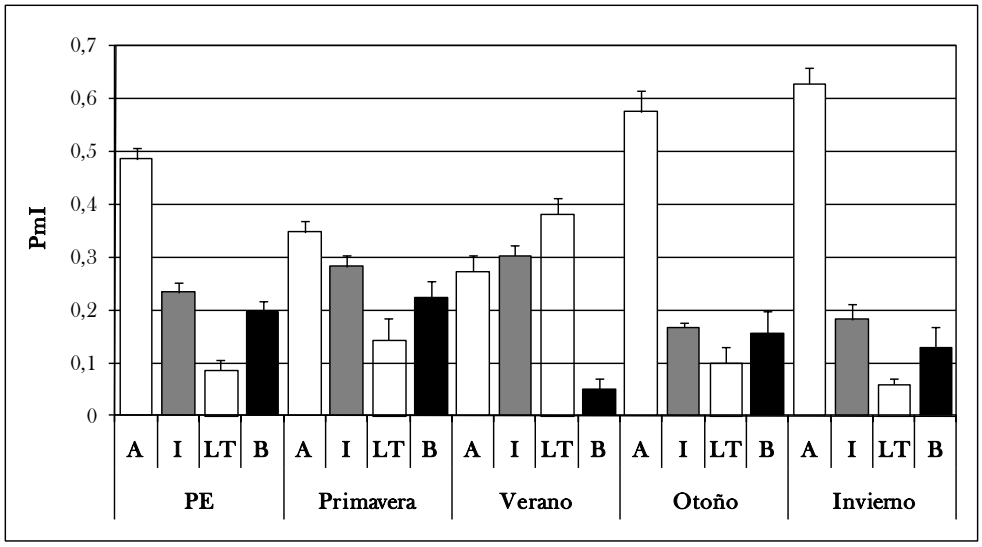


Figura 5.1. Proporción media de individuos de 10 grupos de carpinchos (PmI) en las distintas estaciones del año y a lo largo del período de estudio (PE). A: alto; I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo.

Los 10 grupos de carpinchos analizados presentaron patrones similares en la selección de los distintos ambientes dentro de su área de acción (Tabla 5.1). A lo largo del período de estudio el Índice de Jacobs indica que existe un uso diferencial por los distintos ambientes (usando en menor proporción el alto y las

lagunas temporarias y un uso más intensivo de del bajo y de la interface).

Tabla 5.1. Valores del Índice de selección de Jacobs para los diferentes grupos de carpinchos y resultados de la prueba de t para un parámetro (T) bajo la hipótesis nula de ausencia de selección (H_0: J=0). Nivel de significancia p<0,05. Jm: valor medio del índice de Jacobs.

Grupo	Alto	Interfase	Lagunas Temporarias	Bajo
G1	-0,014	0,387	-0,347	-0,001
G2	-0,510	0,487	0,182	0,392
G4	-0,216	0,571	-0,323	-0,069
G5	-0,420	0,775	-0,221	0,650
G6	-0,450	0,767	-0,461	0,364
G7	-0,563	0,791	-0,185	0,456
G8	-0,416	0,640	0,012	0,227
G11	-0,479	0,711	-0,878	0,471
G12	-0,692	0,681	-0,488	0,748
G13	0,088	0,780	-0,822	0,128
Jm	-0,367	0,659	-0,353	0,337
T	-4,73	15,08	-3,36	4
p	0,001	0,001	0,008	0,003

Resultados similares se obtuvieron con el índice de Manly (Tabla 5.2), la prueba de Friedman mostró diferencias significativas en la probabilidad de uso de los distintos ambientes (T^2= 59,18; p<0,0001), indicando que la interfase es el ambiente con mayor probabilidad de uso, seguido por el bajo y las lagunas temporarias y el alto con las menores probabilidades de uso.

Tabla 5.2. Valores medio del índice de selección de Manly (*b*m) y orden jerárquico de uso (OJ) en el uso de los diferentes ambientes en cada estación del año. Amb: ambiente; A: alto, I: interface; LT: lagunas temporarias; B: bajo.

Amb	*b*m	OJ			
LT	0,091	1,4	a		
A	0,095	1,6	a		
B	0,280	3,1		b	
I	0,534	3,9			c

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050)

Uso y selección por estación

El Índice de Jacobs mostró que durante todas las estaciones la interfase fue el ambiente más seleccionado, mientras que el patrón de uso del resto de los ambientes presentó variaciones estacionales (Tabla 5.3). Durante la primavera el alto fue usado en menor proporción a su disponibilidad y las lagunas temporarias y el bajo usado conforme su disponibilidad. Durante el verano el bajo sería más intensamente usado mientras que el alto y las lagunas temporarias usadas con menor intensidad. Por otro lado, durante el otoño y el invierno se observó un patrón similar, el alto, las lagunas temporarias y el bajo fueron usados de acuerdo a su disponibilidad (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Valores medios del Índice de selección de Jacobs (Jm) y resultados de la prueba de t para un parámetro bajo la hipótesis nula de ausencia de selección (H_0: J=0). Nivel de significancia p<0.0125 por corrección de Bonferroni. Amb: ambiente; A: alto, I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo; T: Durante todas las estaciones; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno.

		P			V			O			I		
Amb	n	Jm	T	p	Jm	T	p	Jm	T	p	Jm	T	p
A	10	-0,539	-6,49	**0,0001**	-0,535	-7,61	**<0,0001**	-0,249	-1,940	0,084	-0,165	-1,28	0,234
I	10	0,601	8,63	**<0,0001**	0,747	23,52	**<0,0001**	0,521	8,330	**<0,0001**	0,414	3,13	**0,012**
LT	10	-0,049	-0,4	0,7009	-0,415	-3,91	**0,0036**	-0,208	-1,190	0,265	-0,220	-1,36	0,206
B	10	0,320	1,83	0,1007	0,488	6,25	**0,0001**	0,322	1,530	0,161	0,198	1,04	0,328

Los valores del índice de Manly indican que la probabilidad de uso difirieron estacionalmente (Tabla 5.4), sólo durante el invierno no se encontraron diferencias (T^2= 2,72; p=0,064).

Durante el verano y el otoño se observó el mismo orden jerárquico de uso (I>B>A>LT) aunque con distinto nivel de significación. Durante la primavera, a diferencia de las estaciones de otoño y verano, el alto sería el ambiente con menor probabilidad de uso (Tabla 5.4). En la Figura 5.1 se presenta en forma comparativa los resultados de los valores medios de ambos índices de selección.

La comparación estacional en la selección de cada uno de los ambientes estimados a través del índice de Jacobs indicó que existen diferencia en el alto (T^2= 4,64; p=0,0097), en la interfase (T^2= 5,71; p=0,0037) y en las lagunas temporarias (T^2= 3,39; p=0,032) mientras que el uso del bajo fue similar en todas las estaciones (T^2= 0,49; p=0,690). El alto es más usado en otoño e invierno, la interfase durante el verano y la primavera y las lagunas temporarias durante la primavera (Tabla 5.5).

Tabla 5.4. Resultados de la Prueba de Friedman, valores medios del Índice de selección de Manly (*bm*) y orden jerárquico de uso (OJ) en el uso de los diferentes ambientes en cada estación del año. Amb: ambiente; A: alto, I: interface; LT: lagunas temporarias; B: bajo; T: Durante todas las estaciones; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno.

	T^2	p	Amb	bm	OJ				
P	10,07	0,0001	A	0,083	1,3	a			
			LT	0,151	2,30		b		
			B	0,345	2,9		b	c	
			I	0,420	3,5			c	
V	66	<0,0001	LT	0,030	1,3	a			
			A	0,067	1,7		b		
			B	0,312	3,1			c	
			I	0,591	3,9				d
O	5,71	0,0037	LT	0,104	1,6	a			
			A	0,127	2,1	a	b		
			B	0,424	2,9		b	c	
			I	0,345	3,4			c	

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050)

Tabla 5.5. Resultados de la Prueba de Friedman en la comparación estacional de los valores del Índice de Jacobs (Jm) y orden jerárquico de uso (OJ) en las diferentes estaciones del año. Amb: ambiente; A: alto, I: interface; LT: lagunas temporarias; B: bajo; T: Durante todas las estaciones; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno.

Amb	Estación	Jm	OJ				
A	V	-0,535	1,8	a			
	P	-0,539	1,9	a			
	I	-0,249	3,1		b		
	O	-0,165	3,2		b		
I	I	0,747	1,8	a			
	O	0,601	1,9	a	b		
	P	0,521	2,8		b	c	
	V	0,414	3,5			c	
LT	I	-0,415	2	a			
	V	-0,049	2,05	a			
	O	-0,208	2,5	a	b		
	P	-0,220	3,45		b		

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050)

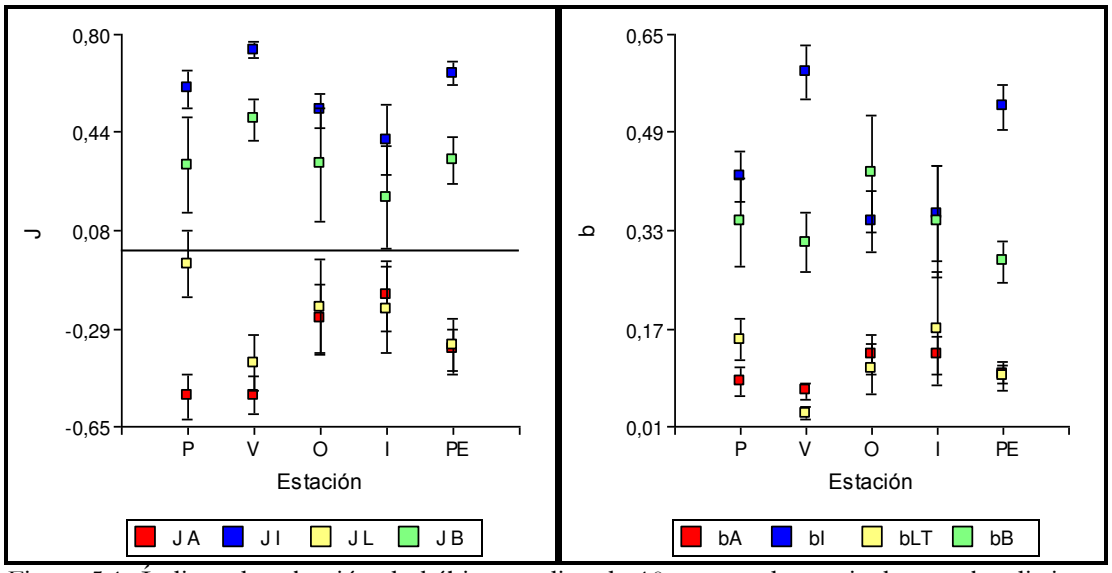


Figura 5.1. Índices de selección de hábitat medios de 10 grupos de carpinchos en las distintas estaciones del año y a lo largo del período de estudio (PE). A. Índice de Jacobs (J_). B. Índice de Manly (*b*_). P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno; _A: alto; _I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo.

La comparación estacional en la probabilidad de uso de cada ambiente estimada a través del índice de selección de Manly mostró que la probabilidad de uso de la interfase durante el verano es mayor que la del resto de las estaciones (T^2= 6,85; p=0,0014) y la probabilidad de uso de las lagunas temporarias durante la primavera es mayor que durante el verano (T^2= 3,71; p=0,0235). Por otro lado, la probabilidad de uso del alto y del bajo no difirieron a lo largo de las estaciones (T^2= 1,87; p=0,1586; T^2= 0,66; p=0,586, respectivamente).

Relación del uso del hábitat con las variables ambientales

El análisis de correspondencia canónica solo pudo explicar el 26% de la relación de los patrones de uso con las variables ambientales (Figura 5.2; Tabla 5.6). El Test de Monte Carlo permitió corroborar la existencia de una relación entre las los indicadores de uso y selección y las variables ambientales estudiadas, el primer eje como todos los ejes en su conjunto resultaron significativos (Autovalor: 0,198; F= 40.92, p = 0.002; Traza: 0.227; F = 4.887; p = 0.002, respectivamente). En el diagrama de ordenación conformado por los dos primeros ejes canónicos (Figura 5.2) no se observaron grupos bien definidos sino que se presenta un continuo donde hacia extremo positivo de eje 1 y 2 se observaría un gripo (GI) formado por los bajos asociados a un uso intensivo y a variables con mayor valor de refugio para la especie como ser una mayor altura de la vegetación, mayor profundidad del agua y mayor porcentaje de cobertura de leñosas. Hacia extremo positivo eje 1 y negativo del eje 2 se encuentran las Interfases y las lagunas temporarias (GII) asociados a un uso intensivo y a mayores porcentajes de latifoliadas y materia vegetal verde y finalmente en el extremo negativo del eje 1 se observaría un grupo (GIII) asociado a un uso menos intensivo, está conformado por los altos que si bien están asociados a un uso menos intensivo se asocian a una mayor presencia de individuos y a variables de alto valor forrajero como alta cobertura de gramíneas y ciperáceas.

Tabla 5.6: Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica de la matriz de patrón de uso de los carpinchos por los diferentes ambientes y sus variables ambientales.

Variables	Eje1	Eje2	Eje3	Eje 4	Inercia Total
Autovalores	0.198	0.027	0.001	0.538	0.866
Correlaciones patrón de uso variables ambientales	0.610	0.304	0.179	0.000	
Varianza explicada	22.9	26.0	26.2	88.3	
Varianza explicada (patrón de uso variables ambientales)	87.4	99.4	100.0	0.0	
Correlaciones variables ambientales ejes					
MS (% cobertura de materia seca)	-0.416	0.021	-0.006		
SSV (% cobertura de suelo sin vegetación)	0.322	0.061	0.017		
G (% cobertura de gramíneas)	-0.439	0.046	-0.049		
C (% cobertura de ciperaceas)	-0.208	-0.059	0.071		
LAT (% cobertura de latifoliadas)	0.510	-0.057	-0.001		
LÑ (% cobertura de leñosas)	0.332	0.076	-0.026		
MV (% cobertura de materia verde)	0.201	-0.052	-0.004		
Hmax (altura maxima de la vegetación)	0.108	-0.012	-0.029		
GF (% cobertura de graminiformes)	-0.194	0.163	0.039		
PROA (profundidad del agua)	0.207	0.127	0.098		

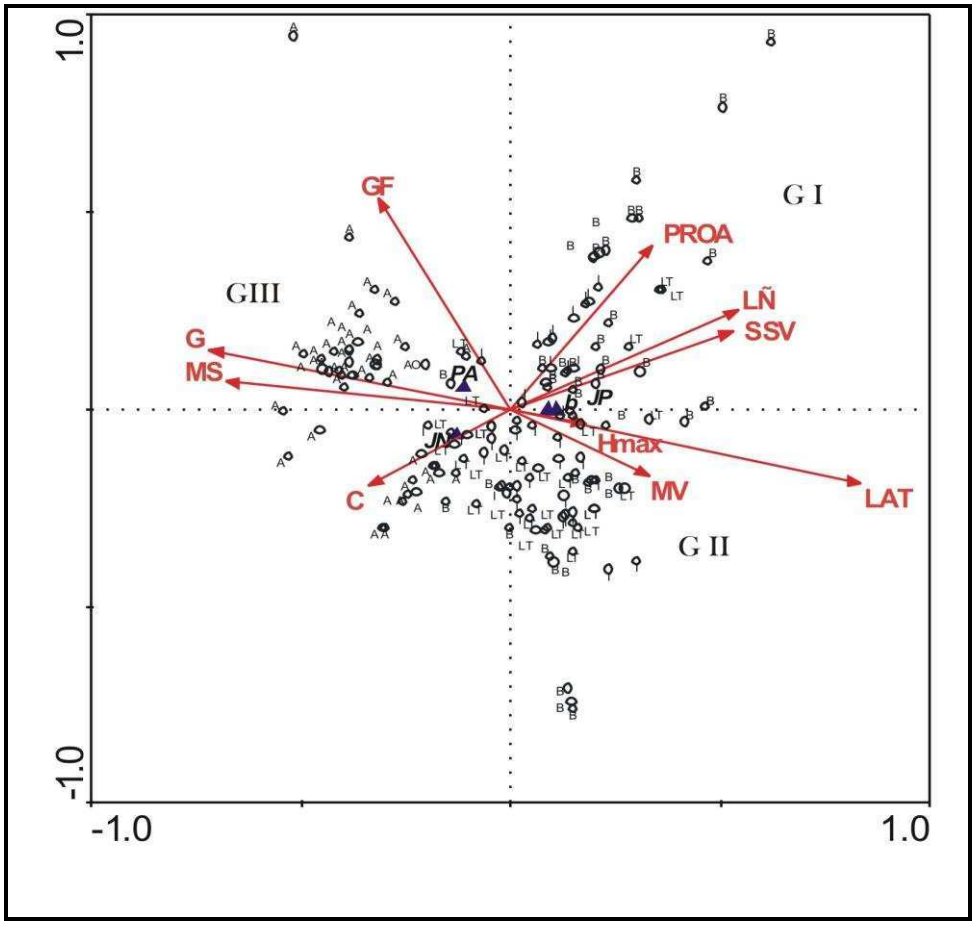


Figura 5.2. Resultado de los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica para la ordenación de los patrones de uso (triangulos) y variables ambientales (flechas) de las diferentes ambientes (círculos vacios). I: Interfase; A: alto; B: Bajo; LT: lagunas temporarias; b: Índice de Manly; JP: Valores positivos del Índice de Jacobs; JN: Valores negativos del Índice de Jacobs; PA: proporción media de individuos es los distintos ambientes; (P): primavera; (V): verano; (O): otoño; (I): invierno. Las siglas de las variables figuran en la Tabla 5.6.

Los CCA realizados en los ambientes de interfase, bajo y lagunas temporarias no mostraron asociaciones entre la matriz de variables ambientales y la matriz de uso (Tabla 5.7) pero si se observó en el alto. El Test de Monte Carlo fue significativo tanto para el primer eje (que explica el 29 % de la varianza) como todos los ejes en su conjunto (Autovalor: 0.146, F= 13.45, p = 0,012, Traza: 0.170, F = 2.783, p = 0.012, respectivamente). En los valores negativos del primer eje se observa que hay una mayor probabilidad de uso (b), una mayor selección (JP) y una mayor presencia de individuos durante las estaciones de invierno y otoño y se asocian a los mayores porcentajes de cobertura de materia seca y suelo desnudo. Mientras que hacia el lado positivo del eje 1 se observa una menor intensidad de uso (valores del índice de Jacobs negativos) y una menor proporción de individuos a lo largo del día durante la primavera y el verano y asociado a una mayor cobertura de ciperáceas, materia vegetal verde y ciperáceas (Figura 5.3; Tabla 5.8).

Tabla 5.7: Resultados de los Análisis de Correspondencia Canónica de las matrices de uso en las distintas estaciones y sus variables ambientales para los ambientes de Interfase, Bajo y Lagunas temporarias.

Interfase	Inercia Total	0.574
	Autovalor del primer eje	0.083
	Varianza explicada (%)	19.7
	Test de Monte Carlo para el primer eje	F = 5.107; p = 0.562
	Traza	0,121
	Test de Monte Carlo para todos los ejes	F = 0.891, p = 0.408
Bajo	Inercia Total	0.918
	Autovalor del primer eje	0.168
	Varianza explicada (%)	18.3
	Test de Monte Carlo para el primer eje	F = 6.96; p = 0,442
	Traza	0,196
	Test de Monte Carlo para todos los ejes	F = 1.05, p = 0.378
Lagunas temporarias	Inercia Total	0,918
	Autovalor del primer eje	0.291
	Varianza explicada (%)	31.7
	Test de Monte Carlo para el primer eje	F = 10.21; p = 0.144
	Traza	0.371
	Test de Monte Carlo para todos los ejes	F = 1.658, p = 0.098

Tabla 5.8: Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica de la matriz de patrón de uso de los carpinchos por los diferentes ambientes y sus variables ambientales.

Variables	Eje1	Eje2	Eje3	Eje 4	Inercia Total
Autovalores	0.146	0.021	0.003	0.230	0.506
Correlaciones patrón de uso variables ambientales	0.634	0.480	0.236	0.000	
Varianza explicada	29.0	33.0	33.6	79.1	
Varianza explicada (patrón de uso variables ambientales)	86.2	98.3	100.0	0.0	
Correlaciones variables ambientales ejes					
MS (% cobertura de materia seca)	-0.350	0.158	0.155		
SSV (% cobertura de suelo sin vegetación)	-0.181	0.107	-0.043		
G (% cobertura de gramíneas)	-0.101	-0.235	-0.155		
C (% cobertura de ciperaceas)	0.466	0.147	-0.024		
LAT (% cobertura de latifoliadas)	0.415	-0.196	0.005		
MV (% cobertura de materia verde)	0.355	-0.161	-0.111		
Hmax (altura maxima de la vegetación)	0.121	0.092	-0.052		
GF (% cobertura de graminiformes)	0.208	-0.102	-0.143		

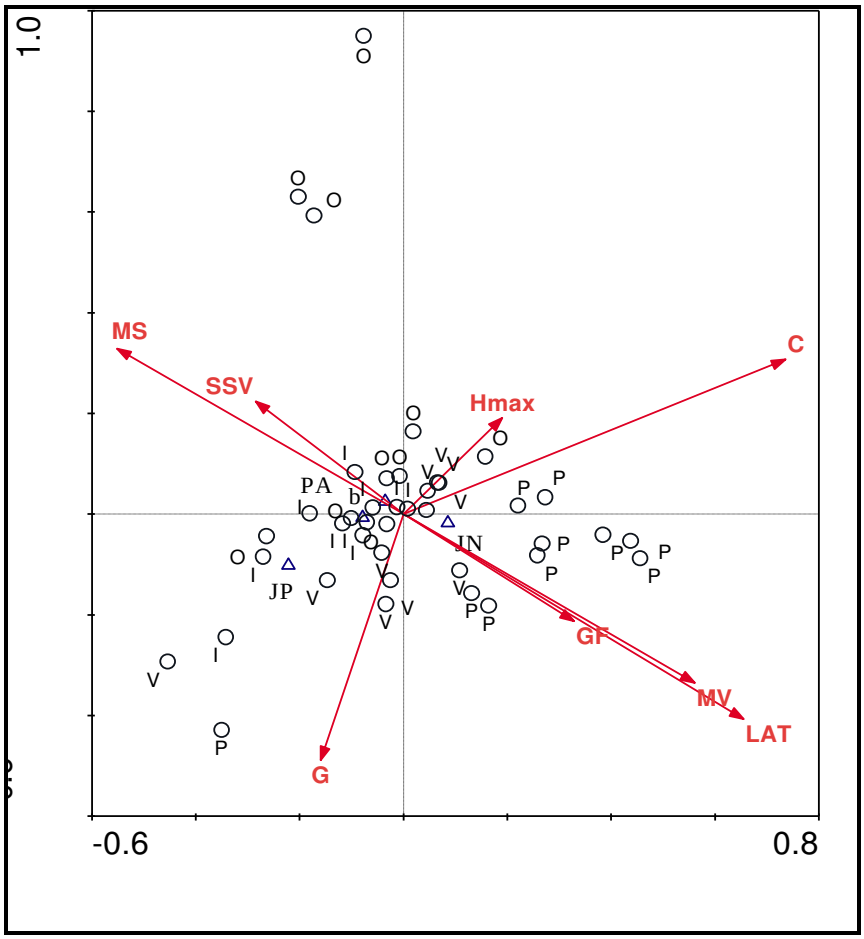


Figura 5.2. Resultado de los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica para la ordenación de los patrones de uso del alto (triangulos) y variables ambientales (flechas) de las diferentes ambientes (círculos vacios). b: Índice de Manly; JP: Valores positivos del Índice de Jacobs; JN: Valores negativos del Índice de Jacobs; PA: proporción media de individuos es los distintos ambientes; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno. Las siglas de las variables figuran en la Tabla 5.7.

Uso y selección por período de actividad

Los patrones de uso fueron variables tanto en los distintos momentos del día como estacionalmente (Figura 5.3). Durante el período de la mañana y de la tarde la mayor proporción de individuos se observó en el mismo ambiente en todas las estaciones, el alto, pero para diferentes actividades. La actividad predominante en las horas de la mañana fue la de descanso mientras que para la tarde fue la de pastoreo. Durante las horas del mediodía (M) la actividad predominante fue la de descanso pero durante las estaciones frías se observó una mayor proporción de individuos en el alto mientras que en las estaciones cálidas las mayores proporciones se observaron dentro de la laguna (ambientes de bajo e interfases).

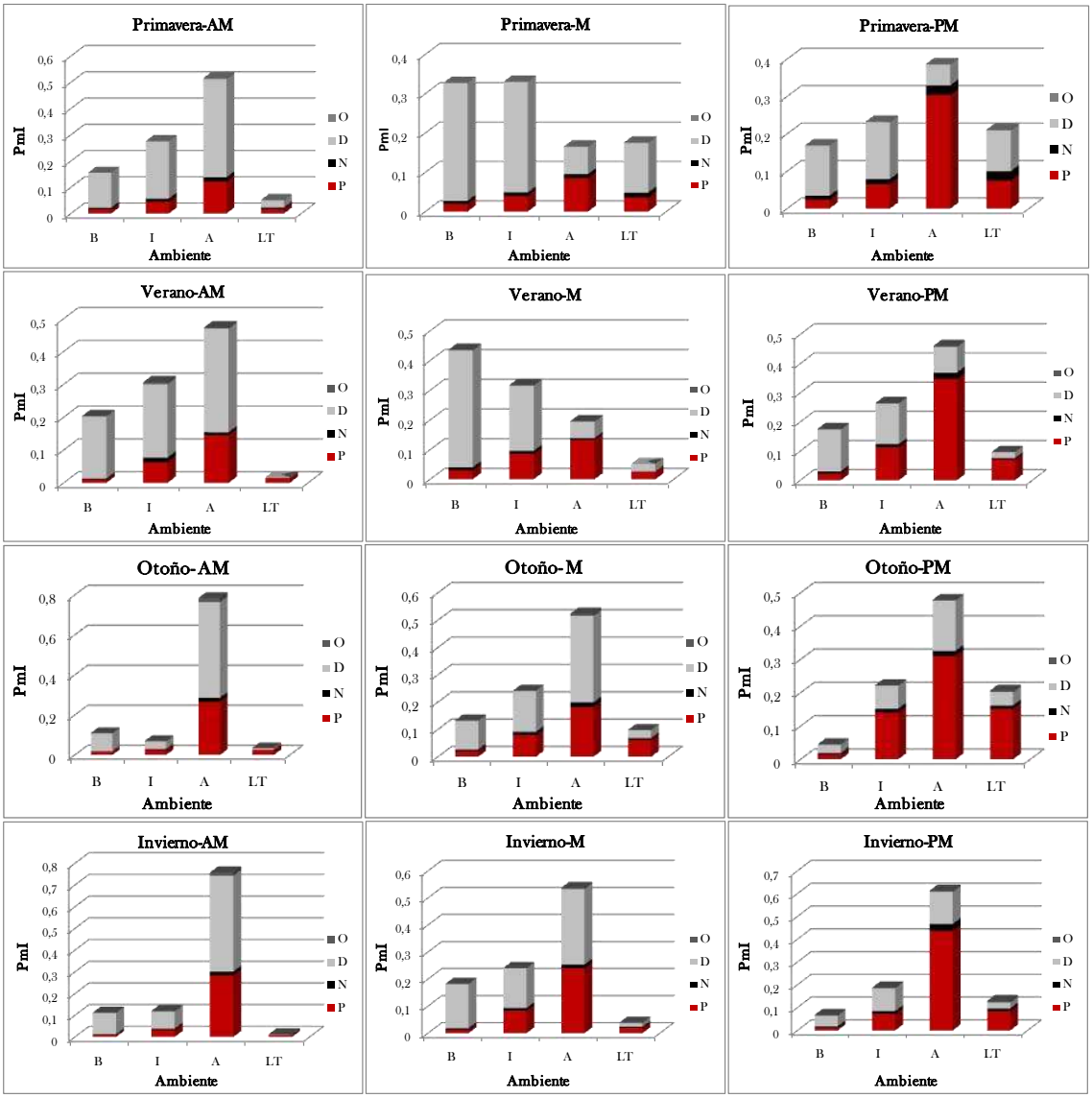


Figura 5.3. Proporción media de individuos realizando las actividades de pastoreo (P), desplazamiento (N), descanso (D) y otras actividades (O- que incluye coprofagia, copula, cortejo, cuidado parental, alerta, agresión) en los distinto ambientes durante los distintos momentos del día. B: bajo; I: interfase; A: alto; LT: lagunas temporarias. A- Durante el período de la mañana (AM) en primavera; B- durante el período del mediodía (M) en primavera; C- Durante el atardecer (PM) en primavera; D- AM en verano; E- M en verano; F: PM en verano; G- AM en otoño; H- M en otoño; I: PM en otoño; J- AM en invierno; K- M en invierno; L: PM en invierno.

Por consiguiente, el patrón de selección de los distintos ambientes varió en los distintos momentos del día y en las diferentes estaciones (Tabla 5.8):

Selección durante la mañana (AM). El bajo fue usado conforme a su disponibilidad en todas las estaciones salvo en el verano que fue usado con menor intensidad. La interfase fue usada en mayor proporción durante la primavera y el verano mientras que en otoño y en invierno sería usada conforme a su disponibilidad. El alto sería usado conforme a su disponibilidad a excepción de la primavera en el que fue evitado (Tabla 5.9; Figura 5.4).

En cuanto a las probabilidades de uso (índice de Manly), en otoño y en invierno se observa un orden jerarquico de uso similar, el alto, la interfase y el bajo presentaron las mismas probabilidades de uso. El bajo en el verano presentó una menor probabilidad que la del resto de los ambientes y las lagunas fueron

Sitio Argentino de Producción Animal

evitadas en la mayoría de las estaciones salvo en el otoño en el que fueron usadas conforme a su disponibilidad (Tabla 5.10).

Durante las horas de la mañana se encontraron variaciones estacionales en las probabilidades de uso del bajo (menor en verano; T^2=5.49, p = 0.005), de la interfase (mayor en verano y primavera; T^2=3.86, p = 0.002) y las lagunas temporarias (mayor durante el verano; T^2=3.19, p = 0.004). El alto por su parte no mostró diferencias estacionales en las probabilidades de uso (T^2=5.49, p = 0.005; Figura 5.5).

Selección durante el mediodía (M). El patrón de selección fue más similar entre estaciones a horas del mediodía. Los altos fueron poco usados sobre todo durante la primavera y el verano. Las interfases usadas mas intensamente, las lagunas temporarias usadas conforme a su disponibilidad y el bajo usado con mayor intensidad durante la primavera y el verano y usado conforme a su disponibilidad durante el otoño y el invierno (Tabla 5.9; Figura 5.4).

La probabilidad de uso durante las horas del mediodía fue similar en todas las estaciones con las mayores probabilidades de uso de la interfase y el bajo. Por otro lado, solo se observó variación estacional en la probabilidad de uso del alto (T^2=3.78, p = 0.02) que fue menor durante la primavera y mayor durante el invierno (Figura 5.5). El resto de los ambientes no presentó diferencias en las probabilidades de uso en las distintas estaciones (interfase: T^2=0.26, p = 0.854, bajo: T^2=0.18, p = 0.906; Lagunas temporarias: T^2=0.5, p = 0.685).

Selección durante el atardecer (PM). Los altos fueron usados en menor proporción a su disponibilidad durante la primavera y el otoño, mientras que en el resto de las estaciones fueron usados conforme a su disponibilidad. Las interfases fueron usadas con mayor intensidad en todas las estaciones y las lagunas temporarias y los bajos usados conforme a su disponibilidad a excepción del verano en el que el bajo fue usado menos intensamente (Tabla 5.9; Figura 5.4).

En cuanto a las probabilidades de uso en el invierno se observaron valores similares para todos los ambientes, en el otoño se observó una mayor probabilidad de uso de la interfase. En el verano las mayores probabilidades de uso son de la interfase y las lagunas temporarias mientras que durante la primavera en la interfase y el bajo (Tabla 5.10).

Sólo se encontraron variaciones estacionales para la probabilidad de uso del bajo (T^2=8.58, p = 0.0004) que fue menor durante el verano (Figura 5.5). El resto de los ambientes no presentó diferencias en las probabilidades de uso en las distintas estaciones (alto: T^2=0.57, p = 0.637, interfase: T^2=0.74, p = 0.537; Lagunas temporarias: T^2=0.34, p = 0.794).

Tabla 5.9. Valores medios del Índice de selección de Jacobs (Jm) y resultados de la prueba de t para un parámetro bajo la hipótesis nula de ausencia de selección (H_0: J=0). Nivel de significancia p<0,05. Amb: ambiente; A: alto, I: interface; LT: lagunas temporarias; B: bajo; AM: de 7:00 a 10:45 durante el invierno, la primavera y el verano y de 7:45 a 11:00 durante el otoño; M: de 11:00 a 14:45 durante el invierno, la primavera y el verano y de 11:15 a 14:30 durante el otoño; PM: de 15:00 a 18:15 durante el invierno, la primavera y el verano y de 14:45 a 17:30 durante el otoño.

			AM			M			PM		
Estación	Amb	N	Jm	T	p	Jm	T	p	Jm	T	p
Primavera	A	10	-0,29	-2,90	**0,018***	-0,80	-17,24	**<0,001***	-0,52	-4,63	**0,001***
	I	10	0,60	9,25	**<0,001***	0,61	5,20	**0,001***	0,50	6,94	**<0,001***
	LT	10	-0,63	-4,20	**0,002***	0,05	0,33	0,753	0,24	1,60	0,145
	B	10	0,18	1,09	0,304	0,42	2,29	**0,048***	0,24	1,28	0,231
Verano	A	10	-0,10	-0,67	0,520	-0,58	-4,83	**0,001***	-0,13	-0,76	0,465
	I	10	0,46	4,58	**0,001***	0,47	4,10	**0,003***	0,37	3,36	**0,009***
	LT	10	0,24	1,37	0,205	-0,20	-1,36	0,207	0,24	1,37	0,205
	B	10	-0,75	-5,00	**0,001***	0,47	3,94	**0,003**	-0,75	-5	**<0,001***
Otoño	A	10	0,20	1,20	0,262	-0,33	-3,08	**0,013***	-0,35	-3,41	**0,008***
	I	10	0,10	0,90	0,391	0,65	11,83	**<0,001***	0,59	9,03	**<0,001***
	LT	10	-0,68	-6,02	**<0,001***	-0,25	-1,33	0,218	0,05	0,34	0,745
	B	10	0,06	0,23	0,821	0,28	1,47	0,176	-0,07	-0,36	0,724
Invierno	A	10	0,12	0,73	0,486	-0,29	-2,02	**0,075***	-0,21	-1,65	0,133
	I	10	0,2	1,32	0,220	0,38	2,27	**0,049***	0,38	2,84	**0,019***
	LT	10	-0,7	-3,88	**0,004***	-0,37	-1,79	0,107	0,11	0,78	0,454
	B	10	-0,02	-0,07	0,944	0,39	2,19	0,057	-0,01	-0,05	0,962

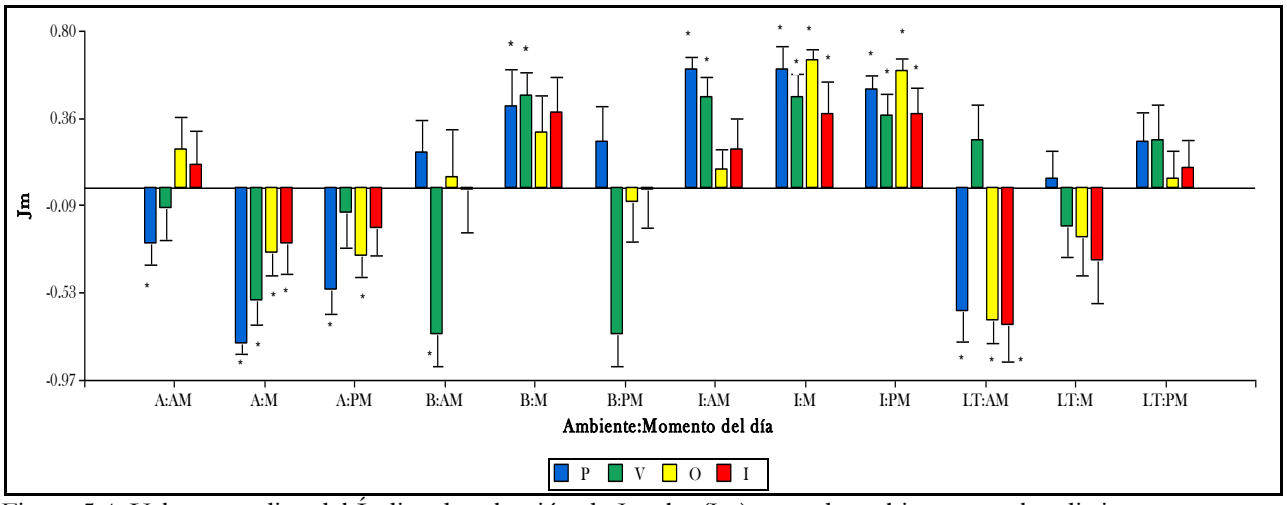


Figura 5.4. Valores medios del Índice de selección de Jacobs (Jm) en cada ambiente y en los distintos momentos del día. *: p<0,05 de la prueba de t para un parámetro bajo la hipótesis nula de ausencia de selección (H_0: J=0). A: alto, I: interface; LT: lagunas temporarias; B: bajo; AM: de 7:00 a 10:45 durante el invierno (I), la primavera (P) y el verano (V) y de 7:45 a 11:00 durante el otoño (O); M: de 11:00 a 14:45 durante el I, la P y el V y de 11:15 a 14:30 durante el O; PM: de 15:00 a 18:15 durante el I, la P y el V y de 14:45 a 17:30 durante el O.

Tabla 5.10. Valores medios del Índice de selección Manly (bm) y resultados de la prueba Friedman para la comparación de la probabilidad de uso de los diferentes ambientes para cada estación. Amb: ambiente; A: alto, I: interface; LT: lagunas temporarias; B: bajo; AM: de 7:00 a 10:45 durante el invierno, la primavera y el verano y de 7:45 a 11:00 durante el otoño; M: de 11:00 a 14:45 durante el invierno, la primavera y el verano y de 11:15 a 14:30 durante el otoño; PM: de 15:00 a 18:15 durante el invierno, la primavera y el verano y de 14:45 a 17:30 durante el otoño.

	AM						M						PM					
	T^2	p	Amb	bm	Rm		T^2	p	Amb	bm	Rm		T^2	p	Amb	bm	Rm	
P	19.48	<0.001	LT	0.041	1.2	a	8.05	<0.001	A	0.038	1.4	a	5.71	0.004	A	0.119	1.5	a
			A	0.148	2.1	b			LT	0.134	2.2	a			LT	0.170	2.3	a b
			B	0.277	3.1	c			B	0.407	3	b			B	0.314	2.8	b c
			I	0.534	3.6	c			I	0.421	3.4	b			I	0.397	3.4	c
V	5.32	0.005	B	0.039	1.5	a	5.9	0.003	A	0.080	1.8	a	5.51	0.004	B	0.047	1.5	a
			A	0.210	2.5	b			LT	0.131	1.8	a			A	0.208	2.4	a b
			LT	0.290	2.6	b			I	0.375	3.1	b			LT	0.298	2.7	b c
			I	0.460	3.4	b			B	0.415	3.3	b			I	0.447	3.4	c
O	4.72	0.009	LT	0.057	1.4	a	7.19	0.001	LT	0.089	1.6	a	6.1	0,003	A	0.115	1.7	a
			A	0.303	2.6	b			A	0.095	2.1	a			B	0.211	2.1	a
			B	0.373	3	b			B	0.362	2.7	b			LT	0.198	2.6	a
			I	0.268	3	b			I	0.454	3.6	b			I	0.476	3.6	b
I	5.06	0,003	LT	0.095	1.4	a	5.15	0.006	LT	0.137	1.4	a	0.62	0.61	A	0.127	2.1	a
			A	0.239	2.6	b			A	0.082	2.6	a			LT	0.278	2.5	a
			B	0.332	3	b			B	0.407	3	b			B	0.241	2.5	a
			I	0.334	3	b			I	0.374	3	b			I	0.354	2.9	a

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050)

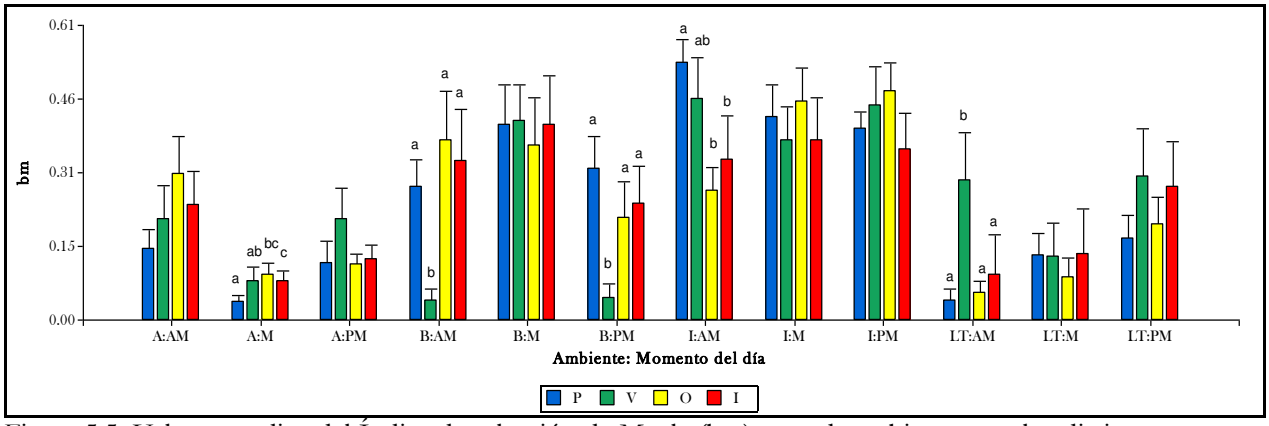


Figura 5.5. Valores medios del Índice de selección de Manly (bm) en cada ambiente y en los distintos momentos del día. Letras distintas indican diferencias significativas (p< 0,050) entre estaciones para la probabilidad de uso de un determinado ambiente en un momento del día. A: alto, I: interface; LT: lagunas temporarias; B: bajo; AM: de 7:00 a 10:45 durante el invierno (I), la primavera (P) y el verano (V) y de 7:45 a 11:00 durante el otoño (O); M: de 11:00 a 14:45 durante el I, la P y el V y de 11:15 a 14:30 durante el O; PM: de 15:00 a 18:15 durante el I, la P y el V y de 14:45 a 17:30 durante el O.

DISCUSIÓN

A escala de microhábitat las zonas altas presentaron una mayor proporción de uso sobre todo durante durante las estaciones frías. Este resultado estaría íntimamente relacionado a que, aunque la actividad de los carpinchos esté estrechamente asociada al entorno acuático, los carpinchos usan principalmente el agua como un lugar de refugio y para termorregular y la mayoría de las actividades se desarrollan en tierra (Herrera 1989; Lord 1991; Macdonald et al. 1984, Schaller 1976; Schaller y Cranshaw, 1981).

En relación a los patrones de selección, las mayores intensidades del uso por los carpinchos estuvieron concentradas en las zonas cercanas al

Sitio Argentino de Producción Animal

agua (interfases) y al medio acuático como sucede en otras áreas de distribución (Ojasti, 1973; Escobar y González-Jiménez, 1976; Jorgenson 1986; Herrera y Macdonald, 1989; Quintana, 1996; Emmons 1997 Campos Krauer, 2009). Esta mayor intensidad de uso en áreas próximas a los cuerpos de agua permanente se observó a lo largo del año, pero la intensidad de uso del resto de los ambientes varió estacionalmente. Durante las estaciones más cálidas (primavera-verano) permanecieron más tiempo en el bajo en detrimento del uso en las zonas altas o más alejadas mientras que las estaciones más frías los ambientes fueron usados en proporción a su disponibilidad. Este patrón de selección diferencial podría estar influido por varios factores, entre ellos la temperatura ambiente, el aumento del uso de los ambientes acuáticos durante las estaciones cálidas permitiría termoregular mas eficientemente frente a las altas temperaturas mientras que el uso de las zonas altas de pastos altos permitirían un resguardo frente al viento y a las bajas temperaturas durante las estaciones frías (mayor intensidad de uso del alto durante el otoño e invierno, Tabla 5.5). Esta variación en la selección de los distintos ambientes asociada a la temperatura se observó tanto a una escala temporal estacional como diaria. La mayor proporción de individuos durante las horas del mediodía predominaron dentro del bajo y en la interfase en las estaciones cálidas, con las altas temperaturas predominaron las actividades de descanso y el uso del los ambientes con agua. La temperatura ambiente tiene profundas consecuencias sobre la energética de los animales, afectando la abundancia, la actividad y el uso del hábitat a diferentes escalas desde la geográfica afectando los límites de su distribución (Bozinovic y Rosenmann, 1989, Rezende et al., 2004; Ebensperger y Hurtado, 2005) hasta a escala más fina con diferentes manifestaciones de la conducta de los mamíferos (Bozinovic y Canals, 2008). Fenómenos tales como el agrupamiento social, la construcción de nidos y la selección de microclimas tienen un gran significado en la sobrevivencia, retardando o acelerando la pérdida de calor de los individuos durante períodos de alta demanda energética y minimizando los costos de termorregulación (Bozinovic y Canals, 2008). El carpincho a pesar de presentar estrategias fisiológicas como poseer glándulas sudoríparas en su piel, poseer una epidermis ondulada con numerosas cavidades y pliegues que aumentan la superficie expuesta y una dermis con numerosos folículos pilosos en grupos de tres, asociados a las glándula sudoríparas y a músculos pilo-erectores que favorece el proceso de secado (Pereira et al., 1980, González, 2007) parece ser poco eficientes en la termorregulación (Pereira et al., 1980). Se han observado además respuestas conductuales como el agrupamiento de individuos ante el frío (observación personal en el área de estudio) como sucede en otros roedores como *P. darwini , O. degus* y el marsupial *T. elegans* (Bozinovic et al.,1988, Canals et al., 1989) y selección de microclimas como sitios sombreados o su presencia en el agua a altas temperaturas y su alejamiento sólo cuando la temperatura ambiente era baja fue observado tanto en condiciones naturales (Pereira et al., 1980; Campos Krauer, 2009) como en condiciones de semicautitiverio (dos Santos et al., 2005). Estos resultados avalan nuestra hipótesis de que el aumento de la intensidad de uso de los ambientes acuáticos durante las estacionas más cálidas o en distintos momentos del día, estaría asociado a la temperatura ambiente y a la intensidad de la radiación solar.

El uso del ambientes acuáticos a fines de termorregulación fue observado para otros roedores terrestres (Vickery y Rivest, 1992) y semiacuáticos, como el castor (*Castor fiber* y *Castor canadensis;* Steen y Steen 1965) y la rata de agua australiana (*Hydromys chrysogaster;* Fanning y Dowson 1980) quienes además presenta

Sitio Argentino de Producción Animal

adaptaciones fisiológicas para optimización del potencial de enfriamiento del agua (Steen y Steen 1965; Hart 1971; Fanning y Dowson 1980). La selección de un microhábitat favorables para la disminución de los costos fisiológicos (riesgo de hiper o hipotermia) fue observada para otros roedores como la chinchilla (*Chinchilla lanígera*, Cortes et al., 2000), el topillo rojo (*Myodes glareolus*, Torre y Arrizabalaga, 2009), ardilla chilena (*Octodon degus*, Torres-Contreras y Bozinovic, 2007) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus,* Díaz, 1992; Torre et al., 2002) entre otros.

Por otro lado, las diferencias estacionales en el uso y la selección de los ambientes podrían estar asociadas a los cambios en la disponibilidad de alimento. El mayor uso y selección del alto, ambiente asociado a las actividades de pastoreo (Ver también Capítulo 6, Ojasti, 1973, Escobar y González-Jiménez, 1976; Jogerson 1986; Quintana, 1996, Emmons 1997; Herrera y Macdonald, 1989; Barreto y Herrera, 1998; Aldana Dominguez et al., 2007) durante las estaciones de menor disponibilidad de alimento (Ver Capítulo 2) podría deberse a un incremento en los tiempos dedicados a su búsqueda y como consecuencia mayor tiempo necesitado para fines de alimentación (Ebensperger y Hurtado 2005). La mayor oferta de forraje que se presentan durante estas estaciones cálidas (Figura 5.2), permitirían cubrir sus necesidades en un menor tiempo y espacio.

La selección de hábitats que maximice el *fitness* puede involucrar un compromiso entre la maximización de los beneficios del forrajeo, la minimización del riesgo de depredación (Festa-Bianchet, 1988; Molvar y Bowyer, 1994; Bleich et al., 1997; Nicholson et al., 1997) o el riesgo de hipertermia (Melcher et al, 1990; Cotton y Parker, 2000; Kenagy et al, 2002) y la selección de ambientes adyacentes a zonas de refugios por el carpincho podría ser el resultado de dicho compromiso.

Por otra parte, si bien los carpinchos se pueden reproducir durante todo el año, tal como ha observado por Ojasti (1972; 1973) en los llanos venezolanos, en el área de estudio existe una baja incidencia de hembras preñadas entre los meses más secos (Otoño-Invierno) y una máxima actividad de cópula al comienzo de la época con mayores precipitaciones (principio de la primavera) con un pico de pariciones hacia fines del verano (final de la estación más lluviosa). Tanto el estado reproductivo como la presencia de crías favorecerían al desarrollo de las actividades cerca de sus sitios de refugio con un menor uso de los ambientes lejanos a los cuerpos de agua permanentes. Por otro lado, el mayor uso de las lagunas temporarias durante la primavera estaría relacionado con las actividades de cortejo, apareamiento, recreación y descanso (ver Capítulo 6). En consecuencia, la selección de hábitat a esta escala parecería estar influenciada tanto por las condiciones ecológicas locales como por el comportamiento y el estado reproductivo.

La baja asociación entre los índices de selección por los diferentes ambiente y las variables ambientales nos indicarían que la oferta de recursos entre los diferentes ambientes es similar, o bien, que la intensidad de uso de los ambientes estaría influenciada por otras variables no analizadas tanto ambientales (temperatura, intensidad de la radiación solar, calidad forrajera de los ambientes) como biológicas (presencia de depredadores, requerimientos energéticos, presencia de crías). Esto también se observa en la falta de asociación entre los índices a lo largo del año y las variables ambientales en los ambientes de interfases, lagunas temporarias y bajos. Un mayor uso del alto (mayor proporción de individuos) se asocia a una baja oferta forrajera, pero dicha proporción es menor a la esperada dentro de su área de acción (valores negativos del índice de Jacobs). Probablemente dicho factor nos indique que los recursos se encuentran más distribuidos

espacialmente asociado a los altos porcentajes de cobertura de materia seca. Por otro lado, los sitios usados más intensamente del bajo se asocian a una mayor calidad de refugio del ambiente (mayores porcentajes de coberturas de leñosas, mayor profundidad del agua y altura de la vegetación).

En cuanto al análisis del uso y la selección por período de actividad, tal como se mencionó anteriormente, la temperatura parecería tener un papel fundamental. La mayor proporción de individuos durante las horas de la mañana y la tarde se presentan en el alto en todas las estaciones mientras que durante las horas del mediodía predominan dentro del bajo y en la interfase en las estaciones cálidas (Figura 5.6). Con las altas temperaturas predominan las actividades de descanso y el uso del los ambientes con agua. En cuanto a la probabilidad de uso (*b*m) de los distintos ambientes, la mayor probabilidad del alto se encuentra a las horas de la mañana predominantemente para actividades de descanso, la del bajo al mediodía y las de las lagunas por la tarde que es donde se observan las mayores distancias al agua para actividades de pastoreo. La marcada actividad hacia el atardecer encontrada en este trabajo concuerdan con lo observado por dos Santos et al. (2005), Macdonald (1981), Silva (1986) y Lavorenti (1989). Por otro lado, al igual que lo encontrado por dos Santos et al. (2005), Macdonald (1981) y Moreira y Macdonald (1997) durante las horas del mediodía (mayor temperatura del día) existiría una mayor tendencia a las actividades o permanencia en el agua y al descanso sobretodo en las estaciones cálidas donde las temperaturas pueden ser muy altas y la radiación solar muy intensa.

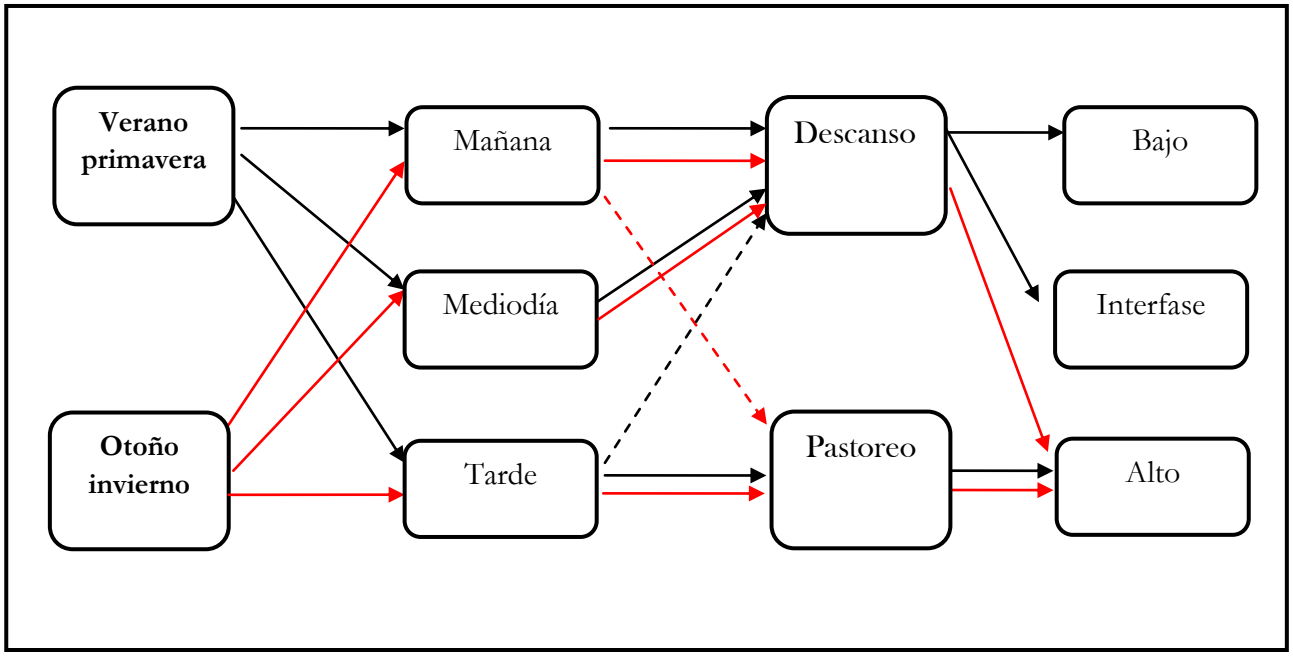


Figura 5.6. Esquema del uso y de las actividades predominantes en los distintos momentos del día en las distintas estaciones. Flechas punteadas indican menor proporción de individuos.

Todos los ambientes presentes en el área de estudio componen el territorio necesario para satisfacer las necesidades del carpincho incluso a través del cambio estacional: 1) las interfases como centros de actividad, donde realiza diversas actividades como descanso, pastoreo o termorregulación en la interfase baja; 2) dentro de los bajos los embalsados usados como zonas secas y protegidas para el parto y probablemente, como refugio de depredadores y

Sitio Argentino de Producción Animal

de la intensa radiación solar por la presencia de vegetación alta como el sarandí (*Cephalantus grabatus*) y los bajos sin embalsados para termoregular y como refugio; 3) las lagunas temporarias para termorregulación, apareamiento y para recreación (en el caso de las crías) sobre todo durante la primavera; y 4) las zonas altas para el pastoreo y descanso durante las estaciones más frías. Asociaciones similares fueron descriptas en Venezuela por Ojasti (1973) y Herrera y Macdonald (1989).

Capítulo 6

Comportamiento alimentario del carpincho.

Patrones de actividad, uso y selección de ambientes para forrajeo y calidad de la dieta

INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas fundamentales de supervivencia de los organismos es el hallazgo, consumo y utilización de fuentes de energía, el llamado "forrajeo". El alimento disponible para un animal tiene un determinado valor nutritivo, una distribución espacial y temporal particular, es limitado en cantidad y su búsqueda, captura y consumo representan un costo energético. Debido a que el posible consumidor de dicho producto tiene limitaciones de tiempo y energía, éste tiene que tomar decisiones de diverso tipo que pueden afectar su supervivencia: qué, cuándo y dónde comer y cuánto consumir (Pike, 1984; Gutierrez, 1998; Stephens y Krebs, 1986).

En el caso de los herbívoros, si bien generalmente existe una gran cantidad de materia vegetal verde en la biósfera, la mayor parte de la biomasa disponible para los herbívoros es generalmente de muy baja calidad nutricional (Iason y Van Wieren, 1999). Los herbívoros pueden solucionar ese problema seleccionando una dieta más alta en calidad que el promedio del material vegetal disponible y/o por evolución de estrategias digestivas que permitan la extracción de nutrientes de forraje de baja calidad. Por ello, la cosecha de suficientes nutrientes para los herbívoros requiere de largos períodos de actividad y por ende, un alto gasto de energía (Robbins, 1983).

Por lo tanto, las decisiones mencionadas anteriormente de qué, cuándo y dónde comer y cuánto consumir surgen del compromiso impuesto por las restricciones del ambiente, como ocurre con la calidad y cantidad de alimento (Illius y Gordon, 1993; Caughley y Sinclair, 1994) y la distribución espacial del alimento en relación al riesgo de depredación y a la competencia intra e interespecífica (Wiens, 1989; Lima y Dill, 1990; Sutherland, 1996).

El carpincho es un herbívoro selectivo (González Jiménez y Escobar, 1977; Merino y Beccaceci, 1995; Ojasti, 1973; Quintana et al., 1994, Quintana, 1996; Barreto y Herrera, 1998) que elige plantas de alto contenido proteico cerca de los cuerpos de agua (González Jiménez, 1978) y se alimenta fundamentalmente de gramíneas y ciperáceas tiernas y de bajo porte (Escobar y González Giménez, 1976; Quintana et al., 1994; 1998a; 1998b). Los sitios de pastoreo corresponden a las áreas cercanas a las orilla de los cuerpos de agua, mientras que pasturas alejadas no están disponibles, independientemente de su cantidad y calidad (González Jiménez, 1978).

Sitio Argentino de Producción Animal

Durante épocas de baja disponibilidad o calidad de forraje los carpinchos realizan cecotrofia[1] (Herrera, 1985; Lord, 1991; Borges et al., 1996; Mendes et al., 2000). Parte del material que se consume no se digiere y a través de los movimientos peristálticos se divide este material en dos; uno de mayor y de uno menor tamaño. El de mayor tamaño continúa su camino hasta ser transformado en bolas de heces duras, las partículas más pequeñas pasan al ciego, donde microorganismos que degradan la celulosa (bacterias, protozoos y hongos), fermentan este material y es reabsorbido (Baldizán et al., 1983). El sobrante sale al exterior como heces blandas y recibe el nombre de cecotrofos que son nuevamente ingeridas. De esta forma, los carpinchos excretan dos tipos de heces en diferentes momentos del día, pellets individuales de consistencia pastosa y coloración más clara que son reabsorbidas excretados generalmente durante la mañana y otras de forma ovalada y de color verde oliva (heces duras) que son excretadas durante la tarde y la noche (Mendes et al., 2000). En el carpincho, la cecotrofia ha sido reconocida como una estrategia para aumentar la eficiencia digestiva (Herrera, 1985; Borges et al., 1996; Mendes et al., 2000).

Teniendo en cuenta lo anteriormente mencionado, la disminución en los tamaños de las áreas de acción en las estaciones húmedas y más cálidas (primavera-verano; resultados a escala de macrohábitat, Capítulo 4) y la menor intensidad de uso del alto durante dichas estaciones (escala de microhábitat, Capítulo 5) sumado a la mayor disponibilidad de forraje (Capítulo 2), el objetivo de este capítulo es analizar el comportamiento de alimentación de los carpinchos. El presente capítulo consta de dos partes, en la primera (Parte I) se estudiaron los patrones de actividad, el uso y selección de los ambientes de forrajeo y su relación con las variables ambientales bajo las siguientes hipótesis: i- durante las horas de mayor temperatura los carpinchos disminuyen su actividad y utilizan ambientes que les permiten termorregular más eficientemente y ii- para fines de alimentación, los carpinchos seleccionan los ambientes con mayor disponibilidad de forraje. En la segunda parte (Parte II), se estudió el comportamiento de cecotrofia como estrategia de alimentación, en relación a la calidad de la dieta y a la disponibilidad de forraje en las diferentes estaciones del año bajo la hipótesis de que en las estaciones con menor disponibilidad de forraje la calidad de la dieta es menor y para lograr un mayor aprovechamiento de dicha ingesta es necesario un aumento en la frecuencia del comportamiento de cecotrofia.

[1]Herrera (1985) y Borges et al. (1996) denominan este comportamiento "coprofagia", en este trabajo al igual que Mendes et al. (2000) referiremos dicho comportamiento como "cecotrofia" debido a que la coprofagia es un término amplio que se refiere a la ingestión de materia fecal, ocurre después de la defecación e incluye la ingesta de sus propios excrementos, los de otros individuos o hasta los de otras especies (Hirakawa, 2001). La cecotrofia, es un tipo particular de coprofagia, se refiere a la ingestión directa desde el ano de un particular tipo de excremento producido en el ciego (cecotrofo) por el mismo individuo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Parte I. Patrones de actividad y uso y selección de ambientes para forrajeo

Patrones de actividad diarios y estacionales

Se realizaron observaciones a campo de los 10 grupos de carpinchos a partir de la metodología descripta en el Capítulo 5. En cada escaneo se registró la actividad de cada individuo del grupo social y el ambiente donde estaba presente. Las actividades registradas fueron las siguientes: ‚comer', el animal se encuentra de pie o caminando lentamente con la cabeza cerca del suelo (Apéndice I; Figura I. 5); ‚desplazarse', el animal realiza cualquier tipo de desplazamiento que incluye caminar con la cabeza en alto, correr y nadar (Apéndice I; Figura I.6); ‚descanso', el animal está sentado o recostado sobre sus cuatro extremidades en tierra o en el agua (Apéndice I;

Sitio Argentino de Producción Animal

Figura I.7); ‚otras', que incluye actividades menos frecuentes como la cópula (Apéndice I; Figura I.8), cortejo, cecotrofia, amamantamiento (Apéndice I; Figura I.9), agresiones, vigilancia (Macdonald, 1981, Jorgenson, 1986). Se consideraron los mismos cuatro tipos de ambientes utilizados para el estudio de selección a escala de macrohábitat y microhábitat (Capítulo 2). Para el primer año (primavera 2006-invierno 2007) se midió además en cada escaneo la temperatura ambiente y el número de individuos dentro del agua. La temperatura ambiente fue medida con un termómetro digital a la sombra a un metro del suelo. Con el total de individuos observados en cada barrido, se calculó la proporción de individuos que se encontraban realizando cada actividad en los distintos ambientes a esa hora del día. Estas proporciones se utilizaron para describir el patrón diario de actividades en las distintas estaciones. La comparación estacional de las diferentes actividades se realizó a través de un análisis de varianza con un diseño de bloques al azar (grupos de carpinchos) y se realizaron comparaciones múltiples con el test de Tukey (Sokal y Rohlf, 1995). Los datos de frecuencia fueron transformados aplicando el arco seno de la raíz cuadrada a fin de no violar los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Underwood 1997) que fueron analizados sobre los residuos mediante las prueba de Shapiro-Wilks modificado y la prueba de Levenne respectivamente. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa INFOSTAT, versión 1.

Uso y selección de hábitat para el forrajeo

La metodología utilizada para el análisis de uso y selección de hábitat para alimentación fue similar a la descripta en el capítulo 5 (escala de microhábitat). Se realizó un estudio de selección o de uso *vs.* disponibilidad de recursos (Thomas y Taylor, 1990; 2006; Manly et al., 2002) donde la proporción de individuos pastoreando en cada ambiente dentro de cada grupo (número de individuos forrajeando en cada ambiente/ número de individuos totales forrajeando) son comparadas con las proporciones de los ambientes dentro del área de acción (selección de tercer orden o de microhábitat, Johnson 1980). Se aplicó un "Diseño tipo 3" (Marcum y Looftsgarden, 1980; Thomas y Taylor, 1990; 2006), donde tanto el uso como la disponibilidad se miden a el nivel de grupos social. En este caso se compara el uso de hábitat dentro del área de acción con respecto a los ambientes contenidos dentro del área de acción (disponibilidad) al igual que en el capítulo 5. La selección de hábitat para pastoreo fue analizada a través de los índices de selección utilizados anteriormente (Capítulo 4 y 5), el índice de selección de Jacobs (J; Jacobs, 1974) y el índice de selección de recursos de Manly (Manly et al., 1993).

Para determinar cambios en el uso de los distintos ambientes entre estaciones se utilizó el análisis de varianza no paramétrico de Friedman; de obtener diferencias significativas se puso a prueba qué estación difería del resto mediante la mínima diferencia significativa (Siegel y Castellan, 1992).

Relación del uso y la selección de hábitat con las variables ambientales

A fin de analizar posibles asociaciones entre la intensidad de uso y las variables ambientales dentro del área de acción de cada grupo y para cada ambiente fueron estimados los porcentaje de cobertura de materia seca (MS), suelo sin vegetación (SV), gramíneas (G), ciperáceas (C), graminiformes (GF), latifoliadas (LAT), leñosas (LÑ), materia verde (MV), la altura máxima de la vegetación (Hmax) y la profundidad del agua (PROA). La metodología de estimación de dichas variables se presenta en el capítulo 2. La asociación entre la matriz de uso (conformada por los índices de selección y el porcentaje medio de presencia de individuos por ambiente

Sitio Argentino de Producción Animal

para todas las estaciones) y la matriz de variables ambientales fue analizada mediante un Análisis de correspondencia canónica. Para evaluar la significancia estadística del ordenamiento de los ejes canónicos se realizaron los test de permutaciones de Monte Carlo (499 permutaciones, $p<0.05$; Ter Braak I987a, b). Posteriormente, a fin de evaluar la variación estacional entre los indicadores de uso y selección y las variables ambientales se llevó a cabo el mismo análisis particionado por ambientes.

Parte II. Comportamiento de cecotrofia, disponibilidad de forraje y calidad de la dieta

Comportamiento de cecotrofia.

Se registró el comportamiento de cecotrofia. La frecuencia de eventos de cecotrofia (estimada mediante la metodología detallada en patrones de alimentación mencionada anteriormente) se comparó estacionalmente mediante un Análisis de Covarianza con el tamaño de grupo como covariable.

Disponibilidad de forraje

Como estimador de la productividad se utilizó el porcentaje de cobertura de la materia vegetal verde (CVV), el de gramíneas y ciperáceas (CGC) y la altura de las gramíneas y ciperáceas sin incluir la inflorescencia (HV). Por otro lado se estimó el porcentaje de cobertura de materia seca (MS). Dichas variables fueron estimadas de los censos de vegetación estacionales realizados en los diferentes ambientes (metodología desarrollada en el Capítulo 2). Las comparaciones entre ambientes y estaciones para cada variable se realizaron mediante Análisis de Varianza. Siendo la CVV, la CGC, la HV y MS las variable dependiente y el ambiente y la estación los factores fijos. Los datos de CVV, CGC y MS fueron transformados al arcoseno de la raíz cuadrada a fin de cumplir con los supuestos del análisis. Para las comparaciones anteriores se utilizó la prueba de Tukey. Debido a que las tres variables fueron medidas en la misma unidad experimental, se aplicó la corrección de Bonferroni al nivel de significancia (Neter et al. 1996).

Calidad de la dieta

La calidad de la dieta se estimó en base al contenido de nitrógeno en las heces de carpincho. El contenido N fecal es el indicador de calidad de la dieta más frecuentemente usado, es fácil de determinar y presenta una buena relación con la calidad de la dieta de herbívoros (Leslie y Starkey, 1987; Irwin et al., 1993; Gogan y Barret, 1994; Massei et al., 1994; Merrill et al., 1995; Hodgman et al., 1996; Kucera, 1997; Blanchard et al., 2003, Kamler et al., 2003; Kamler y Homolca, 2005; Arunvipas et al., 2008). Esta correlación fue observada tanto en animales domésticos como en animales silvestres (Leslie y Starkey, 1987; Hodgman et al., 1996; Kucera, 1997; Kamler y Homolca, 2005; Arunvipas et al., 2008). Una de las ventajas de la aplicabilidad de este método es que es independiente de las especies de herbívoros y su alimentación (Irwin et al., 1993; Kucera, 1997; Asada y Ochiai, 1999; Kamler y Homolca, 2005) y mejora su predictibilidad cuando la dieta es basada en gramíneas (Aldezábal et al., 1993). Desde la primavera de 2007 al invierno de 2008 se recolectaron 50 muestras de heces por estación durante las primeras horas de la mañana. Cada muestra correspondió a 6-8 pellets según el tamaño de los mismos y para disminuir la probabilidad de que correspondan a un mismo individuo sólo se recolectaban heces de tamaño similares si estaban a una distancia mayor a 100 m. Debido a que por factores meteorológicos y el posible lavado del nitrógeno de la muestra fecal previo a su recolección afecta el valor del nitrógeno fecal, la recolección de heces debe realizarse antes de 24 días a partir de su deposición (Jenks et al., 1990). En nuestro

caso, la apariencia de las muestras (color y brillo) aseguró su recolección en menos de 24 hs desde su deposición.

De las 50 heces colectadas se formaron 10 muestras compuestas las cuales fueron secadas a 60ºC y molidas hasta lograr un tamaño de grano homogéneo. El contenido de nitrógeno en las muestras se determinó mediante la técnica Kjeldahl (AOAC, 1980). Esta técnica permite obtener el valor del porcentaje de nitrógeno en la muestra luego de realizar la digestión del material con ácido sulfúrico concentrado en presencia de catalizadores y de su posterior destilación y titulación con ácido sulfúrico. El valor de porcentaje de nitrógeno obtenido se llevó a porcentaje de proteína bruta multiplicándolo por 6,25 (Robbins 1983).

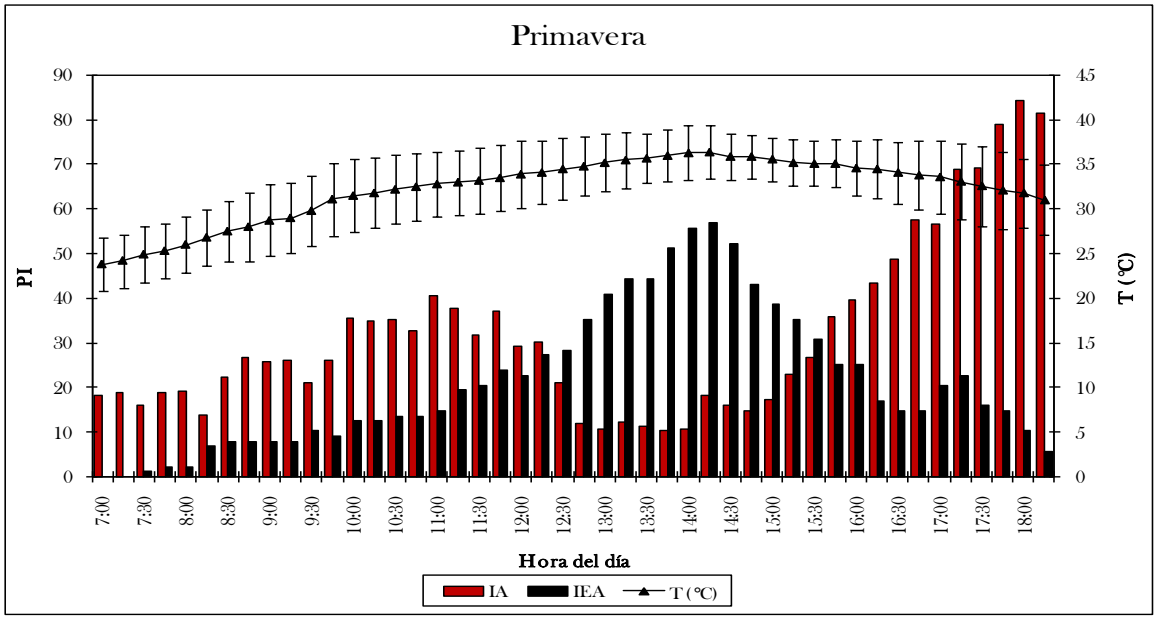
Dado que la calidad de la dieta fue estimada sólo desde la primavera de 2007 al invierno de 2008 se consideró el mismo período para el análisis del comportamiento de cecotrofia y de la disponibilidad de forraje.

RESULTADOS

Parte I. Patrones de actividad y uso y selección de ambientes para forrajeo

Patrones de actividad diarios y estacionales

Se observaron variaciones estacionales de los patrones de actividad a lo largo del día (Figura 6.1): la actividad de los carpinchos durante las estaciones cálidas (Figura 6.1 a y b) disminuyó notoriamente durante las horas de mayor temperatura mientras que la proporción de individuos dentro del agua aumentó en dicho momento. Durante las estaciones frías, prácticamente no ingresaron al agua y se observó una mayor actividad durante las horas del mediodía.



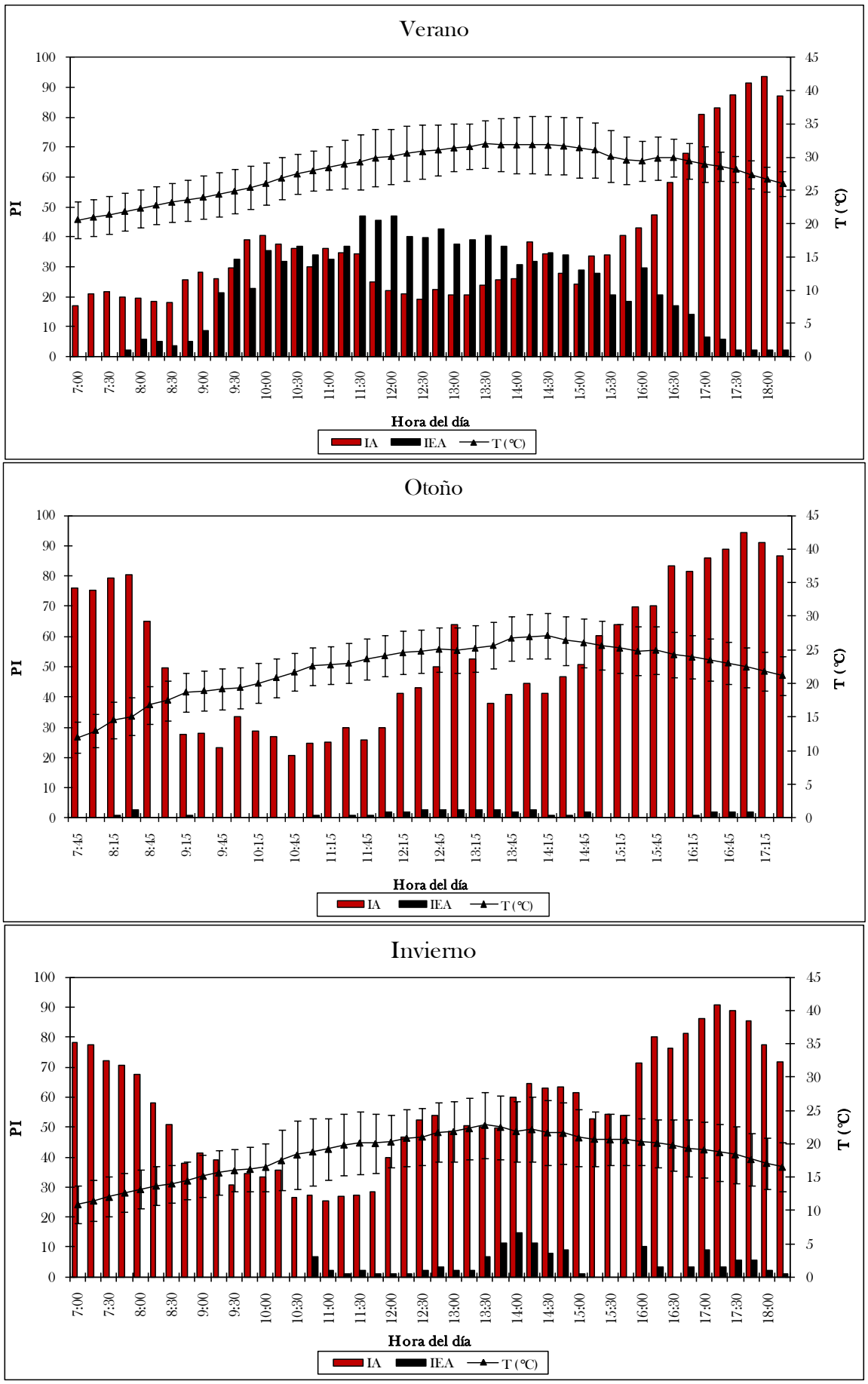


Figura 6.1. Patrones de actividad diarios promedios de los 10 grupos de carpinchos durante las cuatro estaciones del año. a. Primavera de 2006; b. Verano de 2007; c. Otoño de 2007; c. Invierno de 2007. PI: Proporción de individuos; IA: Individuos activos; IEA: Individuos en el agua; T: temperatura ambiente.

Durante los dos años de estudio se observa un patrón similar en las actividades desarrolladas a lo largo del día pero que muestra algunas variaciones en las distintas estaciones del año (Figura 6.2). En las estaciones cálidas (primavera y verano) se observó un patrón unimodal de actividades de pastoreo hacia el atardecer, mientras que en las estaciones frías (otoño e invierno) presentaron un patrón bimodal, con una mayor actividad de pastoreo durante la mañana y el atardecer. En las cuatro estaciones las horas de mayor temperatura se utilizaron para descanso. Dentro de las actividades incluidas en la categoría otros se destacan los eventos de cecotrofia durante el otoño y el invierno, cópula y cortejo durante la primavera y cuidado parental y amamantamiento durante el verano.

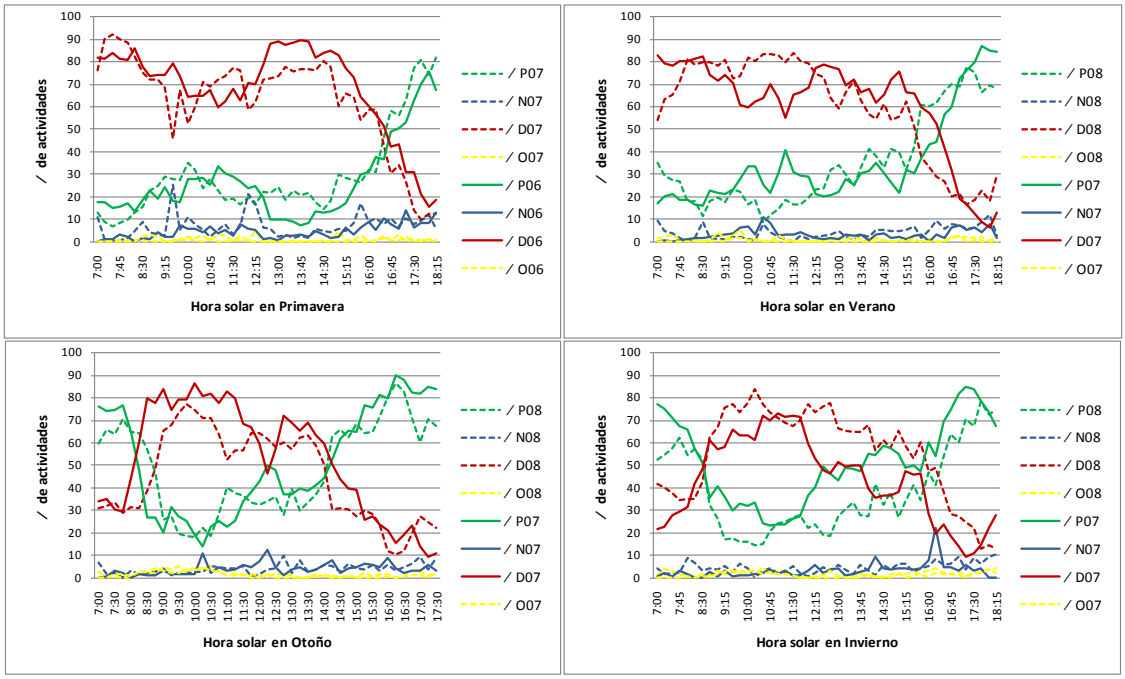


Figura 6.2. Patrones de actividad diarios promedios de los 10 grupos de carpinchos durante las cuatro estaciones del año. %P:pastoreo; %N: desplazamiento; %D: descanso; %O: otras actividades (ceotrofia, copula, cortejo, cuidado parental, alerta, agresion); 06: durante el 2006; 07: durante el 2007; 08: durante el 2008.

El tipo de actividad en cada ambiente en los diferentes momentos del día muestra patrones similares entre las estaciones de primavera-verano y otoño-invierno. Los mayores porcentajes de individuos pastoreando a lo largo del día se obtuvieron durante el otoño y el invierno ($F= 12.57$, g.l= 12, $p<0.001$; Figura 6.3). Las mayores proporciones de individuos pastoreando se encontraron en el alto en todas las estaciones y en todos los momentos del día (Figura 6.4). El 95,6% de los individuos pastoreando en el bajo corresponden al bajo embalsado y el 72,8% de los individuos pastoreando en la interfase lo realiza en la interfase alta.

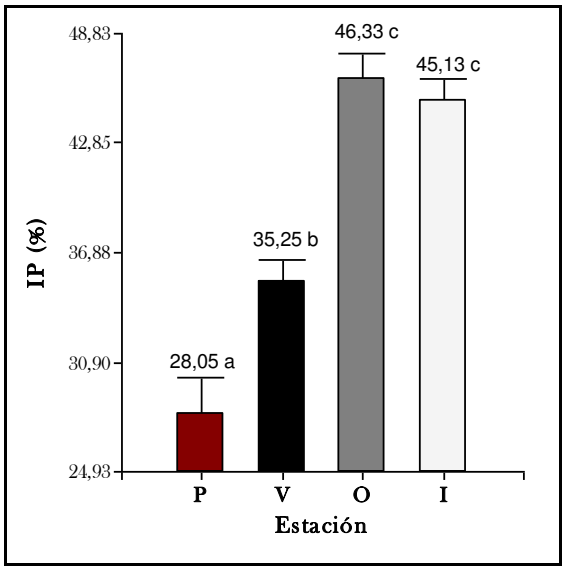


Figura 6.3. Porcentaje medio de carpinchos pastoreando por grupo (n=10 grupos) a lo largo del

día (%IP) en las diferentes estaciones del año. P: primavera; V: verano; O: otoño; Invierno.

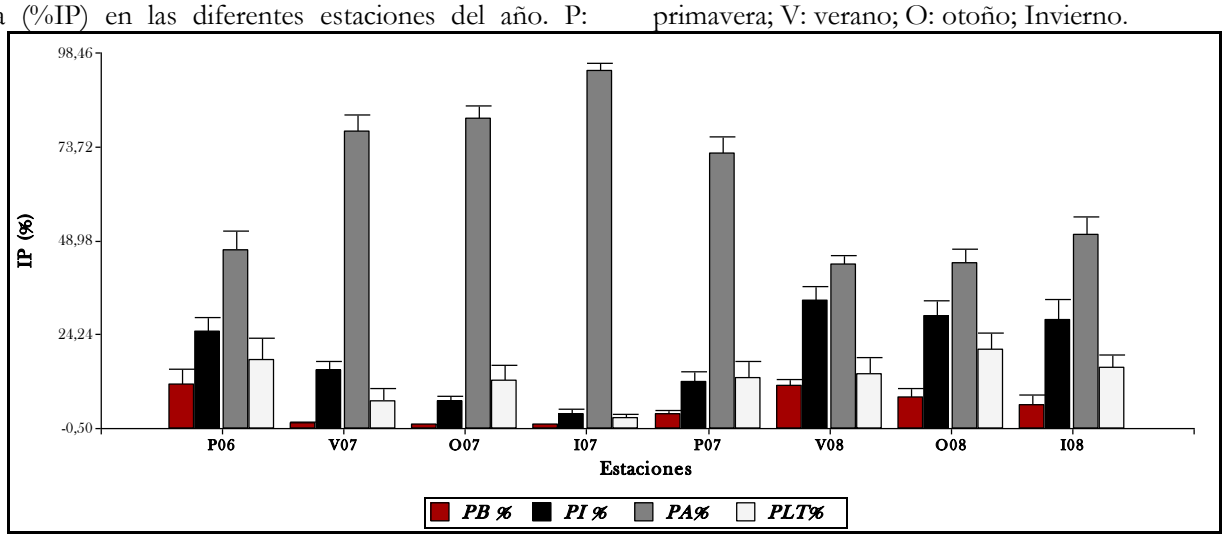


Figura 6.4. Proporción de carpinchos pastoreando (IP) en los distintos ambientes en las diferentes estaciones de muestreo considerando todo el período de estudio. P06 y P07: primavera de 2006 y 2007; V07 y V08: verano de 2007 y 2008; O07 y O08: otoño de 2007 y 2008; I07 e I08: Invierno de 2007 y 2008; PB: pastoreo en el Bajo; PI: pastoreo en la interfase; PA: pastoreo en el alto; PLT: pastoreo en lagunas temporarias.

Uso y selección de hábitat para el forrajeo

Los dos años de muestreo presentaron patrones de selección diferentes por lo que se analizó cada año por separado. El Índice de Jacobs indica que durante el período primavera 2007-invierno 2008 (P07-I08) el alto sería usado con menor intensidad que su disponibilidad, la interfase usada con mayor intensidad y el resto de los ambientes en proporción a su disponibilidad. Durante primavera 2006-invierno 2007 (P06-I07) en cambio, el alto es usado conforme a su disponibilidad, la interfase usada más intensamente y el resto de los ambientes usados en menor proporción a lo esperado (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Valores del Índice de selección medio de Jacobs para el período entre la primavera de 2006- invierno 2007 (P06-I07)y la primavera de 2007- invierno 2008 (P07-I08) y resultados de la prueba de t para un parámetro (T) bajo la hipótesis nula de ausencia de selección (H_0: J=0). Nivel de significancia p<0,05. Jm: valor medio del índice de Jacobs.

		P06-I07				P07-I08			
Ambiente	n	Jm	DE	T	p	Jm	DE	T	p
Alto	10	0,16	0,28	1,81	0,104	-0,31	0,26	-3,76	**0,005**
Interfase	10	0,4	0,13	9,55	**<0,001**	0,68	0,13	16,25	**<0,001**
Laguna Temporaria	10	-0,37	0,45	-2,56	**0,031**	-0,09	0,41	-0,71	0,494
Bajo	10	-0,61	0,23	-8,2	**<0,001**	-0,24	0,41	-1,85	0,097

La probabilidad de uso de los ambientes (índice de Manly) también mostró patrones diferentes en los dos años de muestreo (Tabla 6.2), la prueba de Friedman mostró diferencias significativas en la probabilidad de uso de los distintos ambientes (T^2= 16,28, p<0,0001; T^2= 13,73, p<0,0001; para los períodos P06-I07 y P07-I08, respectivamente), en ambos casos la interfase sería el ambiente más intensamente usado para el pastoreo (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Valores medio del índice de selección de Manly (*b*m) y orden jerarquico de uso (OJ) en el uso de los diferentes ambientes en cada estación del año. Amb: ambiente; A: alto, I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo.

Período	Amb	*b*m	OJ			
P06-I07	B	0,067	1,3	a		
	LT	0,139	2		b	
	A	0,269	2,7			c
	I	0,525	4			d
P07-I08	B	0,106	1,8	a		
	A	0,115	1,9	a		
	LT	0,146	2,3	a		
	I	0,633	4		b	

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050)

Durante el primer período de estudio (P06-I07) los carpinchos usaron con menor intensidad o en proporción a su disponibilidad (en el caso de la primavera) los ambientes de lagunas temporarias y bajos para fines de alimentación. El alto fue usado mas intensivamente para todas las estaciones excepto para la primavera que fue usado en menor proporción (Tabla 6.3).

Durante el segundo período de estudio (P07-I08), se observó una tendencia opuesta, los altos fueron usados en menor proporción durante el otoño y el invierno y usados en proporción a si disponibilidad durante la primavera y el verano. Los ambientes de laguna temporaria y bajos fueron usados en proporción a su disponibilidad a excepción del bajo durante la primavera que fue usado en menor proporción (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Valores medios del Índice de selección de Jacobs (Jm) y resultados de la prueba de t para un parámetro bajo la hipótesis nula de ausencia de selección (H_0: J=0). Nivel de significancia p<0,05. Amb: ambiente; DE: desviación estándar; A: alto, I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo; T: Durante todas las estaciones; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno.

			Período P06-I07				Período P07-I08			
	Amb	n	Jm	DE	T	p	Jm	DE	T	p
Primavera	A	10	-0,35	0,37	-3	**0,015**	0,17	0,35	1,53	0,161
	I	10	0,51	0,34	4,67	**0,001**	0,11	0,39	0,88	0,401
	LT	10	-0,08	0,58	-0,42	0,685	-0,15	0,51	-0,86	0,416
	B	10	-0,05	0,61	-0,27	0,790	-0,42	0,56	-2,38	**0,041**
Verano	A	10	0,46	0,39	3,79	**0,004**	-0,19	0,4	-1,51	0,166
	I	10	0,03	0,37	0,23	0,822	0,49	0,27	5,72	**<0,001**
	LT	10	-0,37	0,49	-2,39	**0,041**	0,19	0,43	1,38	0,202
	B	10	-0,87	0,23	-11,78	**<0,001**	-0,24	0,51	-1,5	0,169
Otoño	A	10	0,26	0,39	2,08	0,068	-0,47	0,31	-4,86	**<0,001**
	I	10	1,00E-02	0,33	0,1	0,925	0,68	0,23	9,34	**<0,001**
	LT	10	-0,35	0,51	-2,04	0,075	0,08	0,34	0,67	0,523
	B	10	-0,59	0,65	-2,87	**0,018**	2,40E-03	0,73	0,01	0,992
Invierno	A	10	0,64	0,39	5,17	**<0,001**	-0,35	0,41	-2,71	**0,024**
	I	10	-0,43	0,43	-3,23	**0,0103**	0,61	0,26	7,6	**<0,001**
	LT	10	-0,49	0,66	-2,39	**0,0407**	1,80E-01	0,34	1,65	0,134
	B	10	-0,66	0,57	-3,66	**0,0052**	-0,12	0,67	-0,56	0,588

La probabilidad de uso de los ambientes varió tanto para las mismas estaciones como para las diferentes estaciones del año (Tabla 6.4). Durante el primer período, en el verano, otoño e invierno presentaron el mismo orden jerárquico de uso, con un uso más intensivo del alto seguido por la interfase, las lagunas temporarias y el bajo con las menores probabilidades de uso para alimentación. La probabilidad de uso de las lagunas y el bajo no difirieron entre sí en ninguna de las estaciones mencionadas.

Durante el segundo período, no se observaron diferencias en la probabilidad de uso de los diferentes ambientes durante la primavera y el verano (T^2=1,14, p=0,353; T^2=2,14, p=0,119; respectivamente). Durante el otoño y el invierno presentaron el mismo orden jerárquico de uso con una mayor probabilidad

de uso de la interfase, seguido por las lagunas temporarias y el bajo y el alto con las menores probabilidades de uso para fines de alimentación.

Tabla 6.4. Resultados de la Prueba de Friedman, valores medios del Índice de selección de Manly (*b*m) y orden jerárquico de uso (OJ) en el uso de los diferentes ambientes en cada estación del año. Amb: ambiente; A: alto, I: interfase; LT: lagunas temporarias; B: bajo.

	Período P06-I07							Período P07-I08						
	T^2	p	Amb	*b*m	OJ			T^2	p	Amb	bm	OJ		
Primavera	5,33	0,005	A	0,08	1,6	a		1,14	0,353	B	0,35	2,1	a	
			LT	0,13	2,3	a				LT	0,11	2,3	a	
			B	0,42	2,6		b			A	0,11	2,5	a	
			I	0,45	3,5		b			I	0,32	3,1	a	
Verano	15,59	<0,001	B	0,03	1,35	a		2,14	0,119	B	0,14	1,35	a	
			LT	0,10	1,95	a				A	0,15	1,95	a	
			I	0,36	3,3		b			LT	0,29	3,3	a	
			A	0,51	3,4		b			I	0,43	3,4	a	
Otoño	4,01	0,018	B	0,12	1,55	a		9,29	<0,001	A	0,08	1,5	a	
			LT	0,22	2,4	a	b			B	0,23	2,2	a	b
			I	0,30	2,85		b			LT	0,17	2,6		b
			A	0,37	3,2		b			I	0,52	3,7		c
Invierno	3,97	0,018	B	0,106	1,85	a		8,72	<0,001	A	0,095	1,8	a	
			LT	0,168	2,2	a				B	0,161	1,8	a	
			I	0,157	2,45	a				LT	0,250	2,7		b
			A	0,569	3,5		b			I	0,494	3,7		c

Letras distintas indican diferencias significativas (p<= 0,050).

Relación del uso y la selección de hábitat con las variables ambientales

El análisis de correspondencia canónica sólo pudo explicar el 36% de la relación de los patrones de uso con las variables ambientales (Figura 6.5; Tabla 6.5). El Test de Monte Carlo muestra que tanto el primer eje como todos los ejes en su conjunto son significativos (Autovalor: 0,232; F= 42,72, p = 0,002; Traza: 0,354; F = 7,796; p = 0.002, respectivamente). En el gráfico conformado por los dos primeros ejes canónicos (Figura 6.5) se observan claramente tres grupos: el grupo I (valores positivos del eje 1 y eje 2) formado por los bajos asociados a un uso menos intensivo y a variables con mayor valor de refugio para la especie como ser una mayor altura de la vegetación, mayor profundidad del agua y mayor porcentaje de cobertura de leñosas. El grupo II (hacia los valores negativos del eje 1) conformado por las interfases y lagunas temporarias asociados a un uso intensivo y a mayores porcentajes de latifoliadas y materia verde. Por último el grupo III (valores positivos del eje 1 y valores negativos del eje 2) está conformado por los altos que si bien están asociados a un uso menos intensivo se asocian a una mayor presencia de individuos y a altos valores de de cobertura de gramíneas y ciperáceas.

Los CCA realizados en los ambientes de interfase, bajo y lagunas temporarias no mostraron asociaciones entre la matriz de variables ambientales y la matriz de uso (Tabla 6.6) pero sí se observó en el alto. El Test de Monte Carlo fue significativo tanto para el primer eje (que explica el 36,3 % de la varianza) como todos los ejes en su conjunto (Traza: 0,239, F= 3,82, p = 0,002, Autovalor: 2,12, F = 18,83, p = 0.002, respectivamente). En los valores negativos del primer eje se observa que hay una mayor probabilidad de uso (b), una mayor selección (JP) y una mayor presencia de individuos durante las estaciones de invierno y otoño y se asocian a los mayores porcentajes de cobertura de materia seca y suelo desnudo. Mientras que hacia el lado positivo del eje 1 se

observa un menor uso y una menor proporción de individuos a lo largo del día durante la primavera y el verano y asociado a una mayor cobertura de gramíneas y ciperáceas (Figura 6.6; Tabla 6.7)

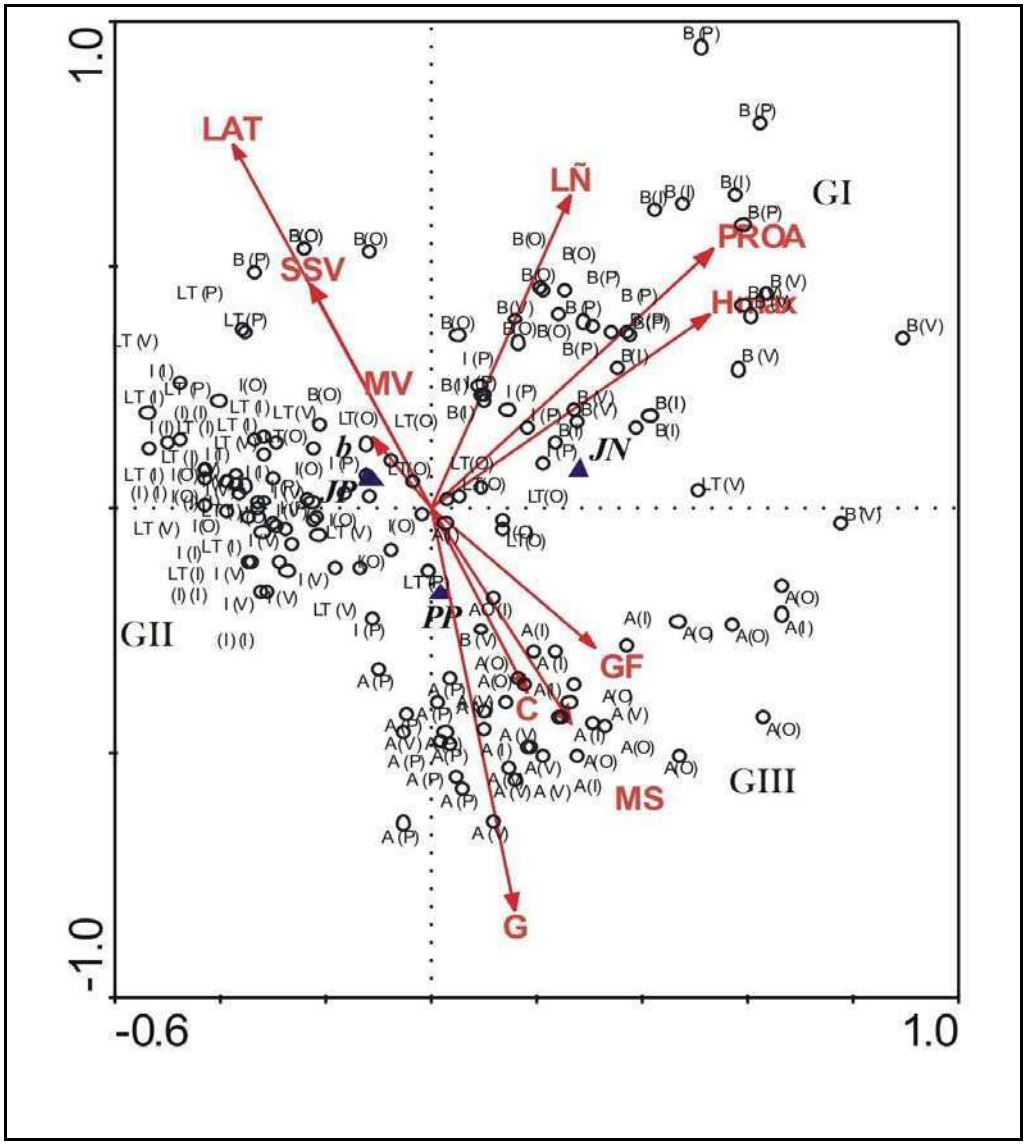


Figura 6.5. Resultado de los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica para la ordenación de los patrones de uso (triangulos) y variables ambientales (flechas) de las diferentes ambientes (círculos vacios). I: Interfase; A: alto; B: Bajo; LT: lagunas temporarias; b: Índice de Manly; JP: Valores positivos del Índice de Jacobs; JN: Valores negativos del Índice de Jacobs; PP: proporción media de individuos es los distintos ambientes; (P): primavera; (V): verano; (O): otoño; (I): invierno. Las siglas de las variables figuran en la Tabla 5.6.

Tabla 6.5: Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica de la matriz de patrón de uso de los carpinchos por los diferentes ambientes y sus variables ambientales.

Variables	Eje1	Eje2	Eje3	Eje 4	Inercia Total
Autovalores	0.232	0.113	0.009	0.458	0.979
Correlaciones patrón de uso variables ambientales	0.582	0.726	0.323	0	
Varianza explicada	23.6	35.2	36.1	82.9	
Varianza explicada (patrón de uso variables ambientales)	65.5	97.6	100	0	
Correlaciones variables ambientales ejes					
MS (% cobertura de materia seca)	0.155	-0.319	0.050		
SSV (% cobertura de suelo sin vegetación)	-0.140	0.333	0.048		
G (% cobertura de gramíneas)	0.092	-0.597	0.017		
C (% cobertura de ciperaceas)	0.106	-0.27	-0.083		
LAT (% cobertura de latifoliadas)	-0.220	0.545	-0.018		
LÑ (% cobertura de leñosas)	0.153	0.469	-0.111		
MV (% cobertura de materia verde)	-0.063	0.106	-0.074		
Hmax (altura maxima de la vegetación)	0.307	0.288	-0.013		
GF (% cobertura de graminiformes)	0.183	-0.207	-0.223		
PROA (profundidad del agua)	0.311	0.386	-0.046		

Tabla 6.6: Resultados de los Análisis de Correspondencia Canónica de las matrices de uso en las distintas estaciones y sus variables ambientales para los ambientes de Interfase, Bajo y Lagunas temporarias.

Interfase	Inercia Total	0.633
	Autovalor del primer eje	0.064
	Varianza explicada (%)	10,2
	Test de Monte Carlo para el primer eje	F = 3,52; p = 0.718
	Traza	0,071
	Test de Monte Carlo para todos los ejes	F = 0,492, p = 0.810
Bajo	Inercia Total	1,145
	Autovalor del primer eje	0,228
	Varianza explicada (%)	19,9
	Test de Monte Carlo para el primer eje	F = 7,70; p = 0,238
	Traza	0,331
	Test de Monte Carlo para todos los ejes	F = 1,57, p = 0.132
Lagunas temporarias	Inercia Total	0,740
	Autovalor del primer eje	0,137
	Varianza explicada (%)	18,5
	Test de Monte Carlo para el primer eje	F = 4,53; p = 0.536
	Traza	0,185
	Test de Monte Carlo para todos los ejes	F = 0,381, p = 0.562

Tabla 6.7: Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica de la matriz de patrón de uso de los carpinchos por los diferentes ambientes y sus variables ambientales para el alto.

Variables	Eje1	Eje2	Eje3	Eje 4	Inercia Total
Autovalores	0.212	0.021	0.006	0.207	0.583
Correlaciones patrón de uso variables ambientales	0.715	0.413	0.367	0.000	
Varianza explicada	36.3	39.9	41.0	6.5	
Varianza explicada (patrón de uso variables ambientales)	88.7	97.5	100.0	0.0	
Correlaciones variables ambientales ejes					
MS (% cobertura de materia seca)	-0.578	-0.159	-0.111		
SSV (% cobertura de suelo sin vegetación)	-0.282	0.023	-0.072		
G (% cobertura de gramíneas)	0.619	-0.043	-0.061		
C (% cobertura de ciperaceas)	-0.026	0.377	0.072		
LAT (% cobertura de latifoliadas)	0.345	-0.086	0.282		
MV (% cobertura de materia verde)	0.576	0.121	0.120		
Hmax (altura maxima de la vegetación)	-0.264	0.005	0.095		
GF (% cobertura de graminiformes)	0.528	0.199	-0.008		

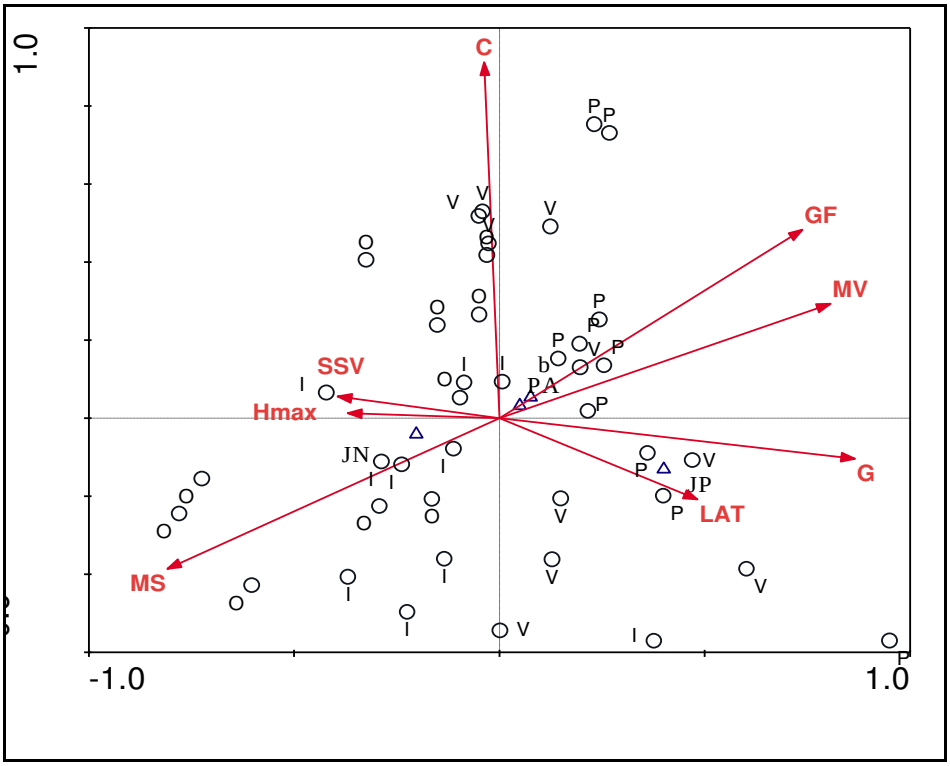


Figura 6.6. Resultado de los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica para la ordenación de los patrones de uso del alto (triangulos) y variables ambientales (flechas) de las diferentes ambientes (círculos vacios). b: Índice de Manly; JP: Valores positivos del Índice de Jacobs; JN: Valores negativos del Índice de Jacobs; PA: proporción media de individuos es los distintos ambientes; P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno. Las siglas de las variables figuran en la Tabla 5.7.

Parte II. Comportamiento de cecotrofia, disponibilidad de forraje y calidad de la dieta

Comportamiento de cecotrofia

Se documentó la mecánica del comportamiento de cecotrofia para los carpinchos: sentados sobre sus patas traseras se curvaron hasta llegar con la boca al ano dónde tomaron las heces (Figura 6.7). Luego de la captura del cecótrofo, el animal ingería materia vegetal y masticaba conjuntamente durante unos segundos masticando bien, siempre en posiciones de descanso (recostados o sentados). Este comportamiento estuvo restringido a la mañana de 9 a 12 hs, no siendo observado en ningún otro momento del día.

El número de eventos de cecotrofia resultó significativamente diferente en las distintas estaciones del año (T^2= 66; p<0,0001) la mayor frecuencia se observó durante el otoño, luego durante el invierno y la menor frecuencia en verano y primavera (Figura 6.8).

Figura 6.7. Carpincho realizando un evento de cecotrofia.

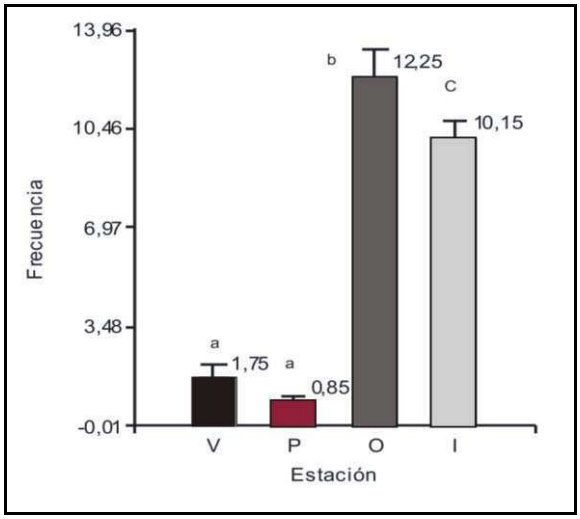


Figura 6.8. Número de eventos de cecotrofia en muestreos de barrido instantáneos de 9 a 12 hs. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Disponibilidad de forraje

Teniendo en cuenta la proporción ocupada por cada ambiente en el área de estudio, la cobertura de gramíneas y de materia vegetal verde es mayor durante las estaciones cálidas con máximos durante la primavera, estación que presentó los menores valores de materia seca (Figura 6.9).

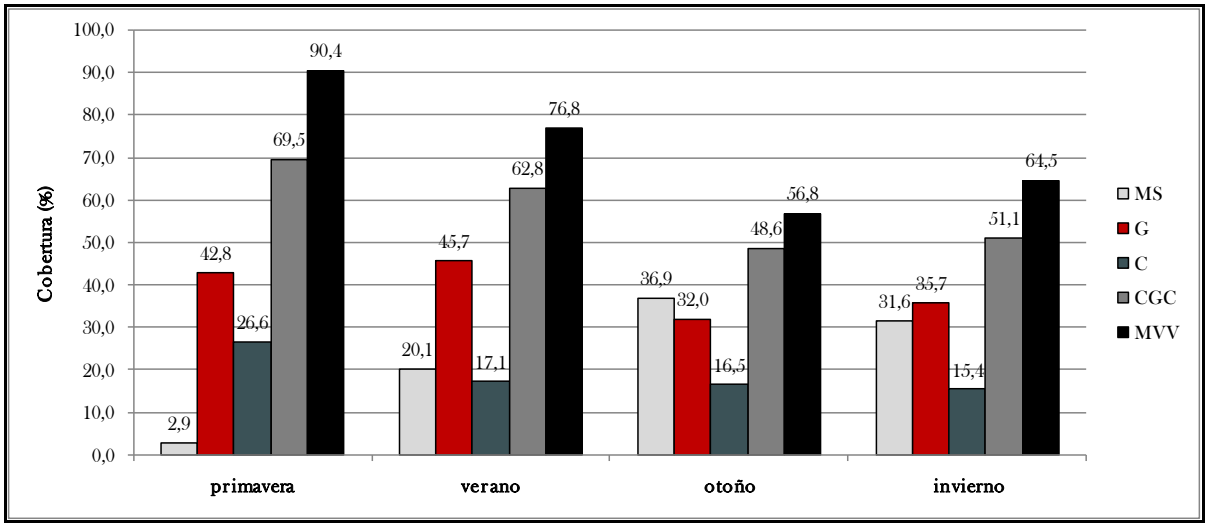


Figura 6.9. Porcentajes de cobertura promedios durante las cuatro estaciones en el área de estudio teniendo en cuenta la proporción ocupada por cada ambiente. MS: materia seca; G: gramíneas; C: ciperáceas; MVV: materia vegetal verde; CGC: gramíneas y ciperáceas.

Cobertura de materia vegetal verde. Los menores valores de cobertura vegetal verde se observaron durante el otoño (Figura 6.10). Se encontraron diferencias a lo largo del año y en los distintos ambientes de la cobertura de materia vegetal verde ($F = 43.12$, $p<0,0001$; diferencia significativa a $p<0.0125$ por corrección de Bonferroni.), dado cobertura de materia vegetal verde dependió de la estación y del ambiente (interacción ambiente-estación significativa, $F = 29.54$, $p<0,0001$) se analizaron las comparaciones de dicha interacción. El análisis por estación no mostró diferencias durante el verano entre los diferentes ambientes, durante el invierno el alto presentó los menores valores de cobertura de materia vegetal verde durante el otoño la interfase baja y durante la primavera las lagunas temporarias (Tabla 6.8). El análisis por ambiente indicó que el alto, el bajo embalsado y la interfase presentaron el mismo patrón con máximos durante la primavera y mínimos durante el otoño. Las lagunas temporarias presentaron los mayores valores en invierno y los mínimos en primavera (Tabla 6.9).

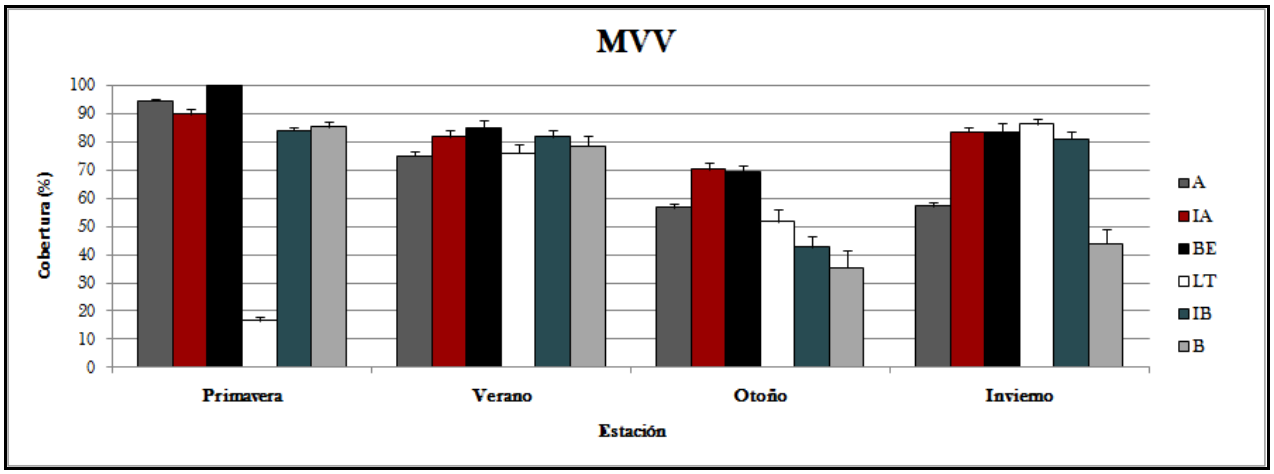


Figura 6.10. Porcentajes de cobertura promedios de materia vegetal verde (MVV) durante las cuatro estaciones para cada ambiente del área de estudio. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; B: bajo no embalsado.

Tabla 6.8. Resultado de las comparaciones de los porcentajes de cobertura promedios de materia vegetal verde (MVV) entre los diferentes ambientes para cada estación. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; P07: Primavera de 2007; I08: Invierno de 2008; O08: Otoño de 2008.

Estación	Amb	Medias	E.E.			
	BE	100	0	a		
	A	94,5	0,99	a	b	
	IA	89,76	2,48		b	
	IB	83,86	1,61		b	
P07	LT	16,52	2,44			c
	LT	86,16	2,77	a		
	BE	83,48	4,43	a		
	IA	83,32	1,86	a		
	IB	80,82	4,1	a		
I08	A	57,13	1,81		b	
	IA	70,18	3,02	a		
	BE	69,34	3,43	a		
	A	56,71	2,15	a	b	
	LT	51,59	6,2	a	b	
O08	IB	42,59	5,78		b	

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05).

Tabla 6.9. Resultado de las comparaciones de los porcentajes de cobertura promedios de materia vegetal verde (MVV) entre las diferentes estaciones para cada ambiente. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; P07: Primavera de 2007; I08: Invierno de 2008; O08: Otoño de 2008.

Estación	Amb	Medias	E.E.			
	P07	94,5	0,99	a		
	V08	74,96	1,88		b	
	I08	57,13	1,81			c
A	O08	56,71	2,15			c
	P07	100	0	a		
	V08	84,99	3,69		b	
	I08	83,48	4,43		b	c
BE	O08	69,34	3,43			c
	P07	89,76	2,48	a		
	V08	81,72	2,94	a	b	
	I08	83,48	1,86	a	b	
IA	O08	70,18	3,02		b	
	V08	81,76	3,12	a		
	P07	83,86	1,61	a		
	I08	80,82	4,1	a		
IB	O08	42,59	5,78		b	
	I08	86,16	2,77	a		
	V08	75,86	4,82	a		
	O08	51,59	6,2		b	
LT	P07	16,52	2,44			c

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05).

Cobertura de gramíneas y ciperáceas. Las mayores proporciones de gramíneas y ciperáceas se observaron en el alto durante las estaciones de primavera y verano (Figura 6.11). Dicha cobertura varió a lo largo del año y entre los diferentes ambientes (F=26.38; p<0,0001; diferencia significativa a p<0.0125 por corrección de Bonferroni.), la interacción ambiente-estación resultó significativa (F= 4.79, p<0,0001) por lo que se analizaron los efectos simples. A lo largo de las estaciones sólo se observaron diferencias en el alto y en la interfase alta (Tabla 6.11). El alto presentó los mayores valores durante la primavera y el verano. Por otro lado, la cobertura de gramíneas y ciperáceas de la interfase alta durante la primavera fue mayor a la de otoño.

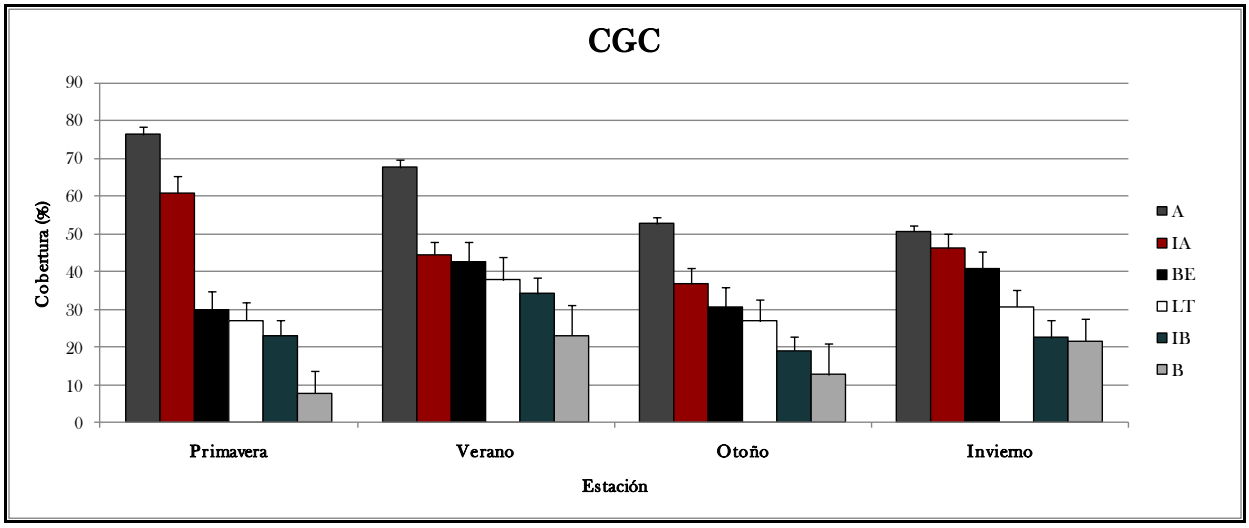


Figura 6.11. Porcentajes de cobertura promedios de gramíneas y ciperáceas (CGC) durante las cuatro estaciones para cada ambiente del área de estudio. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; B: bajo no embalsado.

Tabla 6.10. Resultado de las comparaciones de los porcentajes de gramíneas y ciperáceas (CGC) entre los diferentes ambientes para cada estación. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; P07: Primavera de 2007; I08: Invierno de 2008; O08: Otoño de 2008.

Estación	Amb	Medias	E.E.		
	A	76,26	2,02	a	
	IA	60,82	4,42	a	
	BE	29,88	4,87		b
	LT	27	5,49		b
P07	IB	19,1	3,88		b
	A	67,52	2	a	
	IA	44,57	3,33		b
	BE	42,58	5,26		b
	LT	37,75	6,07		b
V08	IB	34,12	4,18		b
	A	52,75	1,79	a	
	IA	36,81	4,07	a	b
	BE	30,66	5,26		b
	LT	27	5,49		b
O08	IB	19,1	3,88		b
	A	50,73	1,62	a	
	IA	46,24	3,88	a	
	BE	40,74	4,7	a	b
	LT	30,69	4,55	a	b
I08	IB	22,58	4,7		b

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05).

Tabla 6.11. Resultado de las comparaciones de los porcentajes de cobertura promedios de los porcentajes de gramíneas y ciperáceas (CGC) entre las diferentes estaciones para cada ambiente. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; P07: Primavera de 2007; I08: Invierno de 2008; O08: Otoño de 2008.

Amb	Estación	Medias	E.E.		
	P07	76,26	2,02	A	
	V08	67,52	2	A	
	O08	52,75	1,79		B
A	I08	50,73	1,62		B
	P07	60,82	4,42	A	
	I08	46,24	3,88	A	B
	V08	44,57	3,33	A	B
IA	O08	36,81	4,07		B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05).

Altura de la vegetación. La altura de las gramíneas y ciperáceas varió tanto en los distintos momentos del año como en los distintos momentos ambientes (F=5.88; p<0,0001; diferencia significativa a p<0.0125 por corrección de Bonferroni) pero de manera independiente (interacción no significativa, F=0.97, p=0.466). Las comparaciones múltiples indicaron que las mayores alturas se presentaron durante la primavera y en el alto y en el bajo embalsado (Figura 6.12).

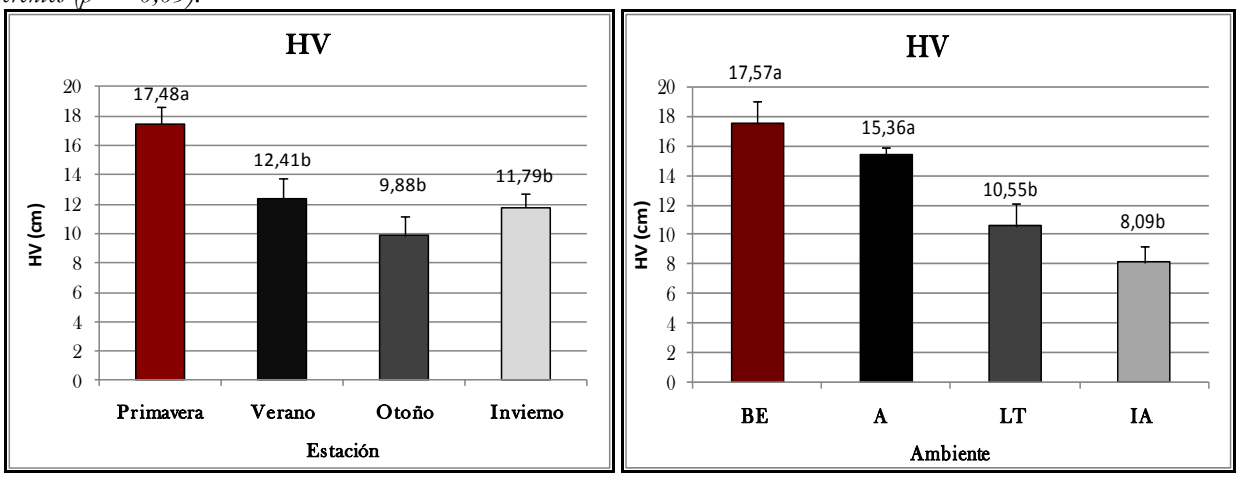


Figura 6.12. Altura de la vegetación promedios de gramíneas y ciperáceas (HV) a.- en las diferentes estaciones; b.- para los diferentes ambientes del área de estudio. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias. Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05).

Materia seca. El otoño presentó los mayores valores de cobertura de materia seca en todos los ambientes (Figura 6.13) pero varió tanto estacionalmente como en los distintos ambientes (F=48.79; p<0,0001; diferencia significativa a p<0.0125 por corrección de Bonferroni). La interacción ambiente-estación resultó significativa (F= 7.61, p<0,0001) por lo que se analizaron los efectos simples. Durante la primavera no se encontraron diferencias en la cobertura de materia seca entre los ambientes; durante las estaciones de verano y otoño el bajo embalsado mostró los menores contenidos de materia seca mientras que durante el invierno el alto se diferenció del resto de los ambiente presentando los mayores valores de materia seca (Tabla 6.12). En el análisis por ambiente en todos los casos el otoño presentó los mayores valores y la primavera los menores valores de materia seca, en el caso del alto el otoño y el inviernose diferenciaron al resto de las estaciones por los altos contenidos de materia seca (Tabla 6.13).

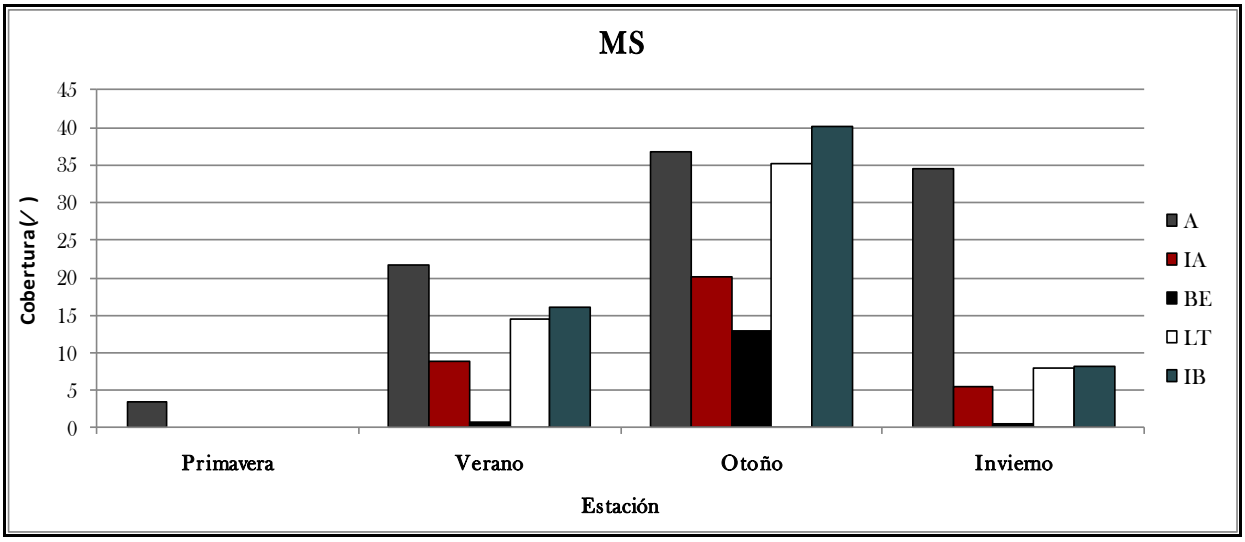


Figura 6.13. Porcentajes de cobertura promedios materia seca (MS) durante las cuatro estaciones para cada ambiente del área de estudio. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; B: bajo no embalsado.

Tabla 6.12. Resultado de las comparaciones de los porcentajes de materia seca (MS) entre los diferentes ambientes para cada estación. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; P07: Primavera de 2007; V08: Verano de 2008; I08: Invierno de 2008; O08: Otoño de 2008.

Estación	Amb	Media	E.E.		
	IB	40,2	7,35	a	
	A	36,78	2,06	a	
	LT	35,3	9,52	a	
	IA	20,22	2,53	a	b
O 08	BE	13,03	2,98		b
	A	21,66	1,67	a	
	IB	16,03	2,95	a	
	LT	14,41	3,93	a	
	IA	8,93	1,38	a	
V 08	BE	0,72	0,39		b
	A	34,56	1,66	a	
	IB	8,1	2,83		b
	IA	5,49	0,95		b
	LT	7,99	4,28		b
I 08	BE	0,62	0,25		b

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05).

Tabla 6.13. Resultado de las comparaciones de los porcentajes de cobertura promedios de los porcentajes materia seca (MS) entre las diferentes estaciones para cada ambiente. A: alto; IA: interfase alta; BE: bajo embalsado; LT: lagunas temporarias; IB: interfase baja; P07: Primavera de 2007; V08: Verano de 2008; I08: Invierno de 2008; O08: Otoño de 2008.

Amb	Estación	Media	E.E.			
	O 08	40,2	7,35	a		
	V 08	16,03	2,95		b	
	I 08	8,1	2,83		b	
IB	P 07	0	0			c
	O 08	36,78	2,06	a		
	I 08	34,56	1,66	a		
	V 08	21,66	1,67		b	
A	P 07	3,46	0,47			c
	O 08	35,3	9,52	a		
	V 08	14,41	3,93		b	
	I 08	7,99	4,28		b	c
LT	P 07	0	0			c
	O 08	20,22	2,53	a		
	V 08	8,93	1,38	a	b	
	I 08	5,49	0,95		b	
IA	P 07	0	0			c
	O 08	13,03	2,98	a		
	I 08	0,62	0,25		b	
	V 08	0,72	0,39		b	
BE	P 07	0	0		b	

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05).

Calidad de la dieta

La calidad de la dieta por su lado también mostró diferencias significativas (F=13,85; p<0,0001): el mayor contenido de proteína bruta en las heces se observó durante las estaciones de otoño e invierno (Tabla 6.1; Figura 6.14).

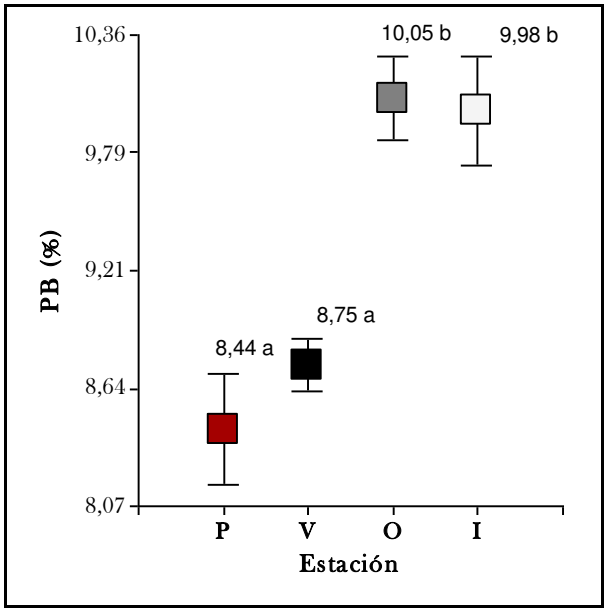


Figura 6.14. Valores de Proteína bruta durante las cuatro estaciones del año. P: primavera; V: verano; O: otoño; I: Invierno. Letras distintas indican diferencias significativas (p< 0.05).

Sitio Argentino de Producción Animal

DISCUSIÓN

Parte I. Patrones de actividad y uso y selección de ambientes para forrajeo

Los carpinchos presentan una marcada actividad (dominada por actividades pastoreo) hacia el atardecer en todas las estaciones y estos resultados concuerdan con lo observado por Macdonald (1981), Silva (1986), Alho et al. (1987), Herrera y Macdonald (1989), Lavorenti (1989) y dos Santos et al. (2005). En una gran variedad de mamíferos de actividad diurna, la actividad de pastoreo se produce durante la tarde y esto se atribuye a que en dicho momento el animal se alimenta con mayor intensidad en previsión al detrimento de la actividad nocturna (Marler y Hamilton 1968). El carpincho a pesar de ser un animal diurno se lo ha observado pastorear durante la noche (Herrera 1986, Macdonald 1981, Barreto y Quintana, en prensa). En el área de estudio, la ausencia de presión de caza les permitiría tener una mayor actividad diurna que lo reportado en sitios donde existe una alta densidad humana y una alta presión de caza (Lord, 1991; Murphey et al, 1985; Ojasti 1991; Campos Krauer, 2009).

El patrón de actividades mostró variaciones estacionales, con un patrón unimodal durante las estaciones frías y un patrón bimodal durante las estaciones cálidas, probablemente como consecuencia de las altas temperaturas en las estaciones cálidas. Por otra parte, estos ajustes diarios y estacionales en las actividades estuvieron vinculados al uso de ambientes con agua o con alta cobertura de vegetación (mayores proporciones de individuos en el bajo y en la interfases durante las horas del mediodía en las estaciones cálidas, Figura 5.3, Capítulo 5), una estrategia que puede reducir su exposición a condiciones de estrés térmico (Lagos et al., 1995). Por lo tanto, la temperatura ambiente parecería estar regulando el comportamiento y la actividad de los carpinchos a una escala temporal diaria y estacional, presentando en las estaciones cálidas una menor actividad durante las horas de mayor temperatura, mientras en las estaciones más frías, se observa una mayor actividad durante los horarios de mayor temperatura (Figura 6.1). El aumento de actividades de pastoreo durante las estaciones frías respecto a las cálidas, probablemente sea consecuencia de un aumento de la actividad durante el día en detrimento de la actividad nocturna, momento en el cual, las frecuentes heladas podrían estar influyendo en dicha actividad. Al igual que lo encontrado por dos Santos et al. (2005), Macdonald (1981) y Moreira y Macdonald (1997) en las horas de mayor temperatura del día existiría una mayor tendencia a las actividades en el agua (Capítulo 5) y al descanso sobre todo, en las estaciones cálidas donde las temperaturas pueden ser muy altas y la radiación solar muy intensa. Esta relación entre la actividad y la temperatura ambiente fue observada para otros roedores (O' Farrel, 1974; *Peromyscus maniculatus*, *Clethlonomys gapperi* y *Napaezapus insignis,* Vickery y Bider, 1981; *Peromyscus truei,* Scheibe, 1984; *Octodon degus,* Lagos et al., 1995a, 1995b; *Muscardinus avellanarius,* Bright, et al. 1996; *Octodon degus* Kenagy et al., 2002; *Octodon degus*, Bacigalupe et al., 2003; *Spalacopus cyanus,* Rezende et al., 2003; *Octodon degus,* Ebensperger y Hurtado, 2005), mustélidos (*Meles meles*, Cresswell y Harris, 1988), guanacos (*Lama guanicoe*, Garrido et al., 1980; Rey, 2010) y ciervos (*Cervus elaphus,* Green y Bear, 1990).

De todas maneras, pueden existir otros factores que estén afectando las actividades estacionales de los carpinchos como la disponibilidad y la calidad de alimento (*Lama guanicoe*; Raedeke, 1979), ciclo reproductivo (*Capra ibex* - Neuhaus y Ruckstuhl, 2002; *Oreamnos americanus* - Hamel y Coté, 2008) y la cantidad de horas de luz (*Rangifer tarandus;* Erriksson et al., 1981) como sucede en otros

herbívoros. Cambios en las proporciones de individuos que realizan actividades de pastoreo se ven acompañadas por cambios estacionales en la disponibilidad de recursos (Figura 6.9). Esto podría deberse a un incremento en los tiempos dedicados a la búsqueda del alimento y, como consecuencia, la necesidad de un mayor tiempo para la alimentación durante las estaciones frías (Ebensperger y Hurtado 2005). En cambio, a mayor oferta de forraje presente en las estaciones cálidas, las necesidades energéticas de los carpinchos pueden ser cubiertas en un menor tiempo y espacio.

El uso de las zonas altas para las actividades de pastoreo fue reportado en poblaciones de otras áreas de distribución (Ojasti, 1973, Escobar y González-Jiménez, 1976; Jongerson 1986; Quintana, 1996, Emmons 1997; Herrera y Macdonald, 1989; Aldana-Dominguez et al., 2007). La alta variabilidad en cuanto a las proporciones de uso de los distintos ambientes para fines de pastoreo observada a lo largo de los dos años podría deberse a la interacción de los factores ambientales anteriormente mencionados. Durante el primer año de muestreo la tendencia muestra una mayor intensidad (Jm; Tabla 6.3) y probabilidad (*b*m; Tabla 6.4) de uso de los ambientes de altos e interfase con un aumento de la intensidad y probabilidad de las zonas alta durante el período de menores temperaturas, menores precipitaciones y menor disponibilidad de forraje. Por otro lado, durante el segundo año, la probabilidad (*b*m) de uso para las estaciones cálidas fue similar y durante las estaciones frías tanto la probabilidad como la intensidad (Jm)de uso del alto fue menor. A pesar de los resultados obtenidos para el segundo año, se observó una asociación del uso del alto con la mayor disponibilidad de alimento pero las variables de vegetación medidas no explicarían la mayor intensidad del uso de la interfase (Figura 6.5). Probablemente dichos estén más relacionados a factores climáticos y al riesgo de depredación. Un comportamiento similar fue reportados para los coipos en la Argentina, donde se restringe su dieta a las plantas cerca de los cursos de agua, como estrategia de defensa contra la depredación (Borgnia et al, 2000; Guichón et al., 2003). Cabe destacar que el segundo año de muestreo fue más seco, las precipitaciones del primer período de estudio (P06-I07) fueron de 1481,9 mm frente a 843,5 mm el segundo período (INTA Mercedes, 2010). Esto afectaría la disponibilidad de forraje sobre todo en las zonas las altas, este factor podría explicar el menor uso de este ambiente para fines forrajeros sobre todo en verano de 2008 dónde las precipitaciones estuvieron por debajo de la mitad de las del verano 2007 (258 mm frente a 565,8, Ver Capítulo 2; INTA Mercedes, 2010), lo cual favorecería un mayor pastoreo por los sitios más húmedos.

En cuanto a los patrones de selección, si bien existe una relación entre el uso de los distintos ambientes y la disponibilidad de forraje, no existiría relación con la selección ambientes y la disponibilidad de forraje (Figura 6.5; Tabla 6.5) Por otro lado, la variación en la intensidad uso de los ambientes a lo largo del año tampoco fue atribuida a cas características de la vegetación ni a la disponibilidad de alimento salvo en el alto. Esta falta de relación entre la selección de los ambientes y las características de vegetación, sumada a la gran variabilidad interanual y estacional nos sugiere que el carpincho no seleccionarían los ambientes para forrajeo basados en un solo criterio. Durante las estaciones que presentaron las mayores precipitaciones y mayor disponibilidad de G, C y MVV (V07, O07, I07 y P07; Capítulo 2) los carpinchos usaron más intensivamente el alto en relación a la misma estación con menor oferta de forraje. En dichas estaciones (otoño-invierno) tendieron a usar los ambientes más húmedos a pesar de ser el alto el ambiente que presenta mayor oferta de forraje respecto de los otros ambientes (Tabla 2.4; Capítulo 2). En base a

Sitio Argentino de Producción Animal

estos resultados, los carpinchos parecen modificar su estrategia de forrajeo, utilizando espacios abiertos con mayor riesgo de hipertermia y mayor riesgo de depredación cuando la oferta de alimento es alta, actuando como maximizadores de energía (Hixon, 1982; Contreras y Bozinovic; 1997). En este caso, tanto el efecto de la temperatura ambiente (problemas de hipertermia) como la depredación no serían factores que restrinjan el uso de espacios abiertos con alta disponibilidad de forraje. Por el contrario, en épocas con relativamente menor disponibilidad de forraje en el alto, los carpinchos actuarían como minimizadores del tiempo priorizando minimizar la búsqueda e ingesta de alimento en estos sitios ya que la alta temperatura ambiente podría hacer incurrir a los animales en altos gastos metabólicos o bien, aumentar su riego de depredación. A pesar de las variaciones interanuales e interestacionales en la disponibilidad de alimento, éste no parecería ser el único determinante de la selección de ambientes para pastoreo sino que factores bióticos (como riesgo de depredación), abióticos (como temperatura ambiente) e intrínsecos del propio animal (requerimientos energéticos) podrían estar influyendo en la selección, de tal manera que el comportamiento observado en el campo sea el resultado de la interacción de dichos factores.

Parte II. Comportamiento de cecotrofia, disponibilidad de forraje y calidad de la dieta

El comportamiento de cecotrofia observado (en un total de 258 eventos durante un año) así como su ritmo diario son similares al descripto por Herrera (1985) y Borges et al. (1996) en condiciones naturales y por Mendez et al. (2000) en condiciones de cautiverio. A su vez dicho comportamiento es similar al descripto para coipos (*Myocastor coypus*) por Gosling (1979) y para lepóridos por Cheeke (1987), Proto (1984) y Hirakawa (2001; 2002).

Muchas otras especies de roedores practican reingestión y en todos los casos se ha reportado la masticación de las heces a diferencia de los lepóridos (Hirakawa, 2001). En el caso del carpincho ingiere además alimento para masticar conjuntamente posiblemente para facilitar la ingestión del material de consistencia pastosa (Mendez et al., 2000). En pocas especies de roedores se observaron dos tipos de heces, entre ellos los castores de montaña (*Aplodontia rufa*), coipos (*M. coypus*; Takahashi y Sakaguchi, 2000 Hirakawa, 2001) y tuco tucos (*Ctenomys talarum*; Martino et al., 2007). En algunas especies de roedores, las heces son examinadas por manipulación dentro de la boca por muchos segundos antes de ingerirla o rechazarla, indicando que las heces son selectivamente ingeridas lo que implica que su producción es involuntaria (Kenagy y Hoyt, 1980; Oullette y Heisinger, 1980). El comportamiento de exanimación de heces no es reportado en animales que tienen períodos de reingestión regular (lepóridos, coipos, chinchillas y carpinchos; Hirakawa, 2001), probablemente dichas especies tienen mecanismos de separación y diferenciación de heces (Björnhag, 1989). De esta manera, podríamos dividir entre dos grandes grupos a los mamíferos herbívoros de fermentación cecal que realizan coprofagia. El primer grupo consiste en especies que pesan menos de 1 kg que producen heces con solo diferenciación nutricional y el segundo grupo incluye especies más grandes entre 0,1 kg y 100 kg que produce heces nutricionalmente y morfológicamente diferenciadas entre las cuales el carpincho es la de mayor tamaño (Hirakawa, 2002).

La mayor frecuencia de cecotrofia fue observada durante las estaciones de menor disponibilidad de forraje, al igual que Herrera (1985). Los mayores porcentajes de coberturas de materia vegetal verde, gramíneas y ciperáceas

Sitio Argentino de Producción Animal

junto con los menores valores de materia seca (en toda el área de estudio teniendo en cuenta las proporciones de los diferentes ambientes) se observaron en primavera-verano. Los altos y las interfases altas (ambiente con mayor proporción de uso y en algunas estaciones seleccionado para fines de pastoreo) presentaron los mayores valores de materia vegetal verde, y gramíneas y ciperáceas. Las variaciones de dichas variables en el alto fueron más pronunciadas que en el resto de los ambientes sobre todo en los porcentajes de cobertura de materia seca. En cuanto a la altura de gramíneas y ciperáceas, el alto y el bajo embalsado fueron los ambientes que presentaron los mayores valores pero dado que el bajo embalsado presentó bajos porcentajes de cobertura, para este ambiente, la altura no sería un buen estimador de la cantidad de forraje. Durante la primavera se observaron las mayores alturas en todos los ambientes con mínimos durante el otoño. En síntesis, existe una variación en la disponibilidad de forraje entre estaciones frías y cálidas sobre todo para los ambientes más usados para fines de alimentación.

La calidad de la dieta, a diferencia de lo esperado, fue mayor durante las estaciones de menor disponibilidad de recursos y mayor frecuencia de cecotrofia. Resulta importante destacar que en un experimento en ratas sometidas a dietas de diferente contenido proteico dio como resultado que el contenido de nitrógeno en las heces fue similar entre ratas controles y ratas que estaban imposibilitadas de realizar coprofagia en las diferentes calidades de dietas (Barnes et al., 1958). Este trabajo nos permitiría suponer que el aumento de proteína bruta durante las estaciones frías no se debería al consumo de cecótrofos y por lo tanto, el patrón de variación temporal del nitrógeno fecal está determinado por cambios en el contenido de N de las plantas ingeridas (Leslie y Starkey, 1987; Irwin et al., 1993; Hodgman et al., 1996; Kucera, 1997; Blanchard et al., 2003, Kamler et al., 2003; Kamler y Homolca, 2005; Arunvipas et al., 2008). La edad o estado de fenológico de la planta es tal vez el más importante y determinante de la calidad nutritiva del forraje (Mattson, 1980). Durante el crecimiento de la planta, después del desarrollo foliar inicial hay un rápido incremento de materia seca y un cambio continuo en los componentes orgánicos e inorgánicos. A medida que avanza el estado de madurez, la formación de los componentes estructurales (lignina, celulosa y hemicelulosa) ocurren con mayor velocidad que el incremento de los carbohidratos solubles; además, los componentes nitrogenados progresivamente constituyen una menor proporción de la materia seca (Pirela, 2005). Esto se debe tanto a la pérdida de hojas como al aumento progresivo de la lignina, uno de los componentes estructurales que forma parte esencial de la membrana celular, el cual dificulta la digestión y disminuye el valor nutritivo de los pastos. En cuanto al contenido proteico, las gramíneas tropicales presentan niveles relativamente altos en los estadios iniciales de crecimiento, para luego caer marcadamente hasta antes de la floración. Esta disminución continúa hasta la madurez, momento en que el N es traslocado de las hojas a los tejidos de reservas (base de tallos y raíces - Chapin, 1980; Aerts y Chapin, 2000). Al igual que la digestibilidad y el contenido proteico, el consumo también se ve afectado negativamente por la madurez; además, el desarrollo vegetal trae consigo cambios morfológicos que contribuyen a la disminución del valor nutritivo de los forrajes (Pirela, 2005). La misma tendencia temporal ha sido observada en el nitrógeno fecal (Van Soest, 1994). Por lo tanto, hay que tener en cuenta que una mayor disponibilidad de forraje no implica necesariamente una mayor calidad. Debido a que la calidad del forraje decrece con la edad (Miller et al., 1965; Mowat et al., 1965), los procesos interrelacionados de crecimiento y envejecimiento causan de una relación negativa

entre la cantidad y calidad del forraje en pastizales naturales (Drescher et al., 2006). Durante la estación de crecimiento y acumulación de biomasa (primavera-verano) la concentración de N de las plantas disminuye debido al un efecto de dilución (Jarrell y Beverly, 1981; Olson y Kurtz, 1982; Ellen, 1990) por el rápido aumento de biomasa, mientras que durante las estaciones frías el lento crecimiento y un estado fenológico inicial podría favorecer a un mayor contenido de nitrógeno en las plantas aumentando su calidad. Las quemas intencionales producidas por las actividades ganaderas llevadas a cabo en el área de estudio (di Francescantonio, 2009) permitirían una rápida brotación y por lo tanto, un aumento de proteína bruta y minerales (Goldfarb et al., 2006), aunque sólo temporalmente. Estudios realizados en pastizales de Corrientes (Goldfarb et al., 2006), indicaron que sitios con bajos disturbios antrópicos (específicamente referidos a quemas) eran deficientes para la nutrición animal y que la calidad de estos pastizales mejora, en términos de proteína bruta y contenidos de fósforo, cuando están en brotación estimulada por el fuego.

Por lo tanto, una posible hipótesis es que aumento de la calidad de la dieta durante las estaciones frías se deba a un pastoreo selectivo (Aldezabal et al., 1993) no sólo por determinadas plantas de mayor calidad nutricional sino por plantas que se encuentran en sus primeros estadios fenológicos. Esta hipótesis sería sustentada a la estrecha relación inversa que fue encontrada entre el nitrógeno fecal y la fibra detergente neutro (Moen, 1973; Watanabe y Takatsuki, 1993; Jianzhang et al., 1999) lo cual indicaría que durante este período estaría consumiendo una dieta más digerible que durante la primavera y el verano, momentos en que el estado fenológico de las plantas es avanzado. Por otro lado, cambios en la estrategia de forrajeo de la especie frente a las variaciones ambientales fue observada en varios estudios (Quintana et al., 1994; Barreto y Herrera, 1998; Borges y Colares, 2007). Estudios realizados en el Delta del Paraná (Quintana et al., 1994; 1998a; 1998b) durante el períodos de baja disponibilidad de forraje (Invierno) los carpinchos mostraron un comportamiento más selectivo que en el resto de las estaciones, probablemente seleccionando especies de mayor calidad nutricional (Hipótesis de beneficios nutricionales), esta estrategia permitiría un mayor contenido de nitrógeno en la dieta. Por el contrario, en la sabana venezolana (Barreto y Herrera, 1998) durante la época de lluvias, presentan un comportamiento selectivo mientras que en la estación seca, donde la calidad y la oferta de forraje son bajas muestran un comportamiento generalista incluyendo en su dieta un mayor número de especies. Estudios realizados en el Sur de Brasil, donde se presenta una estacionalidad hídrica y térmica (verano cálido y seco; invierno frío y húmedo), en épocas críticas (verano e invierno), cuando la calidad o la oferta disminuyen, los carpinchos mostraron un comportamiento oportunista, pasando a una dieta más selectiva cuando la oferta de alimento se incrementa (Borges y Colares, 2007).

El tiempo de pastoreo obtenido durante las estaciones frías (Figura 6.3) sería otro factor que podría estar favoreciendo un aumento del N fecal. En herbívoros domésticos se ha observado una relación entre el tiempo de pastoreo y el contenido de nitrógeno en las heces (Aldezabal et al., 1993). En todo caso, la digestibilidad del nitrógeno puede depender de contenido de taninos y fenoles vegetales (Mould y Robbins, 1981 Robbins et al., 1987a, 1987b) debido al efecto precipitador de proteínas de los taninos a través de la producción de complejos tanino-proteína no digerida (Sacconi et al., 2007) y de esta forma una mayor cantidad de nitrógeno pasa a las heces, elevando el nivel de nitrógeno fecal. De todos modos, el efecto de los taninos se reduce con el aumento de una

dieta mixta (Bozinovic et al., 1997; Sacconi et al., 2007). En el caso del presente estudio este efecto parece poco importante debido al bajo contenido de taninos de las monocotiledoneas (principales componente de la dieta del carpincho) frente a las dicotiledóneas y leguminosas (Estrada Álvarez, 2002).

Los resultados obtenidos en este trabajo en relación a la mayor calidad de la dieta observada durante el período de menor disponibilidad de recursos es contraria a lo observado en otras especies de cérvidos, camélidos y herbívoros domésticos (*Cervus elaphus* - Gates y Hudson, 1981; *Lama vicugna* - Menard, 1984; *Cervus elaphus roosevelti* y *Odocoileus hemionus columbianus* - Leslie y Starkey, 1985; 1987; ungulados domésticos Aldezabal et al., 1993; *Cervus nippon* Watanabe y Takatsuki, 1993; *Cervus elaphus* -Garin et al., 2001; *Vicugna vicugna* - Benitez, 2005 y Benitez et al., 2006).

Por otro lado, el efecto de la coprofagia bajo diferentes calidades de dietas fue ampliamente estudiado (Barnes et al., 1957,1958; Cranford y Johnson, 1989; Martino et al., 2007; Mendes et al., 2010; Sassi et al., 2010, entre otros) y en todos los casos observan que la frecuencia y/o los efectos de la coprofagia varía dependiendo de la calidad de la dieta, pero muy pocos trabajos evalúan el efecto de la abundancia de alimento. Nuestros resultados indican la coprofagia constituiría una respuesta conductual cuando el alimento, a pesar de ser de alta calidad, se presenta en baja disponible. Estos resutados concuerdan con los obtenidos con Williams y Senior (1985), quienes realizaron un experimento en ratas el cual indicó que la privación de la coprofagia no tuvo ningún efecto sobre la digestibilidad aparente de materia seca, materia orgánica, la energía o proteína cuando las ratas fueron alimentadas *ad libitum*. Sin embargo, cuando las ratas habían perdido 20% o más de su peso corporal por la alimentación restringida, la digestibilidad de los componentes medidos de los alimentos ofrecidos en cantidades restringidas aumentó considerablemente, y dicho efecto fue nulo cuando se impidió la coprofagia.

En síntesis, las variaciones estacionales en la frecuencia de cecotrofia y en la disponibilidad de forraje indicarían que dicho comportamiento, al igual que ocurre en el resto de las especies que realizan cecotrofia (Cranford y Johnson, 1989), constituiría una respuesta conductual frente a las variaciones en la disponibilidad de alimento, como un medio para recircular y maximizar el aprovechamiento de nutrientes. Sin embargo, a diferencia de lo que indican trabajos previos (Herrera, 1985; Borges et al., 1996), no podemos afirmar que esta conducta sea en respuesta a la baja calidad de forraje, dado que el estimador calidad de la dieta (nitrógeno fecal llevado a valores de proteína bruta) fue mayor durante este período. El nitrógeno no parecería ser limitante sino la escases de forraje, probablemente el contenido de energía calórica sea un factor más limitante en dichas estaciones (Corriale et al., en prensa).

Las hipótesis que surgen de estos resultados es que el carpincho varía su estrategia de forrajeo frente a las variaciones ambientales a diferentes escalas espaciales y temporales. A escala de microhábitat, su estrategia varía en relación a qué ambientes utiliza dentro de su área de acción, actuando como minimizador del tiempo o maximizador de energía conforme a la disponibilidad de recursos. A escala de microparches, su estrategia varía actuando de manera selectiva tanto por especies de mayor calidad nutricional o por plantas de un estado fenológico inicial en estaciones de menor disponibilidad de recursos y de manera más generalista durante las estaciones mayor disponibilidad de forraje.

La plasticidad de la especie a afrontar variaciones temporales permite mantenerse en un mismo lugar a pesar de que la disponibilidad de alimento varíe notablemente de una época a otra del año y habitar ambientes radicalmente

Sitio Argentino de Producción Animal

opuestos. Los cambios comportamentales como la cecotrofia y el uso diferencial de ambientes ayudan a un mayor aprovechamiento de la ingesta y a reducir el impacto de la variación de la disponibilidad de la dieta, con un mayor aprovechamiento de dicha ingesta (Herrera, 1985; Borges et al., 1996) y una disminución de los riesgos de depredación o de hipertermia.

.

Capítulo 7

Integración de los resultados y discusión general

En este Capítulo se presenta una integración e discusión general de los resultados obtenidos en los capítulos anteriores. En primer lugar, se integran los resultados sobre el uso de hábitat a diferentes escalas espaciales. Esta integración permite una mejor comprensión de los procesos ecológicos que determinan los patrones observados (Kotliar y Wiens, 1990; Orians y Wittenberger, 1991; Wiens et al., 1993; Bissonette, 1997). Posteriormente se destaca la importancia de los estudios a múltiples escalas jerárquicas y se analiza la relevancia de los resultados y sus implicancias.

Integración de los resultados obtenidos a diferentes escalas espaciales

El bajo grado de selección de los carpinchos por cuerpos de agua de diferentes características encontrada en este trabajo (Capítulo 3) ayuda a comprender la gran diversidad de hábitats de la especie a lo largo de su área de distribución (Ojasti, 1973; Macdonald 1981; Jorgenson 1986; Soini y Soini, 1992; Quintana y Rabinovich, 1993). La tendencia observada de una mayor densidad de grupos sociales en el estero estaría relacionada a una mayor estabilidad, mayor oferta de refugio y disponibilidad de agua durante todo el año. La importancia de las zonas de refugio en el interior de los cuerpos de agua fue observada también en la selección de las diferentes lagunas (Capítulo 3).

Los carpinchos no solo utilizaron todos los cuerpos de agua relativamente permanentes del área de estudio (bañados, esteros y lagunas) para el asentamiento de los grupos sociales sino que además utilizaron todos los ambientes presentes para satisfacer sus requerimientos. La estructura de la porción del paisaje ocupada por las áreas de acción del carpincho, no fue similar a la estructura del paisaje que lo rodea, incluyendo de elementos del paisaje en mayor proporción que la representada en el área de estudio (escala de macrohábitat, Capítulo 4) y el uso de los distintos elementos dentro del área de acción no fue en igual proporción a lo disponible (escala de microhábitat, Capítulo 5). La interfase o ecotono tierra-agua, el ambiente más intensamente usado tanto a escala de macro como micro hábitat (Capítulos 4 y 5), constituiría el centro de actividad de los grupos sociales, a partir del cual se desplazan hacia otros ambientes en función de sus requerimientos o factores externos tales como temperatura o riesgo de depredación. A pesar de que el alto es el ambiente menos seleccionado por el carpincho tanto a macro como microhábitat fue usado en mayor proporción que el resto de los ambientes. Esto nos recuerda que la selección no nos da indicios de cuánto es usado sino de la intensidad relativa a su disponibilidad y que el ambiente con mayor proporción de uso puede ser el evitado o usado con menor intensidad respecto de su disponibilidad. Como indica Mysterud e Ims (1998) en la interpretación de los resultados debemos considerar si los ambientes seleccionados son escasos o poco abundantes y si el ambiente evitado es un ambiente abundante o muy común ya que el uso

Sitio Argentino de Producción Animal

de los hábitats refleja la calidad y abundancia de los recursos dentro de ellos (Boyce y McDonald, 1999). En este trabajo, el alto constituye una alta proporción del área de estudio y si bien fue usado en menor proporción a su disponibilidad, tanto a escala de macrohábitat como de microhábitat presenta un alto porcentaje de uso lo cual resalta la importancia de dicho ambiente para la especie.

En la interfase, el carpincho realiza diversas actividades como descanso, pastoreo o termorregulación (en la interfase baja); los bajos embalsados serían usados como zonas secas y protegidas para el parto, como refugio de depredadores y como resguardo ante la intensa radiación solar por la presencia de vegetación alta como el sarandí (*Cephalantus grabatus*); los bajos sin embalsados son usados generalmente para desplazarse, termorregular y como refugio; las lagunas temporarias para termorregulación, apareamiento y para recreación (en el caso de las crías) sobre todo cuando las mismas contienen agua (primavera-verano). Por último las zonas altas son destinadas para actividades de pastoreo y descanso durante las estaciones más frías. La utilización de diferentes ambientes para sus diferentes requerimientos puede constituir un requisito indispensable para el mantenimiento de la viabilidad poblacional (Turner y Bratton, 1987). Este hecho resulta común en muchas especies animales, donde el elemento del paisaje más protegido es utilizado para descanso y abrigo de crías mientras que el más productivo es dedicado a forrajeo (Le Resche et al., 1974; Lhéritier, 1975; Turner y Bratton, 1987). Así, el uso por parte de la fauna de varios ambientes (o elementos) puede considerarse como un principio general en la ecología del paisaje (Forman y Godron, 1986). Esto implica que el número y tipo de elementos de un paisaje puede jugar un papel preponderante en el patrón de utilización del hábitat de una especie y en su aptitud (Quintana, 1999).

La dinámica espacial del carpincho varía tanto en las distintas escalas como estacionalmente al igual que lo observado en otras poblaciones de carpinchos por Maldonado-Chaparro y Sánchez Palomino (2010). A escala de macrohábitat, por otro lado, existe una estrecha asociación entre el uso y la selección con las características físicas y de vegetación del ambiente, incluso, entre los tamaños del área de acción y los estimadores de disponibilidad de forraje. A escala de microhábitat esta relación, a diferencia de lo esperado, disminuye notoriamente, ni siquiera mostrando una alta asociación con las variables de vegetación en la selección de ambientes para fines de pastoreo (Capítulo 6). A esta escala, la temperatura ambiente parecería desempeñar un rol trascendental en el uso del hábitat así como en el comportamiento y la actividad de los carpinchos tanto a una escala temporal diaria como estacional. Durante las estaciones cálidas los carpinchos presentaron una menor actividad durante las horas de mayor temperatura y un mayor uso de los ambientes acuáticos; mientras en las estaciones más frías, se observó una mayor actividad durante los horarios de mayor temperatura y un mayor uso del alto. En las horas de mayor temperatura del día existiría además a una mayor tendencia a las actividades en el agua (Capítulo 5) y al descanso sobre todo, en las estaciones cálidas donde las temperaturas pueden ser muy altas y la radiación solar muy intensa. Consecuentemente, los patrones de uso del espacio observados y la actividad de los carpinchos surgen de compromisos impuesto por las restricciones externas o factores estocásticos que impone el ambiente que no operan a escalas mayores, en las que además de las características microclimáticas (Morrison et al. 1992) juegan la calidad y cantidad de alimento (Illius y Gordon, 1993; Caughley y Sinclair, 1994), la distribución espacial del alimento en relación al riesgo de depredación y a la competencia intra e interespecífica (Wiens, 1989;

Sitio Argentino de Producción Animal

Lima y Dill, 1990; Sutherland, 1996). Diferentes estrategias de uso de ambientes para fines de alimentación parecerían llevarse a cabo ante diferentes escenarios, actuando como maximizadores de energía (Hixon, 1982; Contreras y Bozinovic; 1997) cuando la oferta de alimento es alta, utilizando espacios abiertos con mayor riesgo de hipertermia y mayor riesgo de depredación o como minimizadores del tiempo en épocas con relativamente menor disponibilidad de forraje, priorizando minimizar la búsqueda e ingesta de alimento en sitios abiertos. En síntesis diferentes factores estarían operando en las diferentes escalas de análisis.

Estacionalmente se observó que en ambas escalas hubo una disminución del uso de las zonas altas durante las estaciones cálidas, si bien a escala de macrohábitat se observa un patrón similar en la selección de los ambientes a lo largo de las estaciones, presenta menores valores del índice de selección de Jacobs, menor probabilidad de uso (índice de Manly) y significativa disminución del área de acción, en tanto que a escala de microhábitat durante este período los altos son usados con menor intensidad. El uso restringido del alto durante las estaciones cálidas concuerda con la hipótesis "predation-sensitive food" la cual constituye una síntesis de los modelos tradicionales de predicción de uso del hábitat sobre la base de la evasión de los depredadores o la disponibilidad de recursos. Esta hipótesis sugiere que cuando el alimento es más escaso, los animales de presa están dispuestos a tomar mayores riesgos en el forrajeo, tal vez usando hábitats que normalmente evitarían (Sinclair y Arcese 1995, Sweitzer 1996).

Una crítica común de los estudios de uso *vs.* disponibilidad es justamente la determinación de dicha disponibilidad y si los hábitats que son considerados disponibles por los investigadores, lo son para para el animal en estudio (White y Garrot, 1990). Es imposible para los investigadores cuantificar una medida absoluta de hábitat disponible y queda en el investigador tener en cuenta esta limitación. Sin embargo, la medición de los hábitats disponibles en este trabajo a escala de macrohábitat (Capítulo 4) se vio favorecida por la naturaleza del área de estudio y asumir a la lomada arenosa como toda el área disponible resulta una aproximación razonable. Pero no hay que dejar de tener en cuenta que la competencia interespecífica, la territorialidad, y el riesgo de depredación pueden impedir el uso de hábitats específicos o porciones del mismo (Sinclair y Arcese 1995, Sweitzer 1996).

Importancia del enfoque a múltiples escalas jerárquicas

Nuestros resultados confirman la necesidad de adoptar un enfoque a múltiples escalas en estudios de selección del hábitat debido a las discrepancias entre escalas (Schaefer y Messier, 1995; Chamberlain et al., 2002; McLoughlin et al., 2002; Morin et al., 2005). Durante el período de estudio las lagunas temporarias y los bajos mostraron diferencias entre escala. Las lagunas temporarias fueron seleccionadas a escala de macrohábitat mientras que a escala de microhábitat fueron usadas en menor proporción a su disponibilidad. Los bajos por su parte, fueron usados conforme a su disponibilidad a escala de macrohábitat mientras que a escalas menores fueron usados intensamente. Estas discrepancias se acentuaron entre estaciones, lo que muestra que conclusiones a una determinada escala y en un determinado momento puede no ser aplicables al resto de las escalas (Wiens, 1989). Rettie y McLoughlin (1999) propone que las decisiones a gran escala deben revelar las características ambientales que son más importantes para el *fitness* que las decisiones a escalas más finas. En nuestra población de carpinchos el uso desproporcional de los ambientes presentes

Sitio Argentino de Producción Animal

surgen de las escalas de macro y microhábitat, en ambos casos se destaca la selección de ambientes de interfases y el uso en menor proporción de las zonas altas (contemplando el período de estudio). La ausencia de selección en la escala de paisaje podría significar que 1) los carpinchos no se enfrentan con factores limitantes a esa escala y la estructura del paisaje y la calidad de los ambientes presentes permiten satisfacer su requerimientos, 2) que la selección se produjo en una escala aún más gruesa, 3) que las densidades son tan altas que grupos sociales subordinados son forzados a usar hábitats sub-óptimos. Teniendo en cuenta que estudios de aptitud de hábitat potencial para el carpincho realizados en nuestro país (Adámoli et al., 1988; Álvarez, 2002) y en especial para la provincia de Corrientes (Schivo, 2009) indican que los Esteros del Iberá constituyen un hábitat potencialmente óptimo; que en los Esteros del Iberá se encuentran las poblaciones más numerosas de carpinchos del país (Bolkovic, et al., 2006; Quintana y Rabinovich, 1993); y que las densidades observadas en el área de estudio son elevadas (Capítulo 4) respecto a otras poblaciones (Alho et al., 1987; Herrera y Macdonald, 1989; Salas 1999; Campos Krauer, 2009 Herrera et al, 2011) bien podría pensarse que la ausencia de selección a escala de paisaje se debe a una combinación de los factores anteriormente mencionados. En áreas relativamente prístinas como ésta, la alta calidad del hábitat puede no ser un recurso limitante y el paisaje puede ser homogéneo en términos de la satisfacción de los requerimientos de la especie residente. Bajo esas condiciones la selección del hábitat puede no ser detectable (Dasgupta y Alldredge, 2002; Alldredge y Griswold, 2006).

Relevancia de los resultados e implicancias

El presente trabajo genera información ecológica básica de una de los recursos de fauna silvestre más importantes del país (Bolkovic et al., 2006), lo que constituye uno de los requisitos primordiales cuando la probabilidad de persistencia en el tiempo de las poblaciones se pueden ver amenazadas por factores antrópicos como la caza, la modificación del ambiente o cuando se intenta implementar un plan de manejo sustentable para la especie. El conocimiento de la distribución espacial y temporal de los carpinchos a lo largo del año es esencial para las gestiones de manejo y conservación efectiva de las poblaciones. Actualmente, este roedor es catalogado como "especie potencialmente vulnerable" y aunque no esté citado en los apéndices I o II ce CITES, su intensa explotación en los últimos 20 años hace suponer que se encuentra en procesos de regresión numérica (Álvarez, 2002). A su vez, las grandes trasnformaciónes de ambiente que está sufriendo la Ecorregión del Iberá afectan las poblaciones de animales silvestres entre ellas la del carpincho y la selección de hábitat puede ser alterada por la modificación y destrucción del hábitat (Arthur et al., 1996; Schaefer y Mahoney, 2007). Actividades que produzcan variaciones en el nivel del agua como construcción de diques o el establecimiento de arroceras que producen aumentos del nivel hidrométrico de las tierras ubicadas hacia el noreste y descenso del nivel hacia el otro lado afectarían las poblaciones de carpinchos.

Aumento en el nivel del agua y su permanencia estacional en aguas altas, alteraría el régimen de fuego, por el mayor encharcamiento permanente del suelo y por la menor cantidad de materia seca (combustible) para la quema natural o artificial. Esto favorecería la presencia de especies rústicas, de alto potencial biótico, que terminan ocupando en forma excluyente la vegetación de los esteros. Tal es el caso de *Claudium jamaicense* ("rosa colorada") que forma cortaderales casi deshabitados (Neiff, 2004). Estos cambios son especialmente perniciosos para los carpinchos dado que pueden resultar

Sitio Argentino de Producción Animal

muy afectados y hasta segregados poblacionalmente de sus territorios por modificaciones adversas de las pasturas y de sus áreas de refugio (Neiff, 2004). Las zonas altas representan la mayor proporción dentro del área de acción de los carpinchos (Capítulo 4) y no solo son utilizados como sitio secos para descanso sino que es el ambiente más usado a fines de pastoreo (Capítulo 6) y presentan además los mayores porcentajes de gramíneas. Con lo cual, un aumento en el nivel del agua y su permanencia reduciría notablemente la disponibilidad de este ambiente y por lo tanto los principales recursos forrajeros para la especie disminuyendo la calidad del hábitat. Así mismo, este aumento en el nivel hidrométrico produciría un aumento del área ocupada por bañados y esteros, homogenizando el paisaje y disminuyendo las áreas de interfase entre los ambientes acuáticos y terrestres intensamente usados por la especie (Capítulo 4 y 5). Esto resultaría en una retracción total del número poblacional (Neiff, 2004).

Por otro lado, descensos en el nivel hidrométrico produciría modificaciones adversas en la distribución actual de los paisajes que lo integran, con efectos negativos sobre la estabilidad de los elementos y procesos que hoy conocemos. Los esteros serían fuertemente afectados por la menor permanencia del agua en el suelo, determinando un fuerte estrés para la vegetación (Neiff, 2004). La frecuencia e intensidad del fuego, en el período inmediato posterior al descenso, sería mayor con influencia negativa sobre la vegetación actual. Como consecuencia, se produciría un drástico reordenamiento de los patrones de paisaje con una disminución de los cuerpos de agua y con tendencia al predominio de cuerpos de agua temporarios en lugar de permanentes. Teniendo en cuenta la influencia de las zonas internas de los cuerpos de agua en el uso y la selección tanto a escala de paisaje (Capítulo 3) como a escala de macrohábitat (Capítulo 4) el escenario para la especie sería menos favorable ya que la reducción de los cuerpos de agua permanentes haría concentrar sus poblaciones en un espacio menor que el actual, en un hábitat que no estarían adaptados a esta nueva situación de carga (densidad). Esto conduciría cambios en la estructura poblacional de la especie probablemente con un aumento de los tamaños de grupo como consecuencia del aumento de la densidad ecológica (Capítulo 3). Por otra parte, la disminución del nivel del agua permitiría una mayor acceso a cazadores furtivos y la población sería más vulnerable a la cacería, lo que contribuiría a producir una fuerte retracción numérica y segregación territorial de muchas de ellas (Neiff, 2004). Sobre la base de lo anteriormente mencionado, identificar los factores que influencian la selección del hábitat a múltiples escalas resulta de considerable importancia para a fin de prever la vulnerabilidad de las poblaciones, que no solo porque sufre modificaciones del hábitat por las actividades antrópicas sino que están sometidas a presión de caza.

La mayoría de los estudios de selección de hábitat son a menudo llevados a cabo en paisajes degradados o altamente fragmentados por las actividades humanas (ej. Hodara, 1998; Busch et al., 2000; Hodara et al., 2000; Busch et al., 2001; Kusak et al., 2005; Pépin Angibault, 2007; Buenestado et al., 2008; Desbiez et al., 2009; Hodara y Busch, 2010; entre otros). Este trabajo brinda información ecológica del carpincho en ambientes poco disturbados dentro de un área categorizada con una aptitud de hábitat potencialmente óptima (Adámoli et al., 1988 y Álvarez, 2002) e ilustra la plasticidad ecológica de la especie de colonizar diferentes ambientes acuáticos (Ojasti, 1973; Quintana y Rabinovich, 1993), que sumada a la baja presencia de depredadores (zorrito de monte, yacaré y jotes que afectan principalmente a las crías) y su alta eficiencia reproductiva (González Jimenez, 1995; Cueto, 1999; Alvarez y Kravets, 2002)

Sitio Argentino de Producción Animal

junto con la heterogeneidad (Capítulo 3) y disponibilidad de forraje (Capítulo 2) durante todo el año ciertamente contribuye al éxito y a las altas densidades de esta especie en el área de estudio.

Conclusiones finales

- ✓ Se observó un patrón diferencial en las distintas escalas espaciales lo que confirma la necesidad de adoptar un enfoque a múltiples escalas.
- ✓ La escala de paisaje presentó un bajo grado de selección probablemente asociado a la buena aptitud de hábitat del área de estudio y la gran plasticidad de la especie de colonizar diferentes ambientes acuáticos.
- ✓ Escalas mayores (paisaje y macrohábitat) presentaron una elevada asociación con las características ambientales mientras que a escalas menores (microhábitat y comportamiento de alimentación) fueron menos importantes.
- ✓ El hábitat utilizado por el carpincho está dado un mosaico de ambientes que permiten cubrir sus requerimientos ecológicos.
- ✓ La interfase constituiría el centro de actividad de los grupos sociales, a partir del cual se desplazan hacia otros ambientes en función de sus requerimientos o factores externos tales como temperatura o riesgo de depredación.
- ✓ Los cambios comportamentales como la cecotrofia y el uso diferencial de ambientes ayudan a un mayor aprovechamiento de la ingesta, a reducir el impacto de la variación de la disponibilidad de forraje, y una disminución de los riesgos de depredación o de hipertermia.

Referencias

A.O.A.C. 1980. Association of Official Agricultural Chemists. Official Methods of Analysis. Washington, D.C.

ADÁMOLI, J., E. SENNHAUSER, E. ASTRADA y J.L. AGRÁZ.1988. Propuesta para la delimitación del área geográfica potencial de los carpinchos en la Argentina. Informe Exp. 1325. Consejo Federal de Inversiones. 133p.

AEBISCHER, N.J., P.A. ROBERTSON y R.E.KENWARD. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. Ecology 74: 1313–1325.

AERTS, R. & F. S. CHAPIN III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research 30: 1-67.

ALDANA-DOMINGUEZ, J., J. FORERO y J. BETANCUR. 2002. Dinámica y estructura de la población de chigüiros (*Hydrochaeris hydrochaeris*: Rodentia, Hydrochaeridae) de Caño Limón, Arauca, Colombia. Caldasia 24:445-458.

ALDANA-DOMÍNGUEZ, J., M.I. VIEIRA-MUÑOZ y D.C. ÁNGEL-ESCOBAR. (eds.) 2007 Estudios sobre la ecología del chigüiro (*Hydrochoerus hydrochaeris*), enfocados a su manejo y uso sostenible en Colombia. Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia,. 188 p

ALDEZABAL, A., I. GARIN y R. GARCÍA-GONZÁLEZ. 1993. Concentración de nitrógeno fecal en ungulados estivantes en los pastos supraforestales del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. Pastos 23(1): 101-114.

ALHO, C. J. R.; CAMPOS, Z. M. S. y GONÇALVES, H. C. 1987a. Ecologia de capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal: - I Habitats, densidades e tamanho de grupo. Revista Brasileira de Biologia 47: (1-2), 87-97.

ALHO, C. J. R.; Z. M. S.CAMPOS y H. C. GONÇALVES. 1987b. Ecologia de capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal: - II Atividade, sazonalidade, uso do espaço e manejo. Revista Brasileira de Biologia 47(1-2): 99-110.

ALHO, C., Z. CAMPOS y H. GONÇALVES. 1989. Ecology, social behavior and management of the capybara (*Hydrochoeris hydrochaeris*) in the Pantanal of Brasil. En: Redford KH y JF Eisenberg, (eds.) Advances in Neotropical Mammalogy. Pp. 163-194.

ALHO, C.J.R. y N.L. RONDON. 1987. Habitats, population densities, and social structure of capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*, Rodentia) in the Pantanal, Brazil. Revista. Brasileira de Zoologia 4(2): 139-149.

ALHO, R y J. CLEBER. 1986. Criaçao e manejo de capivaras em pequenas propiedades rurais. EMBRAPA. Brasilia, D.F., Brasil.

Alldredge, J. R. y J. Griswold, 2006. Design and analysis of resource selection studies for categorical resource variables. Journal of Wildlife Management 70: 337–346.

ALLDREDGE, J. R., D. L. THOMAS y L. L. MCDONALD. 1998. Survey and comparison of methods for study of resource selection. Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics. 3:237–253.

ALVAREZ, M. R. 2002. Manejo sustentable del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*, Linnaeus 1766) en Argentina: un aporte al conocimiento de la biología de la especie desde la cría en cautiverio Tesis de doctorado. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. 139 p.

ALVAREZ, M.R. y F.O. KRAVETZ. 2002. La cría de carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en cautiverio dentro el proceso de diversificación agropecuaria. Nowet 1 (1): 44-49

ANDERSON, S. y K.F. KOOPMAN. 1981. Does interspecific competition limit the sizes

of ranges of species?American Museum Novitates 2716: 1-10.

ARBO, M.M. y S.G.TRESSENS (eds.). 2002. Flora del Iberá. Eudene, Corrientes, Argentina. 613 p.

ARTHUR, S. M., B. F. J. MANLY, L. L. MCDONALD y G. W. GARNER. 1996. Assessing habitat selecting when availability changes. Ecology 77: 215–227.

ARUNVIPAS, P., J. A. VANLEEUWEN, I. R. DOHOO, G. P. KEEFE, S. A. BURTON y K. D. LISSEMORE. 2008. Relationships among milk urea-nitrogen, dietary parameters, and fecal nitrogen in commercial dairy herds. The Canadian Journal of Veterinary Research 72:449–453.

ASADA M. y K. OCHIAI. 1999: Nitrogen content in feces and the diet of Sika deer on the Bose Peninsula, central Japan. Ecological Research. 14: 249–253.

ASSAF, A., O. CRUZ MARCANO, A. AGUERO HERRERA y J. GONZÁLEZ-JIMÉNEZ. 1976a. Estudio de la utilización industrial de la carne de chigüire – Fase I. Informe anual del CIEPE. San Felipe. 74 p.

ASSAF, A., O. CRUZ MARCANO, A. AGUERO HERRERA y J. GONZÁLEZ-JIMÉNEZ. 1976b. Estudio sobre la capacidad de retencion de agua y poder de emulsificacion de carne de chigüire con relacion a la de res, cerdo y pollo. In: II Seminário sobre Chiguires (*Hydrochoerus hydrochaeris*) y las Babas (*Caiman crocodilus*), Maracay, 3 pp.

ASSAF, A.y O. CRUZ. 1976. Estudios sobre la industrialización de la carne de chigüire Informe del CIEPE (1ª fase) al CONICIT. Divisão de Alimentos Animales. 42p.

AZCARATE, T. 1980. Sociobióloga y manejo del capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Donana Acta Vertebrata 7:1-228.

BACIGALUPE, L.D., E.L. REZENDE, G.J. KENAGY y F. BOZINOVIC. 2003. Variability in activity and space use by degus: a tradeoff between thermal conditions and food availability? Journal of Mammalogy 84: 311–318.

BALDIZÁN, A., R.M DIXON y R. PARRA. 1983. Digestion in the *capybara (Hydrochoerus hydrochaeris*). South Africa Journal of Animal Science 13:27-28.

BARKO V. A., G. A. FELDHAMER, M. C. NICHOLSON y D. K. DAVIE. 2003 Urban habitat: a determinant of whitefooted mouse (*Peromyscus leucopus*) abundance in southern Illinois. Southeastern Naturalist 2(3):369-376

BARKO, V.A. 2000. Landscape ecology of small mammals with special reference to the cotton mouse (*Peromyscus gossypinus*). Ph.D. Dissertation, Southern Illinois University. Carbondale, IL. 114 pp.

BARNES, R. H., G. FIALA, B. MCGEHEE AND A. BROWN 1957 Prevention of coprophagy in the rat. Journal of Nutrition, 63: 489-498

BARNES, R. H., G. FIALA, B. MCGEHEE y A. BROWN. 1958 Effects of the prevention of coprophagy in the rat III. Digestibility of protein and fat. Journal of Nutrition 63: 251-258.

BARRETO, G. R., y E. A. HERRERA. 1998. Foraging patterns of capybaras in a seasonally flooded savanna of Venezuela. Journal of Tropical Ecology. 14:87-98.

BARRETT, G. W. y J. D. PELES. 1999. Landscape ecology of small mammals. Springer- Verlag, New York, New York. 347 p.

BENÍTEZ V, M. BORGNIA, M.H, CASSINI. 2006. Ecología nutricional de la vicuña (*Vicugna vicugna*): un caso de estudio en la Reserva Laguna Blanca, Catamarca. En: Vilá B (ed) Investigación, conservación y manejo de vicuña, Proyecto MACS. Universidad de Luján, Buenos Aires, Argentina Pp. 51-67

BENITEZ V. 2005. Calidad de la dieta de la vicuña en la Reserva Laguna Blanca, Catamarca. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Luján, Luján, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

BENITEZ V. 2005. Calidad de la vicuña (*Vicugna vicugna*) en la Reserva Laguna Blanca, Catamarca. Tesis de Licenciatura, UNLu, Luján, Buenos Aires.

BERGALLO, H. G. 1990. Fatores determinantes do tamanho da área de vida em mamíferos.Ciência e Cultura, 42(12): 1067-1072.

BERGER, J. 1991. Pregnancy incentives and predation constraints in habitat shifts: experimental and feld evidence for wild bighorn sheep. Animal Behaviour 41: 66-77.

BERSTEIN R.A. 1982. Foraging-Area Size and Food Density: Some Predictive Models. Theoretical Population Biology 22: 309-323.

BISSONETTE, J. A. 1997. Scale-sensitive ecological properties: historical context, current meaning. En: J. A. Bissonette, editor. Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale. Springer-Verlag, New York, USA. Pp 3-31.

BJÖRNHAG, G. 1989. Sufficient fermentation and rapid passage of digesta. A problem of adaptation in the hindgut. Acta Veterinaria Scandinavica, Supplementum, 86, 204–211.

BLANCHARD P., M. FESTA-BIANCHET , J.M. GAILLARD y J.T. JORGENSON. 2003: A test of long-term fecal nitrogen monitoring to evaluate nutritional status in bighorn sheep. Journal of Wildlife Management 67: 477–484.

BLEICH, V. C., R.T. BOWYER y J.W. WEHAUSEN. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? Wildlife Monographs. 134: 1-50.

BLOCK, W. M, y L. A. BRENNAN. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. En: D.M. Power (ed.). Current Ornithology. Volume 11. Plenum Press, New York. Pp. 35-91.

BOLGER, D.T., A.C. ALBERTS, R.M. SAUVAJOT, P. POTENZA, C. MCCALVIN, D. TRAN, S. MAZZONI, y M.E. SOULÉ. 1997. Response of rodents to habitat fragmentation in coastal southern California. Ecological Applications 7:552–563.

BOLKOVIC M.L., R.D. QUINTANA, D. RAMADORI, M. ELISETCH y J. RABINOVICH. 2006. Proyecto Carpincho. En: Bolkovic M.L. y D. Ramadori (eds). 2006. Manejo de fauna silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires. Pp 105-119.

BORGES LV y I.G. COLARES. 2007. Feeding habits of capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*, Linnaeus 1766), in the Ecological Reserve of Taim (ESEC-Taim) – South of Brazil. Brazilian Archives of biology and technology 50(3): 409–416.

BORGES, P.A., M.G. DOMÍNGUEZ BELLO y E.A. HERRERA. 1996. Digestive physiology of wild capybara. Journal of Comparative Physiology 166B: 55-60.

BORGNIA, M., ML GALANTE Y M.H. CASSINI. 2000. Diet of *Myocastor coypus* in agrosystems of the Argentinian Pampas. The journal of wildlife Management 64:354-361.

BOWERS, M.A., y S.F. MATTER. 1997. Landscape ecology of mammals: relationships between density and patch size. Journal of Mammalogy 78:999-1013.

BOWMAN, J., G. FORBES, y T. DILWORTH. 2001. Landscape context and small mammal abundance in a managed forest. Forest Ecology and Management 140:249-255.

Boyce, M.S., MAO, J.S., MERRILL, E.H., FORTIN, D., TURNER, M.G., FRYXELL, J., y TURCHIN, P. 2003. Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. Ecoscience, 10: 421-431.

BOYCE, M.S., y L.L. MCDONALD. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. Trends in Ecology and Evolution 14:268-272.

BOZINOVIC F y M CANALS. 2008. Fisiología ecológica de mamíferos: compromisos y restricciones en el uso de la energía. En: A. Muñoz-Pedreros y JL Yañez (Eds) Mamíferos de Chile, 2a edición. Ediciones CEA, Valdivia Chile. Pp. 267-287.

BOZINOVIC F y M ROSENMANN. 1989. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological consequences on distributional limits. Functional Ecology 3: 173-181.

BOZINOVIC F, FF NOVOA y P SABAT. 1997. Feeding and digesting fiber and tannins by an herbivorous rodent, *Octodon degus* (Rodentia: Caviomorpha). Comparative Biochemistry Physiology Part A 118: 625-630.

BOZINOVIC F, M ROSENMANN y C VELOSO. 1988. Termorregulación conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, construcción de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía. Revista Chilena de Historia Natural 61: 81-86.

BOZINOVIC, F. 2003. Fisiología ecológica y evolutiva. Ediciones Universidad Católica de Chile. 531p.

BRAUN, S. 1985. Home range and activity patterns of the giant kangaroo rat, *Dipodomys ingens*. Journal of Mammalogy 66: 1-12.

BRIGHT, P.W., P.A. MORRIS y N.J. WILES. 1996. Effects of weather and season on the summer activity of dormice *Muscardinus avellanarius*. Journal of Zoology 238: 521–530.

BROUGHTON, S.K. y C.R. DICKMAN. 1991. The effects of supplementary food on home range of the southern brown bandicoot, *Isodon obesulus* (Marsupialia: Peramelidae). Australian Journal of Ecology. 16: 71–78.

BROWN, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bull. 76:160-169.

BUENESTADO, F.J.; P. FERRERAS; M. DELIBES-MATEOS; F.S. TORTOSA; J.A. BLANCO-AGUIAR, y R. VILLAFUERTE. 2008. Habitat selection and home range size of red-legged partridges in Spain. Agriculture, Ecosystems and Environment 126(3-4):158-162.

BURGI, M. V. 2005. Radio de acción y uso de hábitat en hembras de guanaco (*lama guanicoe*) en el NE de Chubut. Tesis de Licenciada en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco - Facultad de Ciencias Naturales.

BURKART, A 1974. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte VI. Colección Científica INTA, Buenos Aires, 554 p.

BURKART, A 1979. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte V. Colección Científica INTA, Buenos Aires, 550 pp.

BURKART, A 1987. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo VI, Parte III. Colección Científica INTA. Buenos Aires, 763 pp

BURKART, A. 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte II. Colección Científica INTA. Tomo VI, II. Buenos Aires, 551 p.

BURT, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. Journal of Mammalogy 24:346–352.

BUSCH, M., M. MIÑO, J. DADÓN y K. HODARA. 2000. Habitat selection by *Calomys musculinus* (Muridae, Sigmodontinae) in crop areas of the pampean region, Argentina. Ecología Austral, 10: 15-26.

BUSCH, M., M. MIÑO, J. DADÓN y K. HODARA. 2001. Habitat selection by *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Muridae) in pampean agroecosystems at different spatial scales. Mammalia, 65: 29-48.

BUSH, G.L. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. Trends Ecol. Evol. 9:285–288.

BYERS, C.R., R.K. STEINHORST y P.R. KRAUSMAN. 1984. Clarification of technique for analysis of utilization-availability data. Wildlife Society Bulletin 9: 63-65.

CABRERA ÁL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed.) Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo 2. 2a edición. Acme. Buenos Aires. Argentina. Fascículo 1. pp. 1-85.

CAMPOS KRAUER, J.M. 2009. Landscape ecology of the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in the Chaco Region of Paraguay. PhD Thesis, Kansas State University. 117p.

CANALS M, M ROSENMANN y F BOZINOVIC. 1989. Energetics and geometry of huddling in small mammals. Journal of Theoretical Biology 141: 181-189.

CANZIANI, G., C. ROSSI, S. LOISELLE y R.M. FERRATI (eds). 2003 Los Esteros del Iberá, Informe del Proyecto "El manejo sustentable de los Recursos de Humedales en el MERCOSUR", Comisión Europea, Programa INCO-DEV, Proyecto ERB IC 18-CT98- 0262, Buenos Aires, Fundación Vida Silvestre Argentina - Interational Rivers Network, Buenos Aires, Argentina. 258 p.

CARNEVALI, R. (Ed.) 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes - Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Corrientes. 324 p.

CARNEVALI. R. 2003. El Iberá y su entorno fitogeográfico. 1º Ed. EUDENE. 112 p.

CARPENTER, F.L. y R.E. MACMILLEN. 1976. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. Science. 194: 639-642.

CARR, G. y D.W. MACDONALD. 1986. The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. Animal Behaviour 34: 1540-1549.

CAUGHLEY, G., y A.R.E. SINCLAIR. 1994. Wildlife Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 334p.

CHAMBERLAIN, M.J., L.M. CONNER, B.D. LEOPOLD. 2002. Seasonal habitat selection by raccoons (*Procyon lotor*) in intensively managed pine forests of central Mississippi. The American Midland Naturalist 147(1):102-108.

CHAPIN, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 233-260.

CHEEKE, P.R. 1987. Rabbit Feeding and Nutrition. Academic Press, Orland.

CLUTTON-BROCK, T.M. 1975. Feeding behaviour of red colobus and black and white colobus in East Africa. Folia Primatol. 23: 165-207.

COLWELL, R.K. 2005. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 7.5. Guía de usuario y aplicación disponibles en: http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS

COLWELL, R.K., C.X. MAO y J. CHANG. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. Ecology, 85: 2717-2727.

CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199:1302-1310.

CONSERVATION LAND TRUST. 2006. (Ed.) Los Esteros del Iberá: Importancia de su Conservación. Corrientes Argentina. 57p.

CORDERO G. y J. OJASTI. 1981. Comparison of capybara populations of open and forested habitats. Journal of Wildlife Management 45(1):267-271.

Cornwell W.K. y P.J. Grubb. 2003 Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. Oikos 100: 417-428.;

CORREA, J. y J.P. JORGENSON. 2009. Aspectos poblacionales del cacó (*Hydrochoerus hydrochaeris isthmius)* y amenazas para su conservación en el Nor Occidente de Colombia Mastozoología Neotropical 16(1): 27-38.

CORTÉS A., M. ROSENMANN y F. BOZINOVIC. 2000. Relación costo-beneficio en la termorregulación de *Chinchilla lanigera*. Revista Chilena de Historia Natural 73: 351-357.

COTTON, C.L. y K.L. PARKER. 2000. Winter activity patterns of northern flying squirrels in sub-boreal forests. Canadian Journal of Zoology 78: 1896-1901.

CRANFORD, J.A. y JOHNSON, E.O. 1989. Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pensylvanicus* and *Microtus pinetorum*). Journal of Mammalogy 70, 494–502.

CRESSWELL, W. J. y S. HARRIS. 1988. The effects of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment. Journal of Zoology, 216:187–194.

CROOK, J.H., 1964. The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). Behaviour suppl. 10: 1-178.

CRUPI, A.P. 2003. Foraging behavior and habitat use patterns of brown bears (Ursus arctos) in relation to human activity and salmon abundance on a Coastal Alaskan salmon stream. MSc. Thesis. Utah State University, Logan.

CUETO, G. R. 1999. Biología reproductiva y crecimiento del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en cautiverio: Una interpretación

de las estrategias poblacionales. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

CUETO, V.R. 2006. Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. Hornero 21 (1): 1-13

CUMMINGS, J.R., y S.H. VESSEY. 1994. Agricultural influences on movement patterns of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). American Midland Naturalist 132: 209-218.

DASGUPTA, N. y J. R. ALLDREDGE, 2002. A single step method for identifying individual resources. Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics 7: 208–221.

DAVIS, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behavior. En: Krebs, J.R. y Davies, N.B. (eds.) Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Blaclwell Scientific Publications, Oxford, Pp. 317- 350.

DAWSON, G. A. 1979. The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus*. Folia Primatologica 39: 253-284.

DESBIEZ, A.L.J., S.A. SANTOS y W.M. TOMAS. 2009. Habitat partitioning and biomass of four species of deer in the central region of the Brazilian Pantanal. IUCN Deer Specialist Group Newsl. 23: 8-16.

DI FRANCESCANTONIO, D. 2009. Caracterización espacio - temporal y efectos del fuego sobre las comunidades vegetales de un cordón arenoso en los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

DÍAZ, M. 1992. Rodent seed predation in cereal crop areas of Central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. Ecography, 15: 77-85

DIEHL, S.R. y G.L. BUSH. 1989. The role of habitat preference in adaptation and speciation. En: D. Otte and J. Endler (eds.) Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Pp. 345–365.

DIFFENDORFER, J.E., M.S. GAINES, y R.D. HOLT. 1999. Patterns and impacts of movements at different scales in small mammals. En: G. W. Barrett y J. D. Peles(eds.). Landscape ecology of small mammals Springer-Verlag, New York. Pp. 63–88.

DON, B. A. C. y K. RENNOLLS. 1983. A home range model incorporating biological attraction points. Journal of Animal Ecology. 52:69-81.

DOS SANTOS, C.R., H.O. FILHO, O. RUS BARBOSA, R. MACHADO CARDOZO, D. NUNES ARAÚJO, D.C. FORNARI, M. GUARAGNI y R. MORENO FREGADOLLI. 2005. Etologia de capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris* L. 1766) jovens semiconfinadas no Norte do Estado do Paraná. Acta Scientiarum. Animal Sciences. 271(1): 163-169.

DRESCHER, M., I.M.A. HEITKÖNIG, P.J. VAN DEN BRINK y H.H.T. PRINS. 2006. Effects of sward structure on herbivore foraging behaviour in a South African savanna: an investigation of the forage maturation hypothesis. Austral Ecology 31: 76–87.

EBENSPERGER L.A. y M.J. HURTADO. 2005. Seasonal changes in the time budget of degus, *Octodon degus*. Behaviour 142: 91-112.

EDWARDS, J. W., D. C. GUYNN JR, y M. R. LENNARTZ. 1989. Habitat use by southern fox squirrels in coastal South Carolina. Proc. Annu. Conf. Southeast. Fish and Wildlife Agencies 43: 337–345.

EEA INTA Mercedes Corrientes, 2010. Meteorología. Información meteorológica. http://www.inta.gov.ar/mercedes/info/met/meteor.htm

EKLINDE, S., J. HOOGENBOOM, J. AGRELL, J. NELSON y M. SANDALL. 1990 Density relate home range size and overlap in adults field voles (Microtus agrestis) in southern Sweden. Journal of Mammalogy 71 (4): 597-603.

ELLEN, J., 1990. Effects of nitrogen and plant density on growth, yield and chemical composition of two winter wheat cultivars. Journal of Agronomy and Crop Science 164: 174-183.

EMMONS, L.H. 1987. Ecological considerations on the farming of game animals: Capybaras yes, pacas no 1:54. Vida Silvestre Neotropical, 1(2): 54-55

EMMONS, L.H. 1997. Neotropical Rainforest Mammals: A field guide. 2da ed. The University of Chicago, Chicago, USA. 307p.

ENRIGHT, J.T. 1970. Ecological aspects of endogenous rhythmicity. Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 1: 221-238.

ERIKSSON, L., M. KALLQVIST, y T. MOSSING. 1981. Seasonal development of circadian and short-term activity in captive reindeer, *Rangifer tarandus* L. Oecologia 48:64–70.

ESCOBAR, A. y E. GÓNZALEZ-JIMÉNEZ. 1976. Estudio de la competencia alimenticia de los herbívoros mayores del Llano inundable con referencia especial al chigüiro (*Hydrochaerys hydrochaeris*). Agronomia Tropical 26: 215-227.

ESTRADA ÁLVAREZ J.(Ed.). 2002. Pastos y forrajes para el trópico colombiano. Universidad de Caldas, Manizales, Colombia. 509p

EWALD, P.W. y F.L. CARPENTER. 1978. Territorial responses to energy manipulations in the Anna Hummingbird. Oecologia 31: 277-292.

FAHRIG, L. y G. MERRIAM. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. Ecology 66: 1762-1768.

FANNING F.D. y T.J. DAWSON. 1980. Body temperature variability in the Australian water rat, Hydromys chrysogaster, in air and in water. Australian Journal of Zoology 28:229–23

FERNÁNDEZ, N. 2005. Spatial patterns in European rabbit abundance after a population collapse. Landscape Ecology 20: 897–910.

FERRAZ, K.M.P.M.B., A.T. PETERSON, R. SCACHETTI-PEREIRA, C. VETTORAZZI y L.M. VERDADE. 2009. Distribution of capybaras in an agroecosystem, Southeastern Brazil, base don ecological niche modeling. Journal of Mammalogy 90(1): 189-194.

FERRAZ, K.M.P.M.B., M.A. LECHEVALIER, H.T.Z. COUTO y L.M. VERDADE. 2003. Damage caused by capybaras on a corn field. Scientia Agricola 60: 191–194

FERRAZ, K.M.P.M.B., S.F.B. FERRAZ, J.R. MOREIRA, H.T.Z. COUTO y L.M. VERDADE. 2007. Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) distribution in agroecosystems: a cross-scale habitat analysis. Journal of Biogeography 34: 223–230.

FESTA-BIANCHET, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts of forage quality forage quantity, and predator avoidance. Oecologia 75: 580-586.

FONTAN, R. 2003. Manejo y conservación de la biodiversidad en los humedales de los Esteros del Iberá. Módulo Hidrología. Asociación Civil ECOS GEF-PNUD Proy.ARG/02/G35 http://www.ecosibera.org/informes/fontan/index.htm.

FORERO-MONTAÑA J., J. BETANCUR y J. CAVELIER. 2003. Dieta del capibara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochaeridae) en Caño Limón, Arauca, Colombia. Revista de Biología Tropical 51(2): 579-590.

FORMAN, R.T.T. 1995.Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge University Press, Cambridge. 632 p.

FORMAN, R.T.T. y M. GODRON. 1986. Landscape Ecology. John Wiley, New York. 619 p.

FRANKLIN, A.B., B.R. NOON y T.L. GEORGE. 2002. What is habitat fragmentation? Studies in Avian Biology 25: 20-29.

FRANKLIN, J. y R. FORMAN. 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. Landscape Ecology 1(1): 5-18.

FREEMARK, K.E. y H.G. MERRIAM. 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. Biological Conservation 36:115-141.

FRETWELL, S.D. y H.L. LUCAS, JR. 1970. On territorial behavior and other factors in influencing habitat distribution in birds. Acta Biotheorical 19: 16-36.

FROST, S.K. y P.G.H. FROST. 1980. Territoriality and changes in resource use by

Sunbirds at *Leonotis leonurus* (Labiatae). Oecologia 45: 109-116.

FUERBRINGER J. 1974. El chigüiro, su cría y explotación racional. Formas de Orientación Agropecuaria. Manual No. 99. Santa Fé de Bogotá, Colombia. p. 30-46.

FUNDACIÓN ECOS CORRIENTES. 2004. Proyecto GEF/PNUD ARG02/G35. Manejo y Conservación de los Esteros del Iberá. www.ecosibera.org.

GABRIEL, K. 1971. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. Biometrika 58(3): 453–467.

GÁLVEZ, J.A., A. CÓZAR y C.M. GARCÍA. 2003. Limnología de las lagunas Iberá y Galarza. En: Canziani, G., C. Rossi, S. Loiselle y R. Ferrati (eds). Los Esteros del Iberá, Informe del Proyecto El manejo Sustentable de Humedales del Mercosur, Buenos Aires, Fundundación Vida Silvestre Argentina. Pp. 117-142.

GARIN I., A. ALDEZABAL, R. GARCÍA–GONZÁLEZ y J. R. AIHARTZA. 2001. Composición y calidad de la dieta del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en el norte de la península ibérica Animal Biodiversity and Conservation 24(1): 53-63.

GARRIDO J.L., AMAYA J.N. y Z KOVACS. 1980. Territorialidad, comportamiento individual y actividad diaria de una población de guanacos en la Reserva Faunística Provincial de Cabo Dos Bahías. Centro Nacional Patagónico. Contibución 42: 1-12

GARSHELIS, D.L. 2000. Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection, and importance. In: Boitani, L. y Fuller, T.K. (Eds.) Research techniques in animal ecology, controversies and consequences. Columbia University Press, New York. Pp.111-164.

GATES, C.C.y R.J. HUDSON. 1981. Weight dynamics of wapiti in boreal forest. Acta Theriologica 26: 407–418.

GODOY, J. y A.E. GOMEZ. 1976. Industrialización de la carne de Chigüire. En: resumenes del IIdo. Seminario sobre Chigüires y Babas CONICIT y I.P.A. Fac.Agro. U.C.V. Maracay. Mimeo 116.

GOGAN, P.J y R.H. BARRETT. 1994. Roosevelt elk dietary quality in northern coastal California. California Fish and Game 80: 80–83.

GOLDFARB, M.C.; R. PIZZIO; L.I. JIMÉNEZ y F. NÚÑEZ. 2006 Caracterización, producción forrajera y calidad de pastizales del tipo "malezal". In Mittelmann A. y Reis J.C. ed. Desafios e Oportunidades do Bioma Campos Frente à Expansao e Intensificaçao Agrícola. XXi Reuniao do Grupo Técnico em Forrageiras do Cone Sul.Grupo Campos. Embrapa Pelotas, Brasil. Pp. 3-11.

GONZÁLEZ JIMÉNEZ, E. 1978. Digestive physiology and feeding of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). En*:* M. Rechcigl (Ed.). Handbook series in nutrition and food. Cleveland: CRC Press. Pp. 163-177.

GONZÁLEZ JIMÉNEZ, E. 1995. El capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Estado actual de su producción. Roma: Estudio FAO Producción y Sanidad Animal Nº 122.

GONZALEZ, Y. 2007. Taxonomía, Sistemática e Historia Natural de *Hydrochaerus isthmus* (capibara). Centro de Estudios de Recursos Bióticos, Universidad de Panamá. http://biota.wordpress.com/2007/06/26/taxonomia-sistematica-e-historia-natural-de-hydrochaerus-isthmius/.

GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. 1977. Digestive physiology and feeding of capibaras. En: Rechcige, M. (Ed.). Handbook Series in Nutrition and Food. CRC Press, Cleveland, USA. Pp. 167-177.

GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. y A. ESCOBAR. 1977. Flood adaptation and productivity of savanna grasses. En: Proceedings XIII International Grassland Congress. Berlin: Leipzig Akademic Verlag. Pp. 510–514.

GORDON, I.J. 1989. Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. II. Vegetation community selection. Journal of Applied Ecology 26: 53–64.

GOSLING, L.M. 1979. The twenty-four hour activity cycle of captive coypus (*Myocastor* coypus). Journal. Zoology 187: 341-367.

GRAHAM, C.H. 2001. Factors influencing movement patterns of keel-billed toucans in a

fragmented tropical landscape in southern Mexico. Conservation Biology 15: 1789–1798.

GREEN R.A. y G.D. BEAR. 1990. Seasonal Cycles and Daily Activity Patterns of Rocky Mountain Elk. Journal of Wildlife Management 54: 272-279

GRUSS, J. y T. WALLER. 1988. Diagnostico y recomendaciones sobre la administración de recursos silvestres en la Argentina: La década reciente (un análisis sobre la administración de la fauna terrestre). 1 de. Buenos Aires, WWF-Traffic Sudamérica. 113 p.

GUICHÓN, M.L. 2003. Distribución espacial, comportamiento y estructura de poblaciones del coipo *Myocastor coypus* en la cuenca del Río Luján (Buenos Aires, Argentina). Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.

GUICHÓN, M.L., V.B. BENITEZ, A. ABBA, M. BORGNIA, M.H. CASSINI. 2003. Foraging behaviour of coypu *Myocastor coypus*: why do coypus consume aquatic plants? Acta Oecologica: 24: 241-246.

GUO, Q. 1996. Effects of bannertail kangaroo rat mounds on small-scale plant community structure. Oecologia 106: 247–256.;

GUTIÉRREZ, G. 1998. Estrategias de forrajeo. En: R. Ardila,. W. López, A.M. Pérez, R. Quiñones y F. Reyes (Eds.) Manual de Análisis Experimental del Comportamiento. Madrid: Librería Nueva. Pp. 359-381.

HALL, L.S., P.R. KRAUSMAN y M.L. MORRISON. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. Wildlife Society Bulletin 25:173-182

HALLE, S. 2000. Ecological relevance of daily activity patterns. En: S. Halle y N.C. Stenseth (eds) Ecological studies: Activity patterns in small mammals, an ecological approach, vol. 141, New York, NY: Springer. Pp. 67–90.

HAMEL, S. y S.D. CÔTÉ. 2008. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and non-lactating females. Animal Behaviour 75: 217-227.

HANSELL, M.H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. Functional Ecology 7: 5-12.

HANSKI, I. y M. GILPIN (eds). 1991. Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations. Academic Press, London, UK.

HARESTAD, A.S. y F.L. BUNNELL. 1979. Home range and body weight a reevaluation. Ecology 60: 389–402.

HARRIS S., W.J. CRESSWELL, P.G. FORDE, W.J. TREWHELLA, T. WOOLLARD y S. WRAY. 1990. Home-range analysis using radiotracking data: a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. Mammal Review 20: 97-123.

HARRIS, R.B., S.G.FANCY, D.C. DOUGLAS, G.W. GARNER , S.C. AMSTRUP, T.R. McCABE y L.F. PANK. 1990. Tracking wildlife by satellite: Current systems and performance. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service. Fish and Wildlife Technical Report. Pp 30. 52.

HART J.S. 1971. Rodents. En: Whittow GC, editor. Comparative physiology of thermoregulation. Vol. II. New York: Academic Press. Pp 1–149.

HERRERA E.A. 1998. Reproductive strategies of female capybaras: Dry season gestation. Zoological Society of London 71: 281-296.

HERRERA, E., y D. MACDONALD. 1987. Group stability and the structure of a capybara population. Symposia of the Zoological Society of London 58: 115-130.

HERRERA, E.A, V. SALAS, E.R. CONGDON, M.J. CORRIALE Y Z. TANG-MARTINEZ 2011. Capybara social structure and dispersal patterns: variations on a theme. Journal of Mammalogy, 92(1):12–20.

HERRERA, E.A. 1985 Coprophagy in capybara, *Hydrochoerus hydrochoeris*. Journal of Zoology 217:616–619.

HERRERA, E.A. 1986. The behavioural ecology of capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*. Ph.D. Thesis, University of Oxford, Oxford, U.K.

HERRERA, E.A. 1992. Growth and dispersal in capybaras, *Hydrochaeris hydrochaeris*. Journal of Zoology (London) 228:307–316.

HERRERA, E.A. y D.W. MACDONALD. 1994. The social significance of scent marking in capybaras. Journal of Mammalalogy 75: 410-415.

HERRERA, E.A., y D.W. MACDONALD. 1989. Resource Utilization and Territoriality in Group-Living Capybaras (*Hydrochoerus-Hydrochaeris*). Journal of Animal Ecology 58: 667-679.

HERRERA, E.A., y D.W. MACDONALD. 1993. Aggression, dominance and mating success in capybaras. Behavioral Ecology 4: 114–119.

HILDÉN, O. 1965. Habitat selection in birds. Ann. Zool. Fenn. 2: 53-75

HIRAKAWA, H. 2001. Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. Mammal Review 31: 61–80

HIRAKAWA, H., 2002. Supplement: coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. Mammal Review 32, 150–152.

HIXON M.A. 1982. Energy maximizers and time minimizers: Theory and reality. American Naturalist 119: 596-599.

HIXON, M.A. 1980. Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. American Naturalist 115: 510-530.

HODARA, K. 1998. Habitat preferences and density-dependence in two rodent species (*Akodon azarae* and *Calomys laucha*) of pampean agroecosystems. Mastozoología Neotropical 5: 147-149.

HODARA, K. y M. BUSCH. 2010. Patterns of macro and microhabitat use of two rodent species in relation to agricultural practices. Ecological Research 25 (1): 113-121.

HODARA, K., M. BUSCH, M.J. KITTLEIN y F.O. KRAVETZ. 2000. Density-dependent habitat selection between maize cropfields and their borders in two rodent species (*Akodon azarae* and *Calomys laucha*) of Pampean agroecosystems. Evolutionary Ecology, 14: 571-593.

HODGMAN T.P., B.B. DAVITT y J.R. NELSON. 1996. Monitoring mule deer diet quality and intake with fecal indices. Journal of Range Management 49: 215–222.

HODGMAN, T.P. y R.T. BOWYER. 1986. Fecal crude protein relative to browsing intensity by whitetailed deer on wintering areas in Maine. Acta Theriologica, 31: 347–353.

HOLT, R.D. 1985 Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. Theoretical Population Biology 28: 181-208.

HOLT, R.D. y M. Barfield. 2008. Habitat selection and niche conservatism. Isr. Journal of Ecology and Evolution 54:279–285.

HOYOS, P. y C. LASCANO. 1988. Valor nutritivo y preferencia por especies forrajeras nativas en sabanas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. Pasturas Tropicales 10: 2-7.

HOYOS, P. y C. LASCANO. 1988. Valor nutritivo y preferencia por especies forrajeras nativas en sabanas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. Pasturas Tropicales. 10 (3): 2-7.

HUEY, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. American Naturalist 137: S91–S115.

HUME, I.D. y A.C.I. WARNER. 1980. Evolution of microbial digestion in mammals. En: Y. Ruckebusch y P. Thivend (Eds.) Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants. Westport, CT: AVI. Pp. 665-684.

HUSTON, M. A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge Univ. Press.

HUTTO, R.L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. En: Cody ML (ed) Habitat selection in birds: Academic Press, New York. Pp. 455-476.

IASON, G. y S.E. VAN WIEREN. 1999. Digestive and ingestive adaptations of mammalian herbivores to low-quality forage. En: H. Olff, V.K. Brown & R.H. Drent (eds) Herbivores: Between Plants and Predators. BES Symp. Blackwell Scientific, Oxford. Vol. 38, pp. 337-370.

ILLIUS, A.W. y I.J. GORDON. 1993. Diet selection in mammalian herbivores: constraints and tactics. En: R.N. Hughes (ed) Diet Selection: an Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour Blackwell Scientific, Oxford, UK. Pp. 157–181.

IRIONDO, M.H., 1991. El Holoceno en el Litoral. Comunicaciones Museo Provincial de

Ciencias Naturales "F. Ameghino" (Nueva Seire), 3 (1): 1-40.

IRWIN L.L., COOK J.G., MCWHIRTER D.E., SMITH S.G. y ARNETT E.B. 1993: Assesing winter dietary quality in bighorn sheep via fecal nitrogen. Journal of Wildlife Management 57: 413–421.

JACKSON, D. A. 1993. Principal Component Analysis: how many components are nontrivial and interpretable? Ecology 74:2204–2214.

JACOBS, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. Oecologia 14: 413–417.

JARRELL, W.M. y R.B. BEVERLY, 1981. The dilution effect in plant nutrition studies. Advances in Agronomy 34: 197-224.

JENKS, J.A., R.B. SOPER, R.L. LOCHMILLER y D.M. LESLIE. 1990. Effect of exposure on nitrogen and fiber characteristics of white–tailed deer feces. Journal of Wildlife Management, 54: 389–391.

JENRICH, R.I. y F.B. TURNER. 1969. Measurement of non-circular home range. Journal of Theoretical Biology 22: 227-237.

JEWELL, P A. 1966. The concept of home range in mammals. Symposium of the Zoological Society of London 18: 85-109.

JIANZHANG M., L. JUNSHENG, J. ZHAOWEN y G Mingbo, 1999 Nitrogen and fiber concentration in rumen contents and feces contents of Mongolian gazelles. Journal of Forestry Research 10(2): 103-106.

JOHNSON, C.J., K.L. PARKER, D.C. HEARD y D.R. SEIP. 2004. Movements, foraging habits, and habitat use strategies of northern woodland caribou during winter: Implications for forest practices in British Columbia. BC Journal of Ecosystems and Management 5(1):22–3

JOHNSON, CR. y C.A. FIELD. 1993. Using fixed-effects model multivariate analysis of variance in marine biology and ecology. Oceanography and Marine Biology 31: 177-221.

JOHNSON, D.D.P., MACDONALD, D. W., C. NEWMAN y M.D. MORECROFT. 2001. Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the resource dispersion hypothesis. Oikos 95: 265-274.

JOHNSON, D.D.P., R. KAYS, P.G. BLACKWELL y D.W. MACDONALD. 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? Trends in Ecology and Evolution, 17, 563-570

JOHNSON, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology. 61: 65-71.

JOHNSON, W. C., y S. K. COLLINGE. 2004. Landscape effects on black-tailed prairie dog colonies. Biological Conservation 115: 487–497.

JORGENSON, J.P. 1986. Notes on the ecology and behavior of capybaras in northeastern Colombia. Vida Silvestre Neotropical 1:31-40

JOSHI, A.R., J.L.D. SMITH y F.J. CUTHBERT. 1995. Influence of food distribution and predation pressure on spacing behavior in palm civets. Journal of Mammalogy 76: 1205-1212.

KAMLER J. y M. HOMOLKA. 2005. Faecal nitrogen: a potential indicator of red and roe deer diet quality in forest habitats Folia Zool. 54(1–2): 89–98

KAMLER J., M. HOMOLKA y S. KRÁČMAR. 2003: Nitrogen characteristics of ungulates faeces: effect of time of exposure and storage. Folia Zoologica 52: 31–35.

KAMLER, J. y M. HOMOLKA.2005. Faecal nitrogen: a potential indicator of red and roe deer diet quality in forest habitats Folia Zoologica 54(1–2): 89–98.

KANDUS, P.; MALVÁREZ, A.I. y MADANES, N. 2003. Estudio de las comunidades de plantas herbáceas de las islas Bonaerenses del bajo delta del Río Paraná (Argentina). Darviniana 41(1-4): 1-16.

KARELS, T. J. y R. BOONSTRA. 1999. The impact of predation on burrow use by arctic ground squirrels in the boreal forest. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 266: 2117-2123.

KAUHALA, K. y M. AUTTILA. 2010. Estimating habitat selection of badgers a test between different methods Folia Zoologica_59(1): 16 – 25

KENAGY, G.J. y D.F. HOYT. 1980. Reingestion of feces in rodents and i t s daily rhythmicity. Oecologia, 44:403-409.

KENAGY, G.J., R.A. VASQUEZ, R.F. NESPOLO y F BOZINOVIC. 2002. Daily and seasonal limits of time and temperature to activity of degus. Revista Chilena de Historia Natural 75: 567–581

KHRONE, D.T., y G.A. HOCH. 1999. Demography of Peromyscus leucopus populations on habitat patches: The role of dispersal. Canadian Journal of Zoology 77: 1247-1253.

KIE, J.G., R.T. BOWYER, M.C. NICHOLSON, B.B. BOROSKI y E.R. LOFT. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. Ecology 83: 530-544.

KITCHEN, AM., E.M GESE, S. M.KARKI y E.R. SCHAUSTER. 2005. Spatial ecology of swift fox social groups: from group formation to mate loss. Journal of Mammalogy 86(3): 547–554.

KLEIMAN, D. G. 1981. Correlations among life history characteristics of mammalian species exhibiting two extreme forms of monogamy. En: Alexander R. D. y D. W. Tinkle (eds). Natural selection and social behavior. Chiron Press, New York. Pp. 332–344.

KOTLIAR, N.B. y J.A. WIENS. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. Oikos 59: 253-260.

KRAUSMAN, R.P. 1999. Some basic principles of habitat use, grazing behavior of livestock and wildlife. Idaho Forest. Wildlife and Range Experiment Station Bulletin. 70: 85-90.

KRAVETZ F.O., CUETO G.R., ALVAREZ M.R., ALLEKOTTE R., 1997. Estudios reproductivos y de estructura social del carpincho (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en cautiverio, Serie diversificación N°10 INTA, Buenos Aires, Argentina,.

KRAVETZ, F.O. 1991. Biología y control de roedores plaga en la Argentina. En: Biología y Control de Roedores en América Latina: Informe de Países. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. Pp. 1-39.

KREBS, J.R. y N.B. DAVIES. 1984. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. 2a. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

KRIEG, H. 1929. Biologische Reisestudien in Siidamerika. XV. Zur Oekologie der grossen Nager des Gran Chaco un seiner Grenzegebiete. Z. Morph. Oekol. Tiere. 15: 755-785.

KRIVAN, V. 2003. Ideal free distributions when resources undergo population dynamics. Theoretical Population Biology. 64:25-38.

KUCERA T.E. 1997. Fecal indicators, diet, and population parameters in mule deer. Journal of Wildlife Management 61:550–560.

KUCERA T.E. 1997: Fecal indicators, diet, and population parameters in mule deer. J. Wildl. Manage. 61: 550–560.

LABRUNA, M.B., C.E. KERBER, F. FERREIRA, J.L.H. FACCINI, D.T. DE WAAL y S.M. GENNARI. 2001. Risk factors to tick infestations and their occurrence on horses in the state of Sa˜o Paulo, Brazil. Veterinary Parasitology 97:1–14.

LABRUNA, M.B., T. WHITWORTH, M.C. HORTA, D.H. BOUYER, J.W. MCBRIDE, A. PINTER; V. POPOV, S.M. GENNARI y D.H. WALKER. 2004. Rickettsia species infecting Amblyomma cooperi ticks from an area in the state of Sao Paulo, Brazil, where Brazilian spotted fever is endemic. Journal of Clinical Microbiology 42: 90-98.

LAGOS V.O., F. BOZINOVIC y L.C. CONTRERAS. 1995a. Microhabitat use by a small diurnal rodent (Octodon degus) in a semiarid environment: thermoregulatory constraints or predation risk? Journal of Mammalogy 76: 900-905.

LAGOS V.O., L.C. CONTRERAS, P.L. MESERVE, J.R. GUTIÉRREZ y F.M. JAKSIC. 1995b. Effects of predation risk on space use by small mammals: a field experiment with a Neotropical rodent. Oikos 74: 259-264.

LAGOS, V.O., E BOZINOVIC y L.C. CONTRERAS. 1995. Microhabitat use by a small diurnal rodent (*Octodon degus*) in a semiarid environment: thermoregulatory constraints or predaton risk? Journal of Mammalogy 76:900-905.

LAMOOT, I. 2004. Foraging behaviour and habitat use of large herbivores in a coastal dune landscape. PhD Ghent University, Ghent. 174p.

LANCELLE, H. 2003. Características físicas y químicas de las aguas del Iberá. En: Poi de Neiff, A. (Ed.) Limnología del Iberá. EUDENE, Corrientes. Pp. 71-85.

LANDRY-CUERRIER, M., D. MUNRO, D.W. THOMAS y M.M. HUMPHRIES. 2008. Climate and resource determinants of fundamental and realized metabolic niches of hibernating chipmunks Ecology 89(12): 3306–3316

LATERRA P., 2003. Desde el Paspaletum: bases ecológicas para el manejo de pajonales húmedos con quemas prescriptas. En: Kunst CR, Bravo S, Panigatti JL. (Ed.). Fuego en los Ecosistemas Argentinos. Ediciones INTA. ISBN No. 987-521-084-6. Santiago del Estero. Pp. 93-107

LAVERS, C. y R. HAINES-YOUNG. 1993. Equilibrium landscapes and their aftermath: spatial heterogeneity and the role of new technology. En: R. Haines-Young, D. Green y S. Cousins (eds.), Landscape ecology and Geographic Information Systems, Taylor&Francis, London. Pp. 57-74.

LAVORENTI, A., 1989. Domestication and potential for genetic improvement of capybara. Revista Brasileira de Genética 12: 137-144.

LE RESCHE, R.E., R.H. BISHOP y J.W. COADY, 1974. Distribution and habitats of moose in Alaska. Natur. Can. (Que.), 101: 143-178.

LESLIE D.M. y E.E. STARKEY. 1985. Fecal indexes to dietary quality of cervids in old-growth forests. Journal Wildlife Management 49: 142–146.

LESLIE D.M. y STARKEY E.E. 1987: Fecal indides to dietary quality: a reply. Journal Wildlife Management 51: 321–325.

LESLIE, D.M. y E.E. STARKEY. 1985. Fecal indices to dietary quality of cervids in old-growth forests. Journal of Wildlife Management 49: 142-146

LHÉRITIER, J. N., 1975. Les rapaces diurnes du par national des Cévennes. Mem. Trav. EPHE, Montpellier, 2: 1-143.

LIGIER et al. 2005. Sistema de Información Geográfica del sistema Ibera y su entorno. EEA INTA Corrientes. Recursos Naturales. http://hum.unne.edu.ar/revistas/geoweb/Geo4/archivos/ligier.pdf

LIMA, S.L. y L.M. DILL. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation. Canadian Journal of Zoology 68: 619-640.

LINNEA, S., P.HALL, R. KRAUSMAN y L. MORRISON. 1997. The habitat concept and a plea for stan- dard terminology. Wildlife Society Bulletin. 25. 173-182.

LOMBARDI, L., FERNÁNDEZ, N. y MORENO, S. 2007 Habitat use and spatial behaviour in the European rabbit in three Mediterranean environments. Basic and Applied Ecology 8: 453-463.

LÓPEZ-BARBELLA S., Consideraciones generales sobre la gestacion del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*), Acta Científica Venezolana 38 (1987) 84–89.

LORD, R. D. 1991. 24-Hour Activity and Coprophagy by Capybaras (*Hydrochaeris-Hydrochaeris*). Studies on Neotropical Fauna and Environment 26 (2):113-120.

LUCIA, K.E., B. KEANE, L.D. HAYES, Y.K. LIN, R.L. SCHAEFER y N.G. SOLOMON. 2008: Philopatry in prairie voles: an evaluation of the habitat saturation hypothesis. Behavioral Ecology. 19: 774-783.

MACDONALD , D.W., K. KRANTZ y R.T. APLIN. 1984. Behavioural anatomical and chemical aspects of scent marking amongst capybaras (*Hydrochaerus hydrochaeris*) (Rodentia: caviomorpha) . Journal of Zoology (London) 202: 341-360.

MACDONALD, D.W. 1981.a Dwindling resources and the social behaviour of capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*; Mammalia). Journal of the Zoological Society of London 194:371-391.

MACDONALD, D.W. 1981b. Feeding associations between capibaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and some birds. Ibis, 123: 364-366.

MACDONALD, D.W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. Nature. 301: 379–384.

MADANES N, FISCHER S, VICARI R. 2007. Fire effects on a Spartina densiflora salt marsh in the floodplain of the Parana´ River, Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 80: 187–199;

MAGURRAN A. E., 1991 Ecological Diversity and its measurement. Chapman & Hall Press, London. 178 p.

MAGURRAN, A. E. 1988. Diversidad Ecológica y su Medición. Ediciones VEDRA. Barcelona. 200 p

MAGURRAN, A.E. 1991. Ecological Diversity and its measurement. Chapman & Hall, London. 524 p.

MAHER, C. R. y D.F. LOTT. 2000. A review of ecological determinants of terrioriality within vertebrate species. American Midland Naturalist. 143: 1-29.

MALDONADO-CHAPARRO A y P SÁNCHEZ PALOMINO. Seasonal spatial distribution patterns of a capybara (Hydrochoerus hydrochaeris) population in the flooded savannas of Colombia. Patrón de ditribución espacio-temporal de una población de capibaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en las sabanas inundables de Colombia Mastozoología Neotropical 17(2):287-294.

MANLY B, L MCDONALD y D THOMAS. 1993. Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. Chapman y Hall, London. 177p.

MANLY B.F.J., L.L. MCDONALD, D.L. THOMAS, T.L. MCDONALD y W.P. ERICKSON. 2002. Resource Selection By Animals, Statistical Design And Analysis For Field Studies. Second Edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.

MARCUM, C.L. y D.O. LOFTGAARDEN. 1980. A nonmaping technique for studyng habitat preferences. Journal of Wildlife Management. 44: 963-968.

MARLER, P. y W.J. HAMILTON. 1968. Mechanisms of Animal Behaviour. John Wiley & Sons Inc.

MARTIN, P. y BATESON, P. 1991. La medición del comportamiento. Alianza Universidad. Versión española de Fernando Colmenares, 1° edición. Ed. Alianza. Madrid - España.

MARTIN, S., J. BELLATI y J. AMAYA. 1981. Fauna silvestre perjudicial, aprovechable y en retroceso o peligro de extinción, de acuerdo a datos suministrados por las provincias y estaciones experimentales del INTA. Memoria Técnica Anual.

MARTINO N.S., R.R. ZENUTO y C. BUSCH. 2007. Nutritional responses to different diet quality in the subterranean rodent Ctenomys talarum (tuco-tucos). Comparative Biochemistry and Physiology A 147: 974-982.

MASSEI, G., E. RANDI. y P. GENOV. 1994. The dynamics of the horn growth in Bulgarian chamois Rupicapra rupicapra balcanica. Acta Theriologica, 39: 195–199

MATTSON, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics 11:119–161

MCLOUGHLIN, P.D. y S.H. FERGUSON. 2000. A hierarchical sequence of limiting factors may help explain variation in home range size. Ecoscience 7: 123-130.

MCLOUGHLIN, P.D., L.R.WALTON, H.D. CLUFF, P.C. PAQUET y M.A. RAMSAY. 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. Journal of Mammalogy. 85: 576–580.

MCLOUGHLIN, P.D., R.L. CASE, R.J. GAU, H.D. CLUFF, R. MULDERS, F. MESSIER. 2002. Hierarchical habitat selection by barren-ground grizzly bears in the central Canadian Arctic. Oecologia 132(1):102-108.

McLOUGHLIN, P.D., R.L. CASE, R.J.GAU, S. FERGUSON y F. MESSIER. 1999. Annual and seasonal movement patterns of barren-ground grizzly bears in the central Northwest Territories. Ursus 11: 79– 86.

MCNAB, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. American Naturalist 92: 133–140.

MCNAUGHTON, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and

coevolution. American Naturalist. 124: 863-886.

MELCHER, J. C., K. B. ARMITAGE y W. P. PORTER. 1990. Thermal influences on the activity and energetics of yellow-bellied marmots (Marmota flaviventris). Physiological Zoology 63:803–820.

MÉNARD, M. 1984. Le règime alimentaire des vicognes (*Lama vicugna*) pendant une pèriode de sècheresse. Mammalia 48: 529–539.

MENDES, A., S.S. NOGUEIRA, A. LAVORENTI y S.L.G NOGUEIRA-FILHO. 2000. Note on the cecotrophy behavior in capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*). Applied Animal Behavior Science. 66: 161-167.

MERINO, M.L. y M.D. BECCACECI, 1995. Relación trófica entre el ciervo de los pantanos *Blastocerus dichotomus* ILLIGER 1815 y el carpincho *Hydrochaeris hydrochaeris* LINNEUS 1766 en la Reserva "Iberá", Corrientes, Argentina. En: Resúmenes del III Congreso Latinoamericano de Ecología. Mérida, Venezuela. Pp. 24-13.

MERRILL, E.H., A. CALLAHAN–OLSON,K.J. RAEDEKE, R.D. TABER y R.J. ANDERSON. 1995. Elk (*Cervus elaphus roosevelti*) dietary composition and quality in the Mount St. Helene blast zone. Northwest Science 69: 9–18.

MILLER W.J., C.M. CLIFTON, O.L. BROOKS y E.R. REATY. 1965. Influence of harvesting age and season on digestibility and chemical composition of pelleted coastal bermudagrass. Journal of Dairy Science 48: 209–12.

MITTELMANN A. y J.C. REIS. (ed). 2006. XXi Reuniao do Grupo Técnico em Forrageiras do Cone Sul.Grupo Campos. Embrapa Pelotas, Brasil, Octubre 2006. Pp. 3-11,

MLADENOFF, D.J., T.A. SICKLEY, R.G. HAIGHT y A.P. WYDEVEN. 1995. A regional landscape analysis and prediction of favourable Gray Wolf habitat in the northern Great-Lakes region. Conservation Biology 9:279–294.

MOEN, A.N. 1973**.** Wildlife ecology, an analytical approach.Freeman, San Francisco, California, USA.

MOHR, C.O. 1947. Tables of equivalent populations of North American mammals. American Midland Naturalist 37:223–249.

MOLVAR, E. M. y R.T. BOWYER. 1994. Costs and bene®ts of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. Journalof Mammalogy 75: 621-630.

MONES, A. 1991. Monografía de la familia Hydrochoeridae (Mammalia: Rodentia). Courier Forschungsinstittut Senckenberg 134: 1-235.

MONES, A. y J. OJASTI. 1986. Mammalian Species (*Hydrochoerus hydrochaeris*). The American Society of Mammalogists 264: 1-7.

MOOJEN, J. 1952. Roedores do Brasil. Rio de Janeiro: Museu Nacional do Rio de Janeiro. 462p.

MOREIRA, J.R. y D.W. MACDONALD. 1997. Técnicas de manejo de capivaras e outros grandes roedores na Amazônia. En: C. Valladares-Padua, R. E. Bodmer & L. Cullen Jr. (eds.). Manejo e Conservação de Vida Silvestre no Brasil. Sociedade Civil Mamirauá, Belém, PA, Brasil. Pp. 186-213

MORIN, P., BERTEAUX, D., KLVANA, I., 2005. Hierarchical habitat selection by North American porcupines in southern boreal forest. Canadian Journal of Zoology 83: 1333–1342.

MORRIS, D. W. 1984. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone, small mammal faunas. Canadian Journal of Zoology. 62: 1540–1547.

MORRIS, D.W. 1987. Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. Evol. Ecol. 1: 379–388.

MORRISON, M.L., B.G. MARCOT y R.W. MANNAN.1992. Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications. Univ. of Wisconsin Press, Madison, Wis.

MOULD, E. D. y C.T. ROBBINS. 1981. Nitrogen metabolism in elk. Journal of Wildlife Management, 45: 323–334.

MOURÃO G. y CAMPOS Z. 1995. Survey of broad-snouted caiman Caiman latirostris,

marsh deer Blastocerus dichotomus and capybara Hydrochaeris hydrochaeris in the area to be inundated by Porto Primavera Dam, Brazil. Biological Conservation 73 (1): 27-31.

MOWAT D. N., FULKERSON R. S., TOSSELL W. E. & WINCH J. E. (1965) The in vitro digestibility and protein content of leaf and stem proportions of forages. Canadian Journal of Plant Science 45, 321–31.

MUELLER-DOMBOIS, D. And H. ELLENBERG, 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley and Sons, New York, 547 pp.

MUELLER-DOMBOIS, D. y E. ELLENBERG-ELLENBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons. New York. 547 p.

MURPHEY, R.M., J.S. MARIANO y F.A. MOURA DUARTE. 1985. Behavioral observations in a capybara colony (*Hydrochoerus hydrochaeris)*. Applied Animal Behavior Science 14: 89-98.

MYSTERUD, A., y R.A. IMS. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. Ecology 79: 1435–1441.

NAVEH, Z. y A.S. LIEBERMAN. 1984. Landscape ecology, Theory and application. 356p., Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo.

NEIFF, J. J., 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. En: Malvarez, A. I. y P. Kandus (eds.). Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos. ORCYT-MAB (UNESCO). Pp. 97-145.

NEIFF, J.J y A.S.G. POI de NEIFF. 2005. Situación ambiental en la ecorregión Iberá. En: A. Brown, U. Martinez Ortiz, M. Acerbi y J. Corchera (Eds.) La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. Pp. 177-183.

NEIFF, J.J. 1997. Ecología evolutiva del microsistema Iberá (Corrientes, Argentina). 138p.

NEIFF, J.J. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South América. En: Biodiversity in wetlans: assessment, function and conservation, Vol II. B.Gopal ,W. Junk and J.Davis (Eds.). Backhuys Publish. The Netherlands. Pp. 157-186.

NEIFF, J.J. 2003. Los ambientes acuáticos y palustres del Iberá En: Limnologia del Iberá. Aspectos físicos, químicos y biológicos de las aguas.1° ed.Buenos Aires: Estudio Sigma SRL, p. 17-70

NEIFF, J.J. 2004. El Iberá ¿En peligro?. Fundación Vida Silvestre Argentina. 89p.

NEIFF, J.J. y A.I. MALVÁREZ. 2004. Grandes Humedales Fluviales. 77-85 en: Malvarez, A. I. y R. F. Bo (compiladores). Documentos del curso-taller Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina. FCEN (UBA) - RAMSAR - USFWS -USDS - Buenos Aires, 1-119.

NEUHAUS P y K.E. RUCKSTUHL. 2002. Foraging behaviour in Alpine ibex (*Capra ibex*): consequences of reproductive status, body size, age and sex. Ethology, Ecology and Evolution 14: 373–381

NICHOLSON, M.C., R.T. BOWYER y J.G. KIE. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: trade-offs associated with migration. J. Mamm. 78: 483±504.

NOBLE JC, D.S. HIK y A.R.E. SINCLAIR. 2007. Landscape ecology of the burrowing bettong: fire and marsupial biocontrol of shrubs in semi-arid Australia. The Rangeland Journal 29, 107-119.

NOWAK, R.M. 1991. Walker´s mammals of the World. Vol. I. Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland. 642p.

O'FARREL, M.J. 1974. Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. Journal of Mammalogy 55 (4): 809-823.

O'NEILL, R.V., J.R. KRUMMEL, R.H. GARDNER, G. SUGIHARA, B. JACKSON, D.L. DEANGELIS, B.T. MILNE, M.G. TURNER, B. ZYGMUNT, S.W. CHRISTENSEN, V.H. DALE y R.L. GRAHAM. 1988. Indices of landscape pattern. Landscape Ecology l(3): 153-162.

OHNSON, C.R. y C.C. FIELD. 1993, Using fixed-effects model multivariate analysis of variance in marine biology and ecology.

Oceanography and Marine Biology Annual Review 31: 177-221.

OJASTI, J. 1971. El chigüire. Defensa de la naturaleza. Venezuela 3: 1-10.

OJASTI, J. 1972. El Chigüire. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas.

OJASTI, J. 1973. Estudio biológico del chigüire o capibara. Caracas: Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIAP) 275 p.

OJASTI, J. 1978. The relation between population and reproduction of the capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*). Ph.D. dissertation. University of Georgia, Athens. 204 p.

OJASTI, J. 1991. Human exploitation of capybara. En: Robinson, J.G. y Redford, K.H. (Eds.). Chicago: Chicago University Pres. Neotropical wildlife use and conservation. Pp. 236-253.

OJASTI, J. y L. SOSA BURGOS. 1985. Density regulation in the populations of capybara. Acta Zoologica Fennica 173: 81-83.

OLSON, C.L. 1976. On choosing a test statistic in multivariate analisys of variance. Psychologycal Bulletin 83: 579-586.

OLSON, R.A. y L.T. KURTZ, 1982. Crop nitrogen requirements, utilization and fertilization. En F.J. Stevenson (Ed.), Nitrogen in agricultural soils, Agronomy Monograph 22. ASA, CSSA, SSSA, Madison, Wisconsin, USA Pp. 567-604.

ORFEO, O. 2005. Historia Geológica del Iberá, provincia de Corrientes, como escenario de biodiversidad. INSUGEO, Miscelánea, San Miguel de Tucumán. 14: 71-78.

ORIANS, G. H., y J. F. WITTENBERGER. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. American Naturalist 137: 29–49.

ORTES, A., M. ROSENMANN y F. BOZINOVIC.2000. Relación costo beneficio en la termorregulación de Chinchilla lanigera. Revista Chilena de Historia. Natural. 73 (2): 351-357.

OULLETTE, D.E. y J.F. HEISINGER. 1980. Reingestion of feces by *Microtus pennsylvanicus*. Journal of Mammalogy 61: 364-366.

PAIVA, R., 1992. Bicho novo no pasto. Globo Rural, 3: 42-47.

PALMER, M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. Ecology 74:2215–2230.

PEASE, C.M., R. LANDE y J.J. BULL. 1989. A model of population growth, dispersal and evolution in a changing environment. Ecology. 70: 1657-1664.

PEDLAR, J.H., L. FAHRIG y H.G. MERRIAM. 1997. Raccoon habitat use at 2 spatial scales. Journal of Wildlife Management 61:102–112.;

PEDLAR, J.H., L. FAHRIG, H.G. MERRIAM. 1997. Raccoon habitat use at two spatial scales. Journal of Wildlife Management 61: 102–12.

PÉPIN D. y J.M. ANGIBAULT. 2007. Selection of resting sites by the European hare as related to habitat characteristics during agricultural changes. European Journal of Wildlife. Research., 53: 183-189.

PEREA G y P RUIZ. 1977. Organización social y hábitos territoriales del chigüiro. Tesis de pregrado. Departamento de Biología, Universidad Nacional, Santafé de Bogotá, Colombia.

PÉREGO, J. L. 2002. Sistemas silvopastoriles en el centro sur de la provincia de Corrientes. En: Memorias de la XIX Reunión del Grupo Técnico en Forrajeras del Cono Sur - Zona Campos. Reunión del grupo técnico en forrajeras del cono sur zona campos. Mercedes, Corrientes, Argentina. I.N.T.A. E.E.A. Mercedes. www.inta.gov.ar/mercedes/index.htm.

PEREIRA, J. N., D. M. JENKINSON y E. FINLEY. 1980. The structure of the skin of the capybara. Acta Científica Venezolana 31: 361-364.

PEREIRA, M. C. y M. B. LABRUNA. 1998. Febre maculosa: aspectos clínico-epidemiológicos. Clínica Veterinaria 3:19–23

PIRELA, M.F. Valor nutritivo de los pastos tropicales. Manual de ganadería doble propósito. http://avpa.vc/doc pdf s/libroson line/Manual de ganader?secci?/articulo 6.pdf

PIZZIO, R. M. y J. G. FERNÁNDEZ. 2003. Herramientas para el manejo del campo

natural. INTA, E.E.A. Mercedes, Corrientes, Argentina. Noticias y Comentarios, 373:1-4.

PIZZIO, R. M.; ROYO PALLARES, O.; DELFINO. D.O.; ARIAS USANDIVARAS, F. y KRAEMER, S. J. 2000. Producción animal de seis pastizales del este de la Provincia de Corrientes. E.E.A. INTA Mercedes (Corrientes). Noticias y Comentarios 344: 1-6.

PIZZIO, R. y J G FERNÁNDEZ. 2003. Herramientas para el manejo del campo natural INTA, E.E.A. Mercedes, Corrientes, Argentina. Noticias y Comentarios, 373:1-4.

PIZZIO, R., O. ROYO PALLARÉS, J.G. FERNANDEZ y C.A. BENÍTEZ 2000. Vegetación de seis pastizales del este de la provincia de Corrientes. Noticias y Comentarios 343. INTA Mercedes.

POLLOCK, M.M., R.J. NAIMAN, y T.A. HANLEY. 1998. Plant species richness in riparian wetlands A test of biodiversity theory. Ecology 79:94-105.

POPOLIZIO, E., 1992. Geomorphology of the Argentina Northeast. Water International 7: 162-177.

POWELL, R.A. 2000. Home ranges, territories, and home range estimators. Pages 65–110 in L. Boitani and T. Fuller, editors. Techniques in animal ecology: uses and misuses. Columbia University Press, New York, New York, USA.

POWELL, R.A., J.W. ZIMMERMAN y D.E. SEAMAN. 1997. Ecology and Behaviour of North American Black Bears. Chapman and Hall, New York, USA.

PROTO, V., 1984. Aspetti applicativi della ciecotrofia nell'allevamento del coniglio. Rivista Di Coniglicoltura 11, 26–35.

PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 523-575.

QUINTANA R. D. y J. RABINOVICH. 1993. Assessment of capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) populations in the wetlands of Corrientes, Argentina. Wetlands Ecology and Management. 2: 223-230.

QUINTANA, R. D. 1999. Relationship between a wetland landscape structure and wildlife: the capybara (Hydrochaeris hydrochaeris) as a study case. Pp. 185-204. En: A. I. Malvárez (ed.) Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. ORCyT – MAB/UNESCO, Montevideo.

QUINTANA, R. D. 2003. Seasonal effects on overlap trophic niche between capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) and livestock, and on trophic niche breadths in a rangeland of Central Entre Rios, Argentina. Mammalia 67: 33-40.

QUINTANA, R. D., 1996. Análisis y evaluación de la aptitud de hábitat del carpincho (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en relación con la heterogeneidad del paisaje y las interacciones con ganado doméstico. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.

QUINTANA, R., R.F. BO; J. MERLER; P. MINOTTI y A. MALVAREZ, 1992. Situación y uso de la fauna silvestre en la región del Bajo Delta del río Paraná, Argentina. Iheringia, Ser. Zool., Porto Alegre 73: 13-33.

QUINTANA, R.D., R. Bó y F. Kalesnik. 2002. La vegetación y la fauna silvestres de la porción terminal de la cuenca del Plata. Consideraciones biogeográficas y ecológicas. En: Bortharagay, J. M. (ed.), El Río de la Plata como territorio, Universidad de Buenos Aires y Ediciones Infinito. Pp. 99-124.

QUINTANA, R.D., S. MONGE y A. I. MALVÁREZ. 1998a. Feeding patterns of capybara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia, HYDROCHAERIDAE) and cattle in the non-insular area of the Lower Delta of the Paraná River, Argentina. Mammalia 62: 37-52.

QUINTANA, R.D., S. MONGE y A.I. MALVÁREZ. 1994. Feeding habits of capybara (*Hydrochaeris*14 *hydrochaeris*) in afforestation areas of the Lower Delta of the Parana River, Argentina. Mammalia 58: 569-580.

QUINTANA, R.D., S. MONGE, y A.I. MALVÁREZ. 1998b. Composición y diversidad de las dietas del capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) y del ganado doméstico en un agroecosistema del centro de Entre Ríos, Argentina. Ecotrópicos 11:34-44.

RABENOLD, K. Y W. BROMER, 1989. Plant communities as animal habitats: effects of primary resources on the distribution and abundance of animals. En: Plant-animal interactions W.Abrahamson, (ed), McGraw-Hill Book Company. Pp. 291-353.

RABINOWITZ, A. 1997. Wildlife field research and conservation training manual. Wildlife Conservation Society, New York, 281 p.

RACHLOW, J.L. & BOWYER, R.T. 1998: Habitat selection by Dall's sheep (*Ovis dalli*): maternal trade-offs. Journal of Zoology 245: 457-465.

RAEDEKE, K. 1979. Population dynamics and socioecology of the guanaco (Lama guanicoe) of Magallanes, Chile. Ph. D. Diss. Univ. of Washington, Seattle. USA. 409 pp

RANDALL BYERS, C y R.K. STEINHORST. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilisation-availability data. Journal of Wildlife Management 48: 1050-1053.

RANDALL, J. A., K. ROGOVIN, P.G. PARKER y J.A. EIMES. 2005: Flexible social structure of a desert rodent, Rhombomys opimus: philopatry, kinship, and ecological constraints. Behavioural Ecology 16: 961-973.

RENGGER, J.R. 1830. Naturgeschichte der Säugethiere von Paraguay. Schweghauserschen Buchhandlung, Basel.Pp. 394.

RETTIE, W.J., y P.D. MCLOUGHLIN. 1999. Overcoming radiotelemetry bias in habitat-selection studies. Canadian Journal of Zoology 77: 1175–1184.

REVILLA E., F. PALOMARES M. DELIBES. 2000. Defining key habitats for low density populations of Eurasian badgers in Mediterranean environments. Biological Conservation. 95: 269-277.

REY, A. Efectos del manejo sobre la dinámica de poblaciones de guanacos silvestres (*Lama guanicoe*) y mortalidad por enganches en alambrados en campos ganaderos de Patagonia norte, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Argentina. 88p.

REZENDE E. L., A. CORTES, L.D. BACIGALUPE, R.F. NESPOLO, F. BOZINOVIC. 2003. Ambient temperature limits above-ground activity of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus* Journal of Arid Environments 55: 63–74

REZENDE E.L., F. BOZINOVIC y T. GARLAND, Jr. 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. Evolution 58: 1361-1374.

RHODES, D.H. y M.E. RICHMOND. 1985. Influence of soil texture, moisture and temperature on nest-site selection and burrowing by the pine vole, Microtus pinetorum. American Midland Naturalist 113: 102-108.

RISSER, P.G., J.R. KARR y R.T.T, FORMAN. 1984. Landscape ecology: directions and approaches. Special Publication 2, Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

RITCHIE, M.E. 1997. Population dynamics in a landscape context: sources, sinks, and metapopulations. En: Bissonette, J.A. (ed.). Wildlife and Landscape Ecology, Springer, New York. Pp. 160-184.

ROBBINS C.T. 1983. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York, NY 343p

ROBBINS, C.T., S. MOLE, A.E. HAGERMAN y T.A. HANLEY. 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? Ecology 68:1606–1615.

ROBBINS, C.T., T.A. HANLEY, A.E. HAGERMAN, O. HJELJORD, D.L. BAKER, C.C. SCHWARTZ y Z.W.W. MAUT. 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. Ecology, 68: 98–107.

ROBBINS, C.T., T.A. HANLEY, A.E. HAGERMAN, O. HJELJORD, D.L. BAKER, C.C. SCHWARTZ, y W.W. MAUTZ. 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. Ecology 68: 98–107

RODRÍGUEZ M.A., J. ÁLVAREZ, M.R. PASCUAL y A. GÓMEZ-SAL. 1987. Variaciones en la estructura aérea y subterránea de pastos de montaña según el

grado de aprovechamiento. Pastos 17: 347-361.

ROMERO C.M. y M.C.MORLÁNS, 2007. Evolución de la fragmentación del paisaje en el Valle Central de Catamarca periodo 1973 - 2007 Editorial Científica Universitaria - Universidad Nacional de Catamarca.

ROSENZWEIG, M.L. 1981. A theory of habitat selection. Ecology 62: 327–335.

ROSENZWEIG, M.L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. American Naturalist 137(suppl.):S5–S28.

ROTENBERRY, J.T., y J.A. WIENS. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. Ecology 61: 1228–1250.

ROYO PALLARES, O.; PIZZIO, R.M. Y FERNANDEZ, J.G. 1999. Descanso de potreros de campo natural en el Sur de Corrientes. Noticias y Comentarios Nº 329. E.E.A. INTA Mercedes (Corrientes).

RUSSO, D. y JONES, G. 2003. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. Ecography 26:197–209

RYTWINSKI, T. y L. FAHRIG. 2007. Effect of road density on abundance of white-footed mice. Landscape Ecology 22:1501–1512.

SACCONI F., M. P. PONZETTA y F. CERVASIO. 2007. Fecal nitrogen and dietary quality relationships in Fallow deer. Italian Journal of Animal Science. 6(1): 862-864.

SADDY, C. 1997. Uso de hábitat pelo *bugio, Alouatta* fusca clamitans, em um fragmento florestal em Lençóis Paulista.-SP. Disertación Presentada al Instituto de Biología de la Universidad Estatal de Campinas. Campinas, Brazil.

SALAS, L. A. 1996. Habitat use by lowland tapir (*Tapirus terrestris* L.) in the Tabaro River valley, southern Venezuela. Canadian Journal of Zoology 74: 1452-1458

SALAS, V. 1999. Social organisation of capybaras in the Venezuelan Llanos. Ph.D. dissertation, Cambridge University, Cambridge, United Kingdom.

SAMPEDRO, D., O. VOGEL, R. CELSER. 2004. Suplementación de vacunos en pastizales naturales. Serie Técnica Nº 34 EEA.INTA Mercedes Corrientes.

SANDERSON, J., y L.D. HARRIS (Eds.). 2000. Landscape ecology: a top-down approach. Landscape ecology series. Lewis Publishers.

SASSI, P.L., E. CAVIEDES-VIDAL, R.I. ANTÓN y F. BOZINOVIC. 2010. Plasticity in food assimilation, retention time and coprophagy allow herbivorous cavies (*Microcavia australis*) to cope with low food quality in the monte desert. Comparative Biochemistry and Physiology 155: 378-382.

SCHAEFER, J.A. y S.P. MAHONEY, 2007. Effects of progressive clearcut logging on Newfoundland Caribou. Journal of Wildlife Management, 71: 1753–1757.

SCHAEFER, J.A., F. MESSIER. 1995. Habitat selection as a hierarchy: the spatial scales of winter foraging by muskoxen. Ecography 18(4):333-344.

SCHAFFNER, C.M. y J.A. FRENCH. 1997. Group size aggression: 'recruitment incentives' in a cooperatively breeding primate. Animal Behaviour 54: 171-180.

SCHALLER G. y J. VASCONCELLOS. 1978. Jaguar predation on capybara. Z. Säugetierk 43: 296-301.

SCHALLER, G. B. 1976. The mouse that barks. Internal Wildlife 6:12-16.

SCHALLER, G.B. y P.G. CRANSHAW. 1981. Social organization in a capybara population. Sougetierk. Mitt 29: 3-16.

SCHEIBE, J.S. 1984. The effect of weather, sex and seasons on the nocturnal activity of *Peromyscus truei* (Rodentia). The Southwestern Naturalist. 29 (1): 1-5.

SCHIVO, F. M. 2009. Análisis a escala regional de la aptitud potencial de hábitat para el carpincho (Hydrocoerus Hydrochaeris) en la provincia de Corrientes. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.

SCHMID, S. 1998. The impact of patch characteristics on small mammal fauna: Peromyscus leucopus and associated species in previously cut forest patches. Ph.D.

Dissertation. Southern Illinois University, Carbondale, IL. 126 p.

SCHMIDT, K.A., J.M. EARNHARDT, J.S. BROWN y R.D. HOLT. 2000. Habitat selection under temporal heterogeneity: exorcizing the ghost of competition past. Ecology 81: 2622–2630.

SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Wildlife 185: 27-38.

SEKULIC, R. 1982. Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops. Folia Primatologica 39: 22-48.

SIEGEL, S. y N.J. CASTELLAN. 1995. La prueba de Friedman. En: Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 4th ed. México. D.F.: Editorial Trillas. 207p.

SILVA, L.F.W. 1986. Criação de capivaras em cativeiro. Editora Nobel, São Paulo, Brasil, 69 p.

SIMON, C.A. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. Ecology 56: 993-998.

SINCLAIR, A.R.E. y P. ARCESE. 1995. Population Consequences of Predation-Sensitive Foraging: The Serengeti Wildebeest. Ecology 76:882–891.

SMITH, L.M., J.W. HUPP y J. T. RATTI. 1982. Habitat use and home range of gray partridge in eastern South Dakota. Journal Wildlife Management 46: 580–587.

SOINI, P. 1996. Un estudio de la abundancia del ronsoco (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en la reserva nacional Pacaya-Samiria y propuesta de un método de censo. Folia amazonica 8(1): 163- 176

SOINI, P. y M. SOINI. 1992. Ecología del ronsoco o capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en la reserva nacional Pacaya-Samiria, Perú. Folia Amazónica 4, 119-133.

SOINI, P., 1993. Estudio de la dinámica poblacional del ronsoco o capibara (*H. hydrochaeris*) en el río Pacaya, Perú. Folia Amazónica 5: 137–154.

SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1995. Biometry. Ed. Freeman and Company, New York. 887 p.

SOTO-GAMBOA M (2003) Endocrinología y ecología conductual: mecanismos proximales que explican patrones conductuales. En: Bozinovic F (ed.) Fisiología ecológica y evolutiva. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. Pp. 443-460

SOUTHWOOD, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? Journal of Animal Ecology 46: 337-365.

STALLINGS J.R., L. WEST , W. HAHN y I. GAMARRA. 1989. Primates and their relation to habitat in the Paraguayan Chaco. En: Redford K.H. y Eisemberg J. (Eds.). Advances in Neotropical Mammalogy. The Sandhill Crone Press, Inc., U.S.A. 605 p.

STAPP, P., 1997. Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanism across multiple scales. Journal of Mammalogy 78: 1128-1143.

STEEN, I. y J.B. STEEN. 1965. Thermoregulatory importance of the beaver's tail. Comp Biochem Physiol A 15:267–270

STEPHENS, D.W. y J.R. KREBS, 1986. Foraging theory. Princeton, NJ: Princeton University Press. 261p.

STEWART, K.M., R.T. BOWYER, J.G. KIE y M.A. HURLEY. 2010. Spatial distributions of mule deer and North American elk: resource partitioning in a sage-steppe environment. The American Midland Naturalist 163:400-412.

STICKEL, L.F. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. J Journal of Mammalogy. 35: 1-15.

SUNQUIST, M.E., S.N. AUSTAD y F. SUNQUIST. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). Journal of Mammalogy. 68: 173-176.

SURING, L.H., S.D. FARLEY, G.V. HILDERBRAND, M.I. GOLDSTEIN, S. HOWLIN y W.P. ERICKSON. 2006. Patterns of landscape use by female brown bears on the Kenia Peninsula, Alaska. Journal of Wildlife Management 70:1580–1587.

SUTHERLAND, W. J. 1996. From individual behavior to population ecology. Oxford University Press, Oxford, UK.

SWEITZER, R.A. 1996. Predation or starvation: consequences of foraging decisions by porcupines (*Erethizon dorsatum*).Journal of Mammalogy 77:1068-1077.

TAITT, M. J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations: I. deermice (*Peromyscus maniculatus*). Journal of Animal Ecology 50:111–124

TAKAHASHI T. y E. SAKAGUCHI. 2000. Role of the furrow of the proximal colon in the production of soft and hard feces in nutrias, *Myocastor coypus*. Journal of Comparative Physiology B 170: 531-535.

TER BRAAK, C. J. F. 1987a. The analysis of vegetation-environment relationship by canonical correspondence analysis. Vegetation 69: 69-77.

TER BRAAK, C. J. F. 1987b. CANOCO- a for-TRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis, and redundancy analysis (version 2.1).- ITI-TNO, Wageningen, The Netherlands.

THOMAS D.L. y E.J. TAYLOR, 1990. Study designs and tests for comparing resource use and availability. Journal of Wildlife Management. 54(2): 322 - 330.

THOMAS, D.L. y E.J. TAYLOR. 2006. Study designs and tests for comparing resource use and availability II. Journal of Wildlife Management 70, 324–336.

TILMAN, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey

TORRE I. y A ARRIZABALAGA. 2009. Efectos de la estructura forestal sobre la abundancia del topillo rojo *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) en un encinar de la garrotxa (ne Catalunya). Galemys 21: 25-34

TORRE, I. Y A. ARRIZABALAGA. 2009. Efectos de la estructura forestal sobre la abundancia del topillo rojo *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) en un encinar de la garrotxa (ne catalunya) Galemys 21: 25-34.

TORRE, I., A. ARRIZABALAGA y M. DÍAZ. 2002. Ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758). Galemys 14 (2), 1-26.

TORRES-CONTRERAS, H. y F. BOZINOVIC. 1997. Food selection in an herbivorous rodent: balancing nutrition with thermoregulation. Ecology 78(7): 2230-2237.

TUFTO J., R. ANDERSEN y J. LINNELL. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid deer: the roe deer. Journal of Animal Ecology 65: 715-724.

TURNER, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. Annual Review of Ecology and Systematics 20:171-197.

TURNER, M.G. y Y.P. BRATTON, 1987. Fire, grazing, and the landscape heterogeneity of a Georgia Barrier Island.. En: Turner,M.G. (ed) Landscape heterogeneity and disturbance. Springer-Verlag, New York. Pp.85-101.

TURNER, M.G.(ed.). 1987. Landscape heterogeneity and disturbance. Springer-Verlag, New York.

TURNER, M.G., R.H. GARDNER y R.V. O'NEILL. 2001. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlag, New York City, NY.

UNDERWOOD, A.J., 1997. Experiments in Ecology. Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance. Cambridge Univ. Press, Cambridge

VAN DER ZEE, F.F., J. WIERTZ, C.J.F. TER BRAAK y R.C. APELDOORN. 1992. Landscape change as a possible cause of the badger Meles meles L. decline in the Netherlands. Biological Conservation 61:17–22.

VAN MANEN F.T. 1994. Black bear habitat use in the Great Smoky Mountains National Park. PhD thesis. Knoxville (TN): University of Tennessee.

VAN SOEST, 1994. Nitrogen Metabolism. Nutricional Ecology of the ruminant. Ithaca, New York: Cornell. Seg. Ed. 476 p.

VEGA ORDUZCOMO L. y P. STEVENSON. 2007. Dieta y preferencias alimenticias del chigüiro (*Hydrochoerus hydrochaeris*: Rodentia, Hydrochaeridae) en el Hato Chaparrito, departamento del Casanare, Colombia. En:

Aldana-Domínguez J., Vieira-Muñoz M.I. y Ángel-Escobar D (Eds). Estudios sobre la ecología del chigüiro (*hydrochoerus hydrochaeris*), enfocados a su manejo y uso sostenible en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C.-ColombiaVeláquez.

VELÁSQUEZ, J. 1994. Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Consejo de desarrollo científico y humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela, 990 p.

VICKERY, W.L. y D. RIVEST. 1992. The influence of weather on habitat use by small mammals. Ecography, 15: 205–211.

VICKERY, W.L. y J.R. BIDER. 1981. The influence of weather on rodent activity. Journal of Mammalogy 62:140-145.

WATANABE T y S. TAKATSUKI. 1993, Comparison of nitrogen and fiber concentrations in rumen and fecal contents of sika deer, Journal of the Mammalogical Society of Japan 18: 1, 43-8.

WATANABE T. y S. TAKATSUKI. 1993. Comparison of Nitrogen and Fiber Concentrations in Rumen and Fecal Contents of Sika Deer. Journal of the Mammalogical Society of Japan 18: 43-48

WAUTERS, L. y A.A. DHONDT. 1992. Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. Animal Behavior 43: 297-311.

WESTOBY, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. American Naturalist 108: 290-304.

WETZEL, R. y J.W. LOVETT. 1974. A collection of mammals from the Chaco ofParaguay, University of Connecticut Occasional Papers. Biological Science 2: 203-216.

WHITE, G.C., y R.A. GARROTT. 1990. Analysis of Radio-Tracking Data. Academic Press, Inc., Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, New York. 383p.

WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology 3: 385–397.

WIENS, J.A. 1992a. The ecology of bird communities, vol. 2. Cambridge University Press, Cambridge,UK. 539p.

WIENS, J.A. 1992b. What is landscape ecology, really? Landscape Ecology 7: 149-150.

WIENS, J.A., N.C. STENSETH, B. VAN HORNE y R.A. IMS.1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. Oikos 66: 369-380.

WILLIAMS V. J. y W. SENIOR. 1985. The Effects of Coprophagy in the Adult Rat on Rate of Passage of Digesta and on Digestibility of Food Fed Ad Libitum and in Restricted Amounts The Journal of Nutrition 1157-1143.

WOLFF J.O. y G.W. BARRETT. 2008. Landscape Ecology of the Golden Mouse. In The Golden Mouse Ecology and Conservation Edited by Gary W. Barrett University of Georgia, Athens, GA, USA George A. Feldhamer Southern Illinois University, Carbondale, IL, USA Pp 99-113

YABER M.C. y E.A. HERRERA. 1994. Vigilance, group size and social status in capybaras. Animal Behaviour 48:1301-1307.

YABER, M.C. y E.A. HERRERA. 1994. Vigilance, group size and social status in capybaras. Animal Behaviour 48: 1301-1307.

ZARA, J. L. 1973. Breeding and husbandry of the capybara, Hydrochoerus hydrochaeris, at Evansville Zoo. International Zoo Yearbook 13:137-139.

ZULOAGA, F.O. y O. MORRONE, 1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 74: 495-500.

Anexo I

Tabla I.1. Lista de especies de plantas vasculares presentes en el área de estudio (28°00 S 57°18W). Durante el período Noviembre de 2006 a Octubre de 2008. Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina.

Familia	Nombre cientifico	Ciclo de vida	Status
Acanthaceae	Justicia laevilinguis (Nees) Lindau	hierba palustre perenne	nativa
Alismataceae	Helanthium bolivianum (Rusby) Lehtonen & Myllys	hierba acuática anual	nativa
Alismataceae	Sagittaria rhombifolia Cham.	hierba palustre perenne	nativa
Amaranthaceae	Alternanthera philoxeroides (Mart.) Griseb.	hierba acuática perenne	endémica
Apiaceae	Centella asiatica (L.) Urb.	Hierba Perenne	nativa
Apiaceae	Eryngium elegans Cham. & Schltdl.	Hierba Perenne	nativa
Apiaceae	Eryngium sanguisorba Cham. & Schltdl.	Hierba Perenne	nativa
Apiaceae	Hydrocotyle ranunculoides L. f.	Hierba Perenne	nativa
Apiaceae	Hydrocotyle verticillata Thunb.	Hierba Perenne	nativa
Asteraceae	Baccharis articulata (Lam.) Pers.	Arbusto perenne	nativa
Asteraceae	Chrysolaena cognata (Less.) Dematteis	subarbusto perenne	nativa
Asteraceae	Chrysolaena flexuosa (Sims) H. Rob.	Hierba perenne	nativa
Asteraceae	*Conyza* aff. *bonariensis*	Hierba anual	nativa
Asteraceae	Erechtites hieraciifolius (L.) Raf. ex DC. var. cacalioides (Fisch. ex Spreng.) Griseb.	hierba anual	adventicia
Asteraceae	Eupatorium candolleanum Hook. & Arn.	Hierba Perenne	endémica
Asteraceae	Eupatorium laetevirens Hook. & Arn.	subarbusto perenne	nativa
Asteraceae	Eupatorium macrocephalum Less	Hierba Perenne	nativa
Asteraceae	Eupatorium subhastatum Hook. & Arn	subarbusto perenne	endémica
Asteraceae	Facelis aff. retusa (Lam.) Sch. Bip.	Hierba anual	endémica
Asteraceae	Gamochaeta filaginea (DC.) Cabrera	hierba perenne	endémica
Asteraceae	Mikania periplocifolia Hook. & Arn.	enredadera perenne	nativa
Asteraceae	Orthopappus angustifolius (Sw.) Gleason	Hierba Perenne	nativa
Asteraceae	Pterocaulon angustifolium DC.	Hierba Perenne	nativa
Asteraceae	Pterocaulon polystachyum DC.	Hierba Perenne	endémica
Asteraceae	*Vernonia cognata*	subarbusto perenne	nativa
Asteraceae	*Vernonia flexuosa*	Hierba Perenne	endémica
Asteraceae	*Vernonia flexuosa*	Hierba Perenne	endémica
Boraginaceae	Heliotropium sp1		
Callitrichaceae	Aff. Callitriche deflexa A. Braun ex Hegelm.	hierba anual	nativa
Campanulaceae	Lobelia hederacea Cham. var. Hederacea	Hierba perenne	nativa
Cyperaceae	Ascolepis brasiliensis (Kunth) Benth. ex C.B. Clarke	hierba Perenne	nativa
Cyperaceae	Bulbostylis capillaris (L.) C.B. Clarke var. elatior (Griseb.) Osten	Hierba anual	nativa
Cyperaceae	Cyperus aggregatus (Willd.) Endl. var. aggregatus	hierba perenne	nativa
Cyperaceae	Cyperus haspan L. var. Haspan	Hierba Perenne	nativa

Cyperaceae	Eleocharis filiculmis Kunth	hierba palustre perenne	nativa
Cyperaceae	Eleocharis minima Kunth	hierba palustre anual	nativa
Cyperaceae	Eleocharis obtusetrigona (Lindl. & Nees) Steud.	hierba acuática perenne	nativa
Cyperaceae	Eleocharis sellowiana Kunth	Hierba Perenne	nativa
Cyperaceae	Eleocharis viridans Kük. ex Osten	Hierba Perenne	endémica
Cyperaceae	Fimbristylis dichotoma (L.) Vahl	hierba acuática perenne	adventicia
Cyperaceae	Fuirena robusta Kunth	hierba palustre perenne	nativa
Cyperaceae	Fuirena sp1.	hierba palustre perenne	
Cyperaceae	Fuirena sp2.	hierba palustre perenne	
Cyperaceae	Kyllinga odorata Vahl	hierba palustre perenne	nativa
Cyperaceae	Kyllinga vaginata Lam.	hierba palustre perenne	nativa
Cyperaceae	Lipocarpha humboldtiana Nees	hierba palustre perenne	nativa
Cyperaceae	Aff. Oxycaryum cubense (Poepp. & Kunth) Palla	hierba acuática perenne	nativa
Cyperaceae	Aff. Oxycaryum cubense (Poepp. & Kunth) Palla	hierba acuática perenne	nativa
Cyperaceae	Rhynchospora barrosiana Guagl.	Hierba Perenne	nativa
Cyperaceae	Rhynchospora emaciata (Nees) Boeck.	Hierba Perenne	nativa
Cyperaceae	Scleria distans Poir.	Hierba Perenne	nativa
Droseraceae	Drosera brevifolia Pursh	hierba anual	nativa
Eriocaulaceae	Eriocaulon magnum Abbiatti	Hierba Perenne	endémica
Eriocaulaceae	Syngonanthus caulescens (Poir.) Ruhland	Hierba Perenne	nativa
Euphorbiaceae	Caperonia castaneifolia (L.) A. St.-Hil.	Arbusto perenne	nativa
Euphorbiaceae	Euphorbia papillosa A. St.-Hil.	Hierba Perenne	nativa
Fabaceae	Aeschynomene falcata (Poir.) DC.	hierba Perenne	nativa
Fabaceae	Aeschynomene lorentziana Bacigalupo & Vanni	hierba Perenne	nativa
Fabaceae	Aeschynomene montevidensis Vogel	hierba o arbusto perenne	nativa
Fabaceae	Arachis correntina (Burkart) Krapov. & W.C. Greg.	Hierba Perenne	Endémica
Fabaceae	Chamaecrista rotundifolia (Pers.) Greene	hierba o arbusto perenne	nativa
Fabaceae	Desmodium barbatum (L.) Benth	hierba anual	nativa
Fabaceae	Indigofera asperifolia Bong. ex Benth.	Hierba Perenne	nativa
Fabaceae	Stylosanthes guianensis (Aubl.) Sw. var. subviscosa Benth.		
Fabaceae	Zornia gemella (Willd.) Vogel	Hierba Perenne	nativa
Hydrocharitaceae	Limnobium laevigatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	hierba acuática perenne	nativa
Hydroleaceae	Hydrolea spinosa L. var. paraguayensis (Chodat) Davenp.	hierba o subarbusto perenne	nativa
Hypoxidaceae	Hypoxis decumbens L.	Hierba Perenne	nativa
Iridaceae	Sisyrinchium micranthum Cav.	Hierba Perenne	nativa
Iridaceae	Sisyrunchium sp		
Juncaceae	Juncus microcephalus Kunth	Hierba Perenne	nativa
Lamiaceae	Hyptis brevipes Poit.	Hierba Perenne	nativa
Lentibulariaceae	Utricularia gibba L.	hierba acuatica perenne	nativa
Limnocharitaceae	Hydrocleys nymphoides (Willd.) Buchenau	hierba acuática perenne	nativa
Limnocharitaceae	Hydrocleys nymphoides (Willd.) Buchenau	hierba acuática perenne	nativa
Lythraceae	Cuphea carthagenensis (Jacq.) J.F. Macbr.	hierba o subarbusto perenne	nativa
Marsileaceae	Regnellidium diphyllum Lindm.	hierba acuatica perenne	endemica

Mayacaceae	Mayaca fluviatilis Aubl	Hierba Perenne	nativa
Melastomataceae	Acisanthera alsinaefolia (DC.) Triana	Hierba Perenne	nativa
Melastomataceae	Tibouchina gracilis (Bonpl.) Cogn.	hierba o subarbusto perenne	nativa
Menyanthaceae	Nymphoides indica (L.) Kuntze	hierba acuatica perenne	nativa
Molluginaceae	Glinus radiatus (Ruiz & Pav.) Rohrb.	hierba anual	nativa
Onagraceae	Ludwigia grandiflora (Michx.) Greuter & Burdet ssp. grandiflora	Hierba perenne	nativa
Onagraceae	Ludwigia irwinii Ramamoorthy	subarbusto perenne	nativa
Onagraceae	Ludwigia leptocarpa (Nutt.) H. Hara	hierba o subarbusto perenne	nativa
Onagraceae	Ludwigia peploides (Kunth) P.H. Raven	Hierba Perenne	nativa
Onagraceae	Ludwigia sericea (Cambess.) H. Hara	arbusto o subarbusto perenne	nativa
Onagraceae	Oenothera sp,		
Ophioglossaceae	Ophioglossum ellipticum Hook. & Grev.	Hierba Perenne	nativa
Orchidaceae	Habenaria aff. repens Nutt.	hierba palustre perenne	nativa
Orobanchaceae	*Buchnera longifolia*	hierba parásita perenne	nativa
Phyllanthaceae	Phyllanthus stipulatus (Raf.) G.L. Webster	hierba anual o bioanual	nativa
Plantaginaceae	Bacopa dubia Chodat & Hassl.	hierba anual	nativa
Plantaginaceae	Bacopa salzmannii (Benth.) Wettst	Hierba anual	nativa
Plantaginaceae	Estemodia sp.		
Plantaginaceae	Gratiola peruviana L.	hierba perenne	nativa
Plantaginaceae	Scoparia dulcis L.	hierba o subarbusto perenne	nativa
Plantaginaceae	Scoparia montevidensis (Spreng.) R.E. Fr.	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Andropogon lateralis Nees	hierba perenne	nativa
Poaceae	Andropogon selloanus (Hack.) Hack.	hierba perenne	nativa
Poaceae	*Anthaenantia lanata*	hierba perenne	nativa
Poaceae	Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhlm.	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Digitaria eriostachya Mez	hierba anual	nativa
Poaceae	Eragrostis bahiensis Schrad. ex Schult.	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Eragrostis hypnoides (Lam.) Britton, Stern & Poggenb.	hierba anual	nativa
Poaceae	Imperata brasiliensis Trin.	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Luziola peruviana Juss. ex J.F. Gmel.	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Panicum aff. pedersenii Zuloaga	Hierba Perenne	endémica
Poaceae	Panicum dichotomiflorum Michx	hierba anual	nativa
Poaceae	Panicum schwackeanum Mez	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Panicum stoloniferum Poir.	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Paspalum acuminatum Raddi	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Paspalum almum Chase	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Paspalum nicorae Parodi	Hierba Perenne	endemica
Poaceae	Paspalum notatum Flüggé	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Paspalum pumilum Nees	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Paspalum sp1		
Poaceae	Setaria parviflora (Poir.) Kerguélen	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Steinchisma decipiens (Nees ex Trin.) W.V. Br	Hierba Perenne	nativa
Poaceae	Steinchisma laxa (Sw.) Zuloaga	hierba perenne	nativa

Polygalaceae	Polygala leptocaulis Torr. & A. Gray	hierba anual	nativa
Polygalaceae	Polygala longicaulis Kunth	hierba anual	nativa
Polygalaceae	Polygala molluginifolia A. St.-Hil. & Moq.	hierba anual o bioanual	nativa
Polygalaceae	Polygala timoutoides Chodat	hierba anual	nativa
Polygonaceae	Polygonum meisnerianum Cham. & Schltdl.	Hierba Perenne	nativa
Polygonaceae	Polygonum punctatum Elliott	hierba anual o bioanual	nativa
Pontederiaceae	Pontederia subovata (Seub.) Lowden	hierba acuatica perenne	nativa
Primulaceae	Centunculus minimus L.	Hierba anual	adventicia
Ranunculaceae	Ranunculus bonariensis Poir	Hierba anual	nativa
Rubiaceae	Borreria ocymoides (Burm. f.) DC	Hierba anual	nativa
Rubiaceae	Cephalanthus glabratus (Spreng.) K. Schum.	Arbusto perenne	nativa
Rubiaceae	Diodia kuntzei K. Schum.	hierba anual	nativa
Rubiaceae	Hedyotis salzmannii sinónimo de Oldenlandia salzmannii (DC.) Benth. & Hook	hierba anual	nativa
Salviniaceae	Salvinia biloba Raddi	hierba acuatica perenne	nativa
Solanaceae	Solanum americanum Mill.	hierba o subarbusto perenne	nativa
Solanaceae	Solanum reflexum Schrank	subarbusto perenne	nativa
Sterculiaceae	Melochia villosa (Mill.) Fawc. & Rendle var. tomentosa (K. Schum.) Goldberg	subarbusto perenne	nativa
Thelypteridaceae	Thelypteris interrupta (Willd.) K. Iwats	Hierba Perenne	nativa
Verbenaceae	Lippia sp		
Verbenaceae	Lippia turnerifolia Cham. var. Turnerifolia	hierba o subarbusto perenne	nativa
Xyridaceae	Xyris guaranitica Malme	Hierba Perenne	nativa
Xyridaceae	Xyris jupicai Rich.	hierba anual	nativa

Tabla I.2. Porcentaje de cobertura media de cada especie de plantas vasculares presentes en el área de estudio (28°00 S 57°18W). Durante el período Noviembre de 2006 a Octubre de 2008. Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. B: Bajo; BE: Bajo embalsado; IA: Interfase alta; IB: Interfase baja; LT: Lagunas temporarias; A: Alto

Familia	Nombre científico	B	BE	IA	IB	LT	A
Melastomataceae	Acisanthera alsinaefolia (DC.) Triana		0,03928	0,3589985	0,1028193	0,1129663	0,3300433
Fabaceae	Aeschynomene falcata (Poir.) DC.						0,0780641
Fabaceae	Aeschynomene lorentziana Bacigalupo & Vanni						0,0278219
Fabaceae	Aeschynomene montevidensis Vogel	0,0093703	0,1559175		0,0329381		
Amaranthaceae	Alternanthera philoxeroides (Mart.) Griseb.		0,0903306				
Poaceae	Andropogon lateralis Nees		0,0104231	0,1062996		0,0052709	12,288753
Poaceae	Andropogon selloanus (Hack.) Hack.						0,4071737
Poaceae	*Anthaenantia lanata*						r
Fabaceae	Arachis correntina (Burkart) Krapov. & W.C. Greg.						0,0369517
Cyperaceae	Ascolepis brasiliensis (Kunth) Benth. ex C.B. Clarke		0,2225687				
Poaceae	Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhlm.	0,0004436		4,9008895	0,5288175	1,6979476	11,361253
Asteraceae	Baccharis articulata (Lam.) Pers.			0,0023946			
Plantaginaceae	Bacopa dubia Chodat & Hassl.						2,853E-05
Plantaginaceae	Bacopa salzmannii (Benth.) Wettst	1,2782146	2,379169	2,5638712	0,2650095	0,7006434	0,0206549
Rubiaceae	Borreria ocymoides (Burm. f.) DC			0,1404853		0,0661184	0,0075332
Cyperaceae	Bulbostylis capillaris (L.) C.B. Clarke var. elatior (Griseb.) Osten						r
Callitrichaceae	Aff. Callitriche deflexa A. Braun ex Hegelm.				0,0068362		
Euphorbiaceae	Caperonia castaneifolia (L.) A. St.-Hil.					0,0474345	
Apiaceae	Centella asiatica (L.) Urb.		7,608E-05	4,2080439	0,9672844	2,9645191	4,3647069
Primulaceae	Centunculus minimus L.			0,0750673		0,0353252	0,0001893
Rubiaceae	Cephalanthus glabratus (Spreng.) K. Schum.	5,1103794	3,8885456		0,0823452		
Fabaceae	Chamaecrista rotundifolia (Pers.) Greene		0,004717				0,0865065
Asteraceae	Chrysolaena cognata (Less.) Dematteis						r
Asteraceae	Chrysolaena flexuosa (Sims) H. Rob.			0,0300188	0,6770451	0,0048607	0,0655362
Asteraceae	*Conyza* aff. *bonariensis*	0,1168408		0,155377	0,0788118	0,1246194	0,0006765
Lythraceae	Cuphea carthagenensis (Jacq.) J.F. Macbr.			0,0001371			0,0210099
Cyperaceae	Cyperus aggregatus (Willd.) Endl. var. aggregatus				0,0001282		
Cyperaceae	Cyperus haspan L. var. Haspan	0,3991304	0,2577151	0,0240674	0,3714343	0,0951837	2,01E-05
Fabaceae	Desmodium barbatum (L.) Benth						0,5957671
Poaceae	Digitaria eriostachya Mez						r
Rubiaceae	Diodia kuntzei K. Schum.			0,0960176	0,0064122		0,0374765
Droseraceae	Drosera brevifolia Pursh						0,0067616
Cyperaceae	Eleocharis filiculmis Kunth	0,1304348	0,1538146	0,8082329	0,074195		
Cyperaceae	Eleocharis minima Kunth	2,9804738	8,6361209	10,154541	4,1655344	5,2784341	0,4813415
Cyperaceae	Eleocharis obtusetrigona (Lindl. & Nees) Steud.		0,1766301	0,1482091	0,0770719	0,0474345	
Cyperaceae	Eleocharis sellowiana Kunth	1,711283	3,0502371	3,4157037	0,5097102	0,7001023	0,2378562

Cyperaceae	Eleocharis viridans Kük. ex Osten	1,5434783		0,1906318	1,8014311	0,9400675	
Poaceae	Eragrostis bahiensis Schrad. ex Schult.		0,0781043	0,1808093	0,1255648	0,0281405	0,6264587
Poaceae	Eragrostis hypnoides (Lam.) Britton, Stern & Poggenb.	0,2424732		0,077321	2,405047	0,8147495	
Asteraceae	Erechtites hieraciifolius (L.) Raf. ex DC. var. cacalioides (Fisch. ex Spreng.) Griseb.	0,0386374		0,0165539	0,0279183		0,0002805
Eriocaulaceae	Eriocaulon magnum Abbiatti	0,6921739	1,0844597				
Apiaceae	Eryngium elegans Cham. & Schltdl.						0,0600684
Apiaceae	Eryngium sanguisorba Cham. & Schltdl.					0,0518269	0,0293473
Plantaginaceae	Estemodia sp.			0,044853	0,0188218	0,1023238	
Asteraceae	Eupatorium candolleanum Hook. & Arn.						r
Asteraceae	Eupatorium laetevirens Hook. & Arn.	2,5921518	4,2871588	0,1168008	0,5081807	0,3921471	0,0085507
Asteraceae	Eupatorium macrocephalum Less		0,4008766	0,018659			0,0211257
Asteraceae	Eupatorium subhastatum Hook. & Arn						0,0003386
Euphorbiaceae	Euphorbia papillosa A. St.-Hil.						0,0408709
Asteraceae	Facelis aff. retusa (Lam.) Sch. Bip.			6,242E-05			
Cyperaceae	Fimbristylis dichotoma (L.) Vahl			0,1009875	0,0971356	0,0792113	0,1951712
Cyperaceae	Fuirena robusta Kunth		r				
Cyperaceae	Fuirena sp1.	0,2404348	0,0986397	0,7447021	0,1950626	0,9603316	0,1711179
Cyperaceae	Fuirena sp2.		0,0661086				
Asteraceae	Gamochaeta filaginea (DC.) Cabrera			0,2033463	0,0043135	0,0808848	0,009565
Molluginaceae	Glinus radiatus (Ruiz & Pav.) Rohrb.				0,0422119	0,1718451	
Plantaginaceae	Gratiola peruviana L.			0,1564094	0,6849087	1,1269774	0,0219866
Orchidaceae	Habenaria aff. repens Nutt.		0,0556517				
Alismataceae	Helanthium bolivianum (Rusby) Lehtonen & Myllys	2,0037268	1,1544725	2,3130855	0,8059042	0,3765841	0,0193811
Boraginaceae	Heliotropium sp1	0,2495188	0,7975509	0,096564	0,0852515	0,0646412	
Limnocharitaceae	Hydrocleys nymphoides (Willd.) Buchenau	0,326087					
Apiaceae	Hydrocotyle ranunculoides L. f.		1,4119657				
Apiaceae	Hydrocotyle verticillata Thunb.	2,2523828	4,1454832	7,3327254	2,2914467	1,4933317	0,1668943
Hydroleaceae	Hydrolea spinosa L. var. paraguayensis (Chodat) Davenp.	6,5492826	10,657482	2,6413826	1,1902841	0,6829224	0,0202145
Hypoxidaceae	Hypoxis decumbens L.						0,074794
Lamiaceae	Hyptis brevipes Poit.	1,5558857	0,0457181	1,5079493	0,2177686	1,9449693	0,3452519
Poaceae	Imperata brasiliensis Trin.	0,2643478					
Fabaceae	Indigofera asperifolia Bong. ex Benth.						0,022343
Juncaceae	Juncus microcephalus Kunth		0,4293853	0,4524829	0,5762285	1,2077098	0,0224571
Acanthaceae	Justicia laevilinguis (Nees) Lindau	0,1304348			0,1921388		
Cyperaceae	Kyllinga odorata Vahl						0,2136816
Cyperaceae	Kyllinga vaginata Lam.			r			
Hydrocharitaceae	Limnobium laevigatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	r					
Cyperaceae	Lipocarpha humboldtiana Nees						2,154E-05
Verbenaceae	Lippia sp						0,0004217
Verbenaceae	Lippia turnerifolia Cham. var. Turnerifolia			r			

Onagraceae	Ludwigia grandiflora (Michx.) Greuter & Burdet ssp. grandiflora	0,8301437	0,5738705	0,7915212	1,0233552	1,3229597	0,0239125
Onagraceae	Ludwigia irwinii Ramamoorthy	0,1043478	0,0824553	0,3238963	0,0870249	0,2788323	0,0158562
Onagraceae	Ludwigia leptocarpa (Nutt.) H. Hara	0,0003916	0,0558477	0,003584	0,0633794	0,0096117	
Onagraceae	Ludwigia peploides (Kunth) P.H. Raven	0,2996059	1,2842597				
Onagraceae	Ludwigia sericea (Cambess.) H. Hara	0,6563985	0,1170134	0,2301455	0,2005508	0,1863862	0,0348492
Poaceae	Luziola peruviana Juss. ex J.F. Gmel.	7,9349909	9,7293899	4,9089736	8,5354405	6,7762751	0,0634239
Mayacaceae	Mayaca fluviatilis Aubl	1,64	0,6004879	0,1787365	0,3381313	1,5604778	
Sterculiaceae	Melochia villosa (Mill.) Fawc. & Rendle var. tomentosa (K. Schum.) Goldberg						0,1209597
Asteraceae	Mikania periplocifolia Hook. & Arn.	0,9130435	0,7616681	0,0034083	0,0299809		
Menyanthaceae	Nymphoides indica (L.) Kuntze	3,2923183	2,8267459	2,3800951	2,423832	2,2328738	0,0492008
Onagraceae	Oenothera sp,			0,0061387			
Rubiaceae	Hedyotis salzmannii sinónimo de Oldenlandia salzmannii (DC.) Benth. & Hook	4,2308742	9,6795919	7,0756275	5,2269079	9,7247039	0,69781
Ophioglossaceae	Ophioglossum ellipticum Hook. & Grev.			0,4036423		0,1982603	0,3783296
Asteraceae	Orthopappus angustifolius (Sw.) Gleason						0,031058
Cyperaceae	Aff. Oxycaryum cubense (Poepp. & Kunth) Palla		0,0001133		0,104505		
Cyperaceae	Aff. Oxycaryum cubense (Poepp. & Kunth) Palla						
Poaceae	Panicum aff. pedersenii Zuloaga		0,1022156		0,0329381		
Poaceae	Panicum dichotomiflorum Michx			1,3678054	2,0957134	1,3639273	0,5180265
Poaceae	Panicum schwackeanum Mez	0,735452	5,532242	0,8672027		0,7590569	1,4848168
Poaceae	Panicum stoloniferum Poir.					0,492387	0,0271621
Poaceae	Paspalum acuminatum Raddi			0,0266945			
Poaceae	Paspalum almum Chase			0,292223	0,0057511	0,0823726	4,2292594
Poaceae	Paspalum nicorae Parodi						0,0065808
Poaceae	Paspalum notatum Flüggé						0,0618701
Poaceae	Paspalum pumilum Nees	0,0003916	0,2090183	9,689504	2,5695783	3,5153169	9,8573747
Poaceae	Paspalum sp1			0,0157233		0,0307928	0,1993727
Phyllanthaceae	Phyllanthus stipulatus (Raf.) G.L. Webster						0,0060427
Polygalaceae	Polygala leptocaulis Torr. & A. Gray						r
Polygalaceae	Polygala longicaulis Kunth						0,0001781
Polygalaceae	Polygala molluginifolia A. St.-Hil. & Moq.						0,00047
Polygalaceae	Polygala timoutoides Chodat			0,0031209		0,0051321	0,0700701
Polygonaceae	Polygonum meisnerianum Cham. & Schltdl.						r
Polygonaceae	Polygonum punctatum Elliott	1,4441379	2,7766517	1,0194074	7,8085763	7,8450784	0,0008883
Pontederiaceae	Pontederia subovata (Seub.) Lowden	24,412838	0,4471306	2,9087299	15,192043	9,9749686	0,0169206
Asteraceae	Pterocaulon angustifolium DC.						r
Asteraceae	Pterocaulon polystachyum DC.			0,1047169			
Ranunculaceae	Ranunculus bonariensis Poir		0,0483793	0,0530654		0,6471331	
Marsileaceae	Regnellidium diphyllum Lindm.		0,1710766		0,0823452		
Cyperaceae	Rhynchospora barrosiana Guagl.		0,0063315	3,8688087	0,2530979	2,8028324	10,666225
Cyperaceae	Rhynchospora emaciata (Nees) Boeck.	0,1330696	0,2406976	0,4726805	0,0864889	0,4053987	6,4787974

Alismataceae	Sagittaria rhombifolia Cham.		0,3917323				
Salviniaceae	Salvinia biloba Raddi	6,6774232	0,5017111	0,21318	1,9376207	1,2056252	
Cyperaceae	Scleria distans Poir.		0,4055948				0,9733266
Plantaginaceae	Scoparia dulcis L.		0,0339942	0,7673829	0,793766	0,5662201	0,0427899
Plantaginaceae	Scoparia montevidensis (Spreng.) R.E. Fr.						0,0327519
Poaceae	Setaria parviflora (Poir.) Kerguélen						0,1920951
Iridaceae	Sisyrinchium micranthum Cav.						0,1890542
Iridaceae	Sisyrunchium sp			r			
Solanaceae	Solanum americanum Mill.						
Solanaceae	Solanum reflexum Schrank		0,7031358		8,352E-05	0,0001167	
Poaceae	Steinchisma decipiens (Nees ex Trin.) W.V. Br			0,0932059		0,0547346	0,5083748
Fabaceae	Stylosanthes guianensis (Aubl.) Sw. var. subviscosa Benth.						0,0079822
Eriocaulaceae	Syngonanthus caulescens (Poir.) Ruhland	0,0562219	0,7934393			0,0350098	0,0002518
Thelypteridaceae	Thelypteris interrupta (Willd.) K. Iwats		0,0373134				
Melastomataceae	Tibouchina gracilis (Bonpl.) Cogn.						0,5269795
Lentibulariaceae	Utricularia gibba L.	0,0199442	0,007852				
Asteraceae	*Vernonia cognata*						r
Asteraceae	*Vernonia flexuosa*						r
Asteraceae	*Vernonia flexuosa*						r
Xyridaceae	Xyris guaranitica Malme						0,0085593
Xyridaceae	Xyris jupicai Rich.	1,1374799	4,3248418	0,3232095		0,1575111	0,2279225
Fabaceae	Zornia gemella (Willd.) Vogel						0,0420825
Orobanchaceae	*Buchnera longifolia*						r
Limnocharitaceae	Hydrocleys nymphoides (Willd.) Buchenau	0,026087					
Campanulaceae	Lobelia hederacea Cham. var. Hederacea					0,0078119	0,2288095
Poaceae	Steinchisma laxa (Sw.) Zuloaga						r
Asteraceae	*Vernonia cognata*						r
Cyperaceae	Cyperacea X	0,4295935	0,1189794		0,0078765		
Cyperaceae	Cyperacea Y						r
Cyperaceae	Cyperacea Z						r
	Dicotiledonea 1						0,00010
	Dicotiledonea 2						0,00010
	Angiosperma acuática					0,13	
	Dicotiledonea 3		0,095				
	Dicotiledones 4	1,087					
	AL+SD	11,379	9,299	8,659	14,456	12,41	2,621
	MS	5,278	3,345	8,912	17,102	12,382	26,419

Anexo II

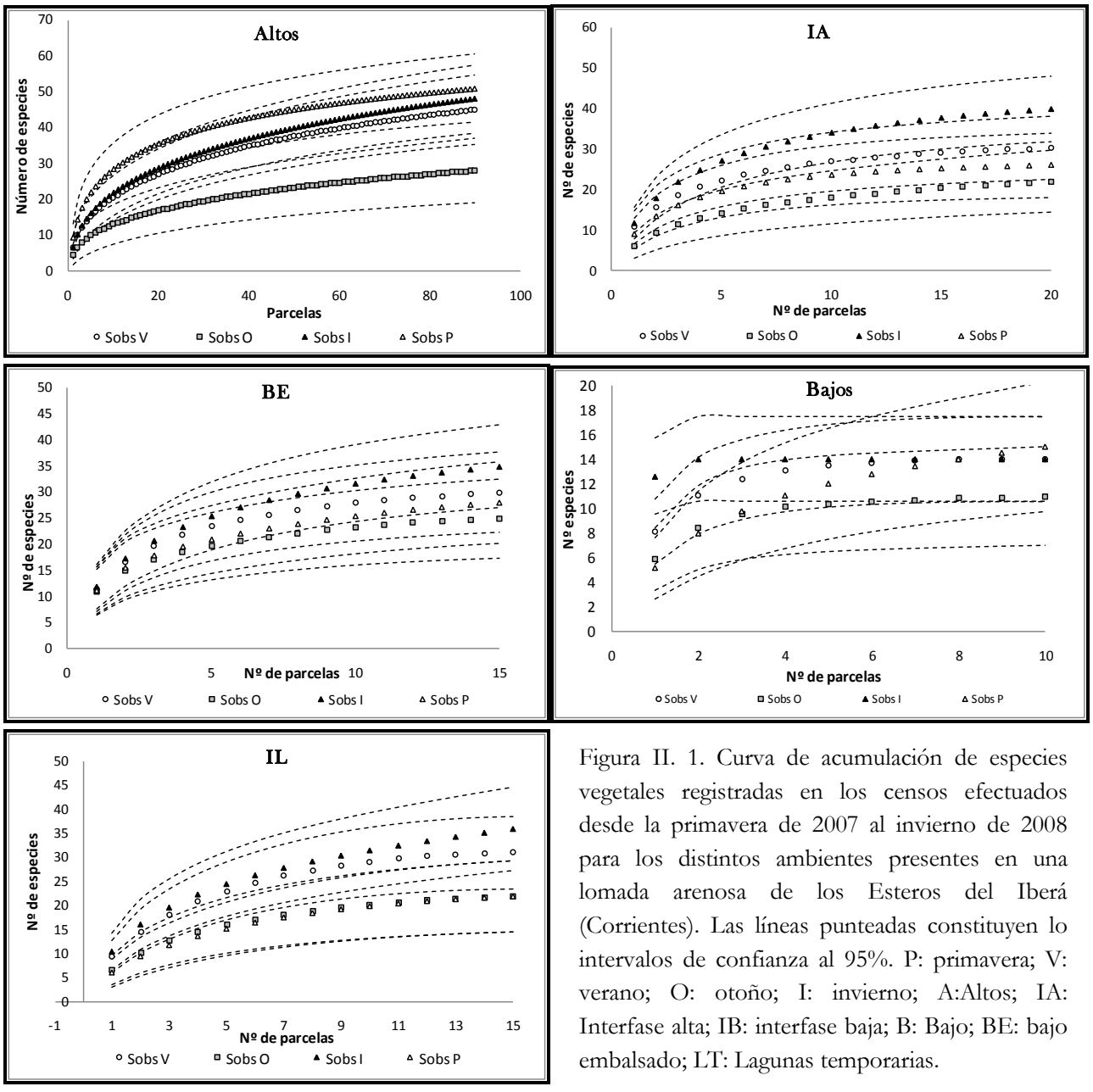


Figura II. 1. Curva de acumulación de especies vegetales registradas en los censos efectuados desde la primavera de 2007 al invierno de 2008 para los distintos ambientes presentes en una lomada arenosa de los Esteros del Iberá (Corrientes). Las líneas punteadas constituyen lo intervalos de confianza al 95%. P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno; A:Altos; IA: Interfase alta; IB: interfase baja; B: Bajo; BE: bajo embalsado; LT: Lagunas temporarias.

Apéndice I

Figura I.1. Plataformas sobre las cuales se realizaban los muestreos de barrido instantáneos de los grupos de carpinchos desde la salida hasta la puesta del sol.

Figura I.2. A. Carpincho macho con morrillo desarrollado. B. Carpincho hembra, sin desarrollo de morrillo.

Figura I. 3. A. Visualización de testículos en el macho. B. Carpincho hembra.

Figura I. 4. Entrepierna rosada de la hembra

Figura. I. 5. Carpincho pastoreando.

Figura I. 6. Carpincho descansando mientras es acicalado por un carancho

Figura I. 7. Carpincho descansando mientras es acicalado por un carancho.

Figura I. 8. Evento de cópula en tierra (generalmente es en el agua).

Figura I. 8. Hembra amamantando varias crías.