

Respuesta a largo plazo del puma (*Puma concolor*) a una declinación poblacional de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) en el desierto del Monte, Argentina

MARCELO EM PESSINO^{1,✉}, JOSÉ H SARASOLA^{1,2}, CLAUDIO WANDER¹ & NESTOR BESOKY¹

¹ Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Univ. Nac. de La Pampa, Santa Rosa, La Pampa, ARGENTINA
² Dirección actual: Estación Biológica de Doñana, Sevilla, ESPAÑA

RESUMEN. El presente trabajo tuvo como objetivo examinar la dieta del puma (*Puma concolor*) en el área del Parque Nacional Lihue Calel, durante los períodos 1994–1997 y 2000. La muestra analizada consistió en 198 heces a partir de las cuales se identificaron 244 individuos presa, resultando el 97% mamíferos, el 2% aves y el 1% reptiles. En términos de biomasa relativa las grandes presas (> 20 kg) representaron el 40.6%, las presas medianas (1–20 kg) el 59.1% y las presas pequeñas (< 1 kg) el 0.3%. Entre 1994 y 1996 las vizcachas (*Lagostomus maximus*) fueron la principal presa del puma, a pesar de estar sufriendo una disminución de sus poblaciones. Este proceso quedó evidenciado en la dieta por una notable reducción y la posterior desaparición de esta presa. Paralelamente se incrementó el consumo de otras presas medianas, especialmente armadillos (*Chaetophractus villosus* y *Zaedyus pichiy*) y ungulados (*Sus scrofa* y *Lama guanicoe*). Durante el período de estudio los valores de amplitudes de nicho trófico y peso promedio de presas fueron, en general, superiores a los registrados para el área en trabajos previos.

ABSTRACT. Long-term response of puma (*Puma concolor*) to a population decline of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) in the Monte desert, Argentina: We examined puma (*Puma concolor*) food habits between 1994–1997 and 2000 in Lihue Calel National Park area. Using fecal analysis we identified 244 prey items in 198 feces. Mammalian species accounted for 97% of all prey items, birds 2% and reptiles 1%. In terms of relative biomass, large preys (> 20 kg) made up 40.6% of the diet, medium preys (1–20 kg) 59.1% and small preys (< 1 kg) 0.3%. From 1994 to 1996 plains vizcachas (*Lagostomus maximus*) were the staple prey of pumas, even though they were declining. This process was evidenced in the reduction and subsequent disappearance of vizcachas in pumas diet. Parallely, there was an increase of other medium-sized preys, especially armadillos (*Chaetophractus villosus* and *Zaedyus pichiy*), and ungulates (*Sus scrofa* and *Lama guanicoe*). During the study period, both the breadth of diet and the mean weight of vertebrate prey were generally higher than those recorded during previous studies in the same area.

INTRODUCCIÓN

El puma (*Puma concolor*) es una especie de extensa distribución geográfica y ecológica en el continente americano, demostrando un alto grado de plasticidad en el uso de diferentes hábitats y presas (Anderson 1983; Iriarte et al. 1990; Nowell & Jackson 1996; Weaver et al. 1996). Son numerosos los estudios sobre la biología y la ecología de esta especie realizados en el hemisferio norte (Anderson 1983; Currier 1983; Nowell & Jackson 1996). En cambio, en América del Sur los trabajos son escasos y fue-

ron realizados principalmente a partir de la década del 80'. Exceptuando el estudio de Franklin et al. (1999) sobre la ecología del puma en la Patagonia chilena y la estimación de abundancias relativas de Muñoz Pedreros et al. (1995), el resto de los trabajos se centran, en su mayoría, en descripciones de la dieta, el comportamiento predatorio y los efectos de la predación sobre la dinámica poblacional de las presas (Courtin et al. 1980; Wilson 1984; Yáñez et al. 1986; Cajal & Lopez 1987; Emmons 1987; Iriarte et al. 1991; Rau et al. 1991; Branch 1995; Branch et al. 1996a; Taber et al. 1997; Novaro et al. 2000).

✉ Fac. de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam, Avenida Uruguay 151; 6300 Santa Rosa, La Pampa, ARGENTINA. mepessino@yahoo.com.ar

Recibido: 16 mayo 2001; Revisado: 14 agosto 2001
Aceptado: 7 septiembre 2001

Los grandes ungulados, particularmente ciervos, son la principal presa del puma en América del Norte, llegando a constituir el 70% de la dieta (Iriarte et al. 1990). Esto no debería sorprender, considerando que es una especie morfológicamente adaptada para capturar presas de igual o mayor tamaño que el propio, característica que comparte con otros grandes felinos (Kruuk 1986; Sunquist & Sunquist 1989). Sin embargo, en América Central y del Sur las presas de tamaño mediano y pequeño están presentes también en importantes proporciones, llegando a ser en ocasiones el componente principal en la dieta (Rau et al. 1991; Taber et al. 1997). Hay dos trabajos realizados en el hemisferio sur que se caracterizan por ser de largo plazo y por estar basados en muestreos anuales. En ambos, los mamíferos de tamaño mediano fueron los más consumidos y las variaciones en la disponibilidad de algunas de las presas se reflejaron en sus proporciones en la dieta. En el Parque Nacional Torres del Paine (Chile), la liebre (*Lepus capensis*) se mantuvo como la principal presa del puma, en tanto la presencia de restos de guanaco (*Lama guanicoe*) en las heces se incrementó paralelamente al aumento de sus poblaciones (Iriarte et al. 1991). En el Parque Nacional Lihue Calel (Argentina), una disminución de más de 90% de la población de vizcachas (*Lagostomus maximus*) se tradujo en una reducción del 33% de su presencia en las heces, aumentando las presas de mayor y menor tamaño (ungulados y roedores; Branch et al. 1996a). La disminución de las poblaciones de vizcachas, incluyendo extinciones locales en el Parque, forma parte de un extendido proceso de extinción natural de la especie en el arbustal semi-árido de Argentina (Branch et al. 1996b).

El presente trabajo tuvo como objetivo examinar los cambios en la dieta del puma en el Parque Nacional Lihue Calel durante el período en que las poblaciones de vizcachas continuaron el proceso de declinación indicado, intentándose establecer además si estos cambios involucraron un incremento en la diversidad de presas consumidas, o bien la especialización hacia alguna otra presa.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Lihue Calel (38°00'S; 65°35'O) está situado en la provincia de La

Pampa, Argentina. El clima de la región está caracterizado por veranos cálidos e inviernos fríos con precipitaciones escasas (promedio anual 1990–1999 (\pm DE) = 447 ± 137 mm), distribuidas en forma irregular a lo largo del año.

El Parque tiene una superficie de 9901 ha y comprende cordones de sierras rocosas y escarpadas (altitud 590 m) que determinan una marcada diversidad microclimática y ambiental (P Steibel & H Troiani, Universidad Nacional de La Pampa, com. pública). Fitogeográficamente ubicado en la Provincia del Monte (Cabrera 1976), su vegetación consiste en un mosaico de jarillas (*Larrea divaricata*, *L. cuneifolia*, *L. nitida*), parches de arbustal mixto (*Condalia microphylla*, *Prosopis alpataco*, *Cercidium praecox*) y áreas abiertas con gramíneas y otras herbáceas. El parque está rodeado de una planicie cubierta por arbustal xerófilo, en la que se encuentran establecimientos rurales dedicados a la cría de ganado doméstico.

MÉTODOS

La determinación del hábito alimenticio del puma se realizó a través del análisis de 198 heces colectadas de forma oportunista a lo largo de caminos del parque entre los años 1994–1997 y en 2000. Las heces se conservaron para su análisis, previa esterilización en autoclave, dentro de sobres de papel madera depositados en un sitio fresco y seco. Los restos que sufrieron menores modificaciones o que permanecieron inalterados luego del proceso digestivo (pelos, plumas, restos óseos y córneos) fueron separados y comparados macroscópicamente y/o microscópicamente con material proveniente de colecciones de referencia de las presas potenciales del puma en el área de estudio (Korschgen 1980; Chehébar & Martín 1989).

Las muestras fueron agrupadas por año, calculando sobre una base anual la frecuencia de aparición de cada presa y la amplitud de nicho trófico, esta última mediante la expresión de Levins (1968):

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2},$$

donde p_i es la proporción relativa de presas de la categoría i en la dieta. Para permitir la comparación de los nichos tróficos calculados con los de otros estudios similares, calculamos

también el nicho trófico estandarizado B_{sta} (Colwell & Futuyma 1971) de la forma:

$$B_{sta} = \frac{(B_{obs} - B_{min})}{(B_{max} - B_{min})},$$

donde B_{obs} es la amplitud de nicho trófico observada, B_{min} es la amplitud mínima de nicho trófico (igual a 1 cuando todas las presas corresponden a una sola categoría o taxón) y B_{max} es el máximo valor de amplitud de nicho trófico (igual al número de categorías o taxa efectivamente tomados como presa). Para cada muestra anual se calculó el correspondiente peso promedio de las presas de vertebrados consumidas por el puma, sumando los productos de las frecuencias de cada taxón por su peso (transformado logarítmicamente) y dividiendo luego por el número total de taxa en la muestra (Iriarte et al. 1990). La información sobre el peso de cada especie presa fue tomada de Larrieu et al. (1983), Fitzgerald et al. (1991), Redford & Eisenberg (1992), Tiranti (1992), Branch et al. (1996a) y de datos no publicados (R Ojeda, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, com. pers.). La frecuencia de aparición (porcentaje del total de heces en el que una presa es hallada) fue utilizada para calcular la biomasa relativa consumida. La ecuación

$$C = 1.98 + 0.035 \cdot W,$$

donde C es un factor de corrección y W es el peso promedio de la presa, fue utilizada para corregir la sub-representación en las heces de las presas de mayor tamaño (Ackerman et al. 1984). No se corrigieron los valores de las presas de peso menor a 2 kg. En todos los casos, los individuos consumidos fueron considerados como ejemplares adultos, aún cuando este supuesto deja la posibilidad de sobreestimar los cálculos realizados.

Para valorar las diferencias anuales en la dieta y hacer comparables nuestros resultados con estudios anteriores en la misma área, las presas fueron divididas en cuatro grupos: vizcachas (4.5 kg; Branch et al. 1996a), pequeños mamíferos (<1 kg), otras presas de tamaño mediano (1–20 kg) y grandes presas (>20 kg). Las frecuencias de presas en estas categorías fueron comparadas entre años utilizando la prueba de Chi-cuadrado. De la misma forma se evaluaron los cambios temporales en las categorías individuales de presas. Se utilizó un Análisis de Correlación para examinar la rela-

ción entre la amplitud de dieta estandarizada y los porcentajes de aparición de los distintos grupos de presas. También se correlacionó el porcentaje de biomasa aportado por las vizcachas con el de otras presas medianas y con las grandes presas. Estos porcentajes fueron sometidos a una transformación angular antes de su análisis (Zar 1996).

RESULTADOS

En las 198 heces colectadas durante los cinco años de estudio se hallaron 244 presas, de las cuales el 97% fueron mamíferos, el 2% aves y el 1% restante reptiles (Tabla 1). Las vizcachas representaron el 32% de las presas, las grandes presas el 24%, las medianas el 37% y los pequeños mamíferos el 7%. Se observaron diferencias significativas entre años en las frecuencias de los cuatro grupos de presas señalados ($\chi^2 = 62$, g.l. = 12, $P < 0.001$).

La vizcacha mostró diferencias significativas en su frecuencia de aparición ($\chi^2 = 35.7$, g.l. = 4, $P < 0.01$) y fue la presa más consumida durante los primeros tres años del estudio. En 1997 su presencia declinó abruptamente en casi un 43%, para finalmente desaparecer en el último año de muestreo. Las presas mayores estuvieron representadas principalmente por jabalíes (*Sus scrofa*) y guanacos. Ninguna de las dos especies registró una presencia continua, y las diferencias en las frecuencias de este grupo de presas a lo largo del estudio no fueron significativas ($\chi^2 = 8.3$, g.l. = 4, $P = 0.07$). Entre las presas medianas, los armadillos (*Zaedyus pichiy* y *ChaetophRACTUS villosus*) constituyeron el 20% de la dieta y la liebre (*Lepus capensis*) el 5%. Las presas medianas integraron la dieta en porcentajes significativamente variables entre años ($\chi^2 = 47.9$, g.l. = 4, $P < 0.001$). Las frecuencias de los pequeños mamíferos no fueron significativamente diferentes durante los cinco años de estudio ($\chi^2 = 1.3$, g.l. = 4, $P > 0.85$).

Las grandes presas representaron el 40.6% del total de la biomasa consumida por los pumas, las presas medianas el 30.2%, la vizcacha el 28.9% y los pequeños mamíferos aportaron solo el 0.3%. La contribución en biomasa de la vizcacha estuvo inversamente correlacionada con la biomasa aportada por otras presas medianas ($r = -0.89$, $n = 5$, $P < 0.05$), pero no exis-

Tabla 1. Variación interanual de la dieta del puma en el Parque Nacional Lihue Calel. Los valores corresponden al porcentaje del total de presas. Los edentados incluyen a *ChaetophRACTUS villosus* y *Zaedyus pichiy*, y Felidae incluye *Oncifelis geoffroyi*, *O. colocolo* y juveniles de *Puma concolor*.

Table 1. Year-to-year variation of diet of puma from Lihue Calel National Park, Argentina. Values are percentages of total prey items. Edentata includes *ChaetophRACTUS villosus* y *Zaedyus pichiy*, and Felidae includes *Oncifelis geoffroyi*, *O. colocolo* and young *Puma concolor*.

Presas	Año				
	1994	1995	1996	1997	2000
Mamíferos	97.3	94.9	96.7	100	96.5
Roedores	58.7	48.1	56.7	6.5	6.9
<i>Lagostomus maximus</i>	48.0	35.4	46.7	3.2	0
<i>Dolichotis patagonum</i>	1.3	6.3	3.3	0	0
<i>Galea musteloides</i>	1.3	0	0	0	0
<i>Ctenomys mendocinus</i>	8.0	1.3	6.7	0	0
Otros pequeños mamíferos	0	5.1	0	3.2	6.9
Lagomorfos					
<i>Lepus capensis</i>	5.3	2.5	10.0	3.2	6.9
Edentados	12.0	11.4	10.0	58.1	31.0
Ungulados	20.0	31.6	13.3	12.9	27.6
<i>Sus scrofa</i>	18.7	17.7	6.7	0	27.6
<i>Cervus elaphus</i>	0	1.3	0	0	0
<i>Capra hircus</i>	1.3	0	0	0	0
<i>Lama guanicoe</i>	0	12.7	6.7	12.9	0
Carnívoros	1.3	1.3	6.7	19.4	20.7
<i>Galictis cuja</i>	0	0	0	0	3.4
<i>Conepatus</i> spp.	0	0	0	16.1	0
<i>Pseudalopex gymnocercus</i>	1.3	0	0	3.2	6.9
Felidae	0	1.3	6.7	0	10.3
Mamíferos no identificados	0	0	0	0	3.4
Aves	0	5.1	3.3	0	3.4
<i>Rhea americana</i>	0	1.3	3.3	0	0
Aves no identificadas	0	3.8	0	0	3.4
Reptiles					
<i>Tupinambis</i> spp.	2.7	0	0	0	0
Nº de heces	61	60	26	26	25
Nº de presas	75	79	30	31	29
Peso promedio de presa	5.06	7.54	5.20	3.45	4.19
Amplitud de nicho trófico	3.44	5.12	3.88	2.60	4.98
Amplitud de nicho trófico estandarizado	0.27	0.37	0.36	0.27	0.50

tió correlación con la biomasa de las grandes presas ($r = -0.55$, $n = 5$, $P > 0.30$).

Existieron diferencias significativas entre los resultados de este trabajo y los datos obtenidos por Branch et al. (1996a) al comparar la frecuencia total de los cuatro grupos de presas ($\chi^2 = 105$, g.l. = 3, $P < 0.001$). Entre los años 1994 y 2000 se encontraron presas no registradas anteriormente en la dieta del puma, como es el caso del ñandú (*Rhea americana*), la iguana (*Tupinambis* spp.) y una variedad de mamíferos que incluyen al zorrino (*Conepatus*

spp.), al zorro gris pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*), al hurón (*Galictis cuja*), al ciervo colorado (*Cervus elaphus*) y a la cabra doméstica (*Capra hircus*). Esta situación motivó que los valores anuales de amplitud de nicho trófico estandarizado (Tabla 1) fueran siempre mayores en este estudio que los obtenidos por Branch et al. (1996a) (Figura 1). Los valores de peso promedio de vertebrados presa también fueron, en general, superiores, debido al importante incremento en el consumo de ungulados, coincidiendo el menor valor de este

parámetro con una alta frecuencia de armadillos y una baja proporción de ungulados en la dieta durante el año 1997.

No se observó correlación entre la amplitud de nicho trófico estandarizado y la frecuencia de aparición de los distintos grupos de presas (vizcachas, $r = -0.45, n = 5, P > 0.43$; grandes presas, $r = 0.59, n = 5, P > 0.28$; otras presas medianas, $r = 0.01, n = 5, P > 0.99$; pequeños mamíferos, $r = 0.25, n = 5, P > 0.67$).

DISCUSIÓN

La población de vizcachas en el Parque Nacional Lihue Calel declinó dramáticamente a partir del año 1986 en conjunción con bajas lluvias, reducción de especies forrajeras y alta predación (Branch et al. 1994). Para fines de 1996 la presencia de la especie en el parque estaba restringida a unas pocas vizcacheras y su extinción a corto plazo era predecible, detectándose a la vez un patrón similar de desaparición de poblaciones de vizcachas en áreas vecinas (M Machicote, D Villarreal & JL Hierro, Universidad Nacional de La Pampa, com. pública). A pesar de ello, el puma ejerció una persistente predación sobre esta presa mientras estuvo disponible, lo cual quedó evidenciado por su importante proporción en la dieta hasta el año 1996, para declinar abruptamente

su presencia al año siguiente y finalmente desaparecer.

En correspondencia con la tendencia regresiva de la población de vizcachas, era de esperar que la predación del puma se orientara hacia otros grupos de vertebrados. Ello se verificó con la incorporación de presas que no habían sido registradas previamente como tales en el área de estudio y con la importancia que adquirieron otras presas medianas y los ungulados. Sin embargo, el grado de selectividad mostrado por el puma sobre las vizcachas no se repitió con ninguna otra presa, dado que las frecuencias de aparición de los demás grupos no explicaron las fluctuaciones observadas en la amplitud de dieta del puma. Tras el desplome de la población de vizcachas las únicas presas que alcanzaron altas proporciones en la dieta fueron los armadillos, caracterizados por tornarse muy vulnerables cuando se alejan de sus cuevas, probablemente el único recurso antipredatorio que poseen ante los pumas. Parte importante de la dieta estuvo constituida por presas medianas. Además de las vizcachas, éstas incluyen a armadillos y liebres quienes, en términos de biomasa, suplieron los valores aportados por aquellas antes de su pronunciada disminución en la dieta. Entre las nuevas presas incorporadas se encuentran prácticamente el resto de los carnívoros presentes en el área de estudio que, a excepción de los zorrinos (*Conepatus* spp.), podrían ser considerados asimismo potenciales competidores de los pumas por recursos alimenticios.

De acuerdo con la información disponible acerca de las abundancias relativas y tamaños poblacionales de guanacos y jabalíes, los ungulados silvestres más abundantes en el área, podemos inferir que el puma ha tenido una respuesta diferente hacia ambas presas. Entre 1990 y 1997, la población de guanacos en el área de estudio se incrementó de 60 a 97 individuos (J Calo & P Collavino, com. pers.). En 1999 el número de guanacos promedio (\pm DE) estimado fue de 166 ± 10 individuos (RA Sosa & JH Sarasola, com. pública). A pesar de su presencia permanente en el parque y de mostrar un crecimiento continuo de la población durante el período señalado, los guanacos comenzaron a ser consumidos por el puma recién a partir de la declinación poblacional de las vizcachas. Distintos auto-

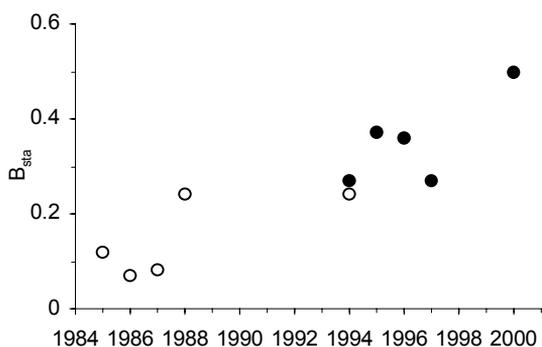


Figura 1. Variación interanual de la amplitud de nicho trófico estandarizado (B_{sta}) del puma en el Parque Nacional Lihue Calel. Los círculos blancos corresponden a valores tomados de Branch et al. (1996a).

Figure 1. Year-to-year variation of the standardized breadth (B_{sta}) of diet of puma from Lihue Calel National Park. White circles are values taken from Branch et al. (1996a).

res indican que en los sitios donde coexisten pumas y guanacos, este último generalmente se constituye en una de sus principales presas (Wilson 1984; Cajal & Lopez 1987; Iriarte et al. 1991), pero esta situación no se evidenció en este trabajo. A diferencia de los guanacos, la población de jabalíes mostró una tendencia negativa entre 1994 y 1997 en su abundancia relativa (Goveto & Novaro, com. pública) en el área del parque. Paralelamente, la presencia de esta presa en las heces de puma fue disminuyendo desde 1994 hasta no ser registrada en 1997.

A lo largo del período de estudio la colección de heces se fue tornando más dificultosa. En la misma ruta de búsqueda, de 11 km de extensión, se hallaron 22 heces en 1994, igual número se colectó en 1995, 15 heces se hallaron en 1996, 8 en 1997 y 2 heces en 1998 (no incluidas en el análisis). La reducción en la tasa de encuentro de heces de puma en el parque puede ser un indicio del mayor uso de áreas vecinas o de una reducción generalizada de la densidad como consecuencia de la declinación de las poblaciones de vizcacha desde 1986.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo brindado por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa y por la Dirección de Recursos Naturales de la provincia de La Pampa, y a la Administración de Parques Nacionales por autorizar la realización de este trabajo. También extendemos nuestra gratitud a Ramón A. Sosa, Pedro Steibel, Edgardo Fariás, Liliana Goveto, Lucas Caviglia, Valeria Hochman, a los señores Guardaparques del Parque Nacional Lihue Calel y a su Intendente, Raúl Milne. Agradecemos finalmente a los señores Miguel Delibes, Alejandro Rodríguez y a un revisor anónimo, cuyas sugerencias ayudaron a mejorar este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, A. 1983. A critical review of literature on puma (*Felis concolor*). *Colorado Division of Wildlife*, 54:1–91.
- ACKERMAN, BB; FG LINDZEY & TP HEMKER. 1984. Cougar food habits in southern Utah. *J. Wildlife Manage.* 48(1):147–155.
- BRANCH, LC. 1995. Observations of predation by puma and Geoffroy's cats on the plains vizcacha in semi-arid scrub of central Argentina. *Mammalia*, 59(1):152–156.
- BRANCH, LC; M PESSINO & D VILLARREAL. 1996a. Response of pumas to a population decline of the plains vizcacha. *J. Mammal.* 77(4):1132–1140.
- BRANCH, LC; D VILLARREAL & GS FOWLER. 1994. Factors influencing population dynamics of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, Mammalia, Chinchillidae) in scrub habitat of central Argentina. *J. Zool.* 232:383–395.
- BRANCH, LC; D VILLARREAL; JL HIERRO & KM PORTIER. 1996b. Effects of local extinction of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) on vegetation patterns in semi-arid scrub. *Oecologia* 106:389–399.
- CABRERA AL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. 2da. edn. Tomo II, fascículo 1. Ed. ACME S.A.C.I. Buenos Aires, Argentina. 85 pp.
- CAJAL, JL & NE LOPEZ. 1987. El puma como depredador de camélidos silvestres en la Reserva San Guillermo, San Juan, Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 60:87–91.
- CHEHÉBAR, C & S MARTÍN. 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de mamíferos de la Patagonia. *Doñana, Acta Vertebrata* 25:247–291.
- COLWELL, RR & DJ FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567–572.
- COURTIN, SL; NV PACHECO & WD ELDRIGE. 1980. Observaciones de alimentación, movimientos y preferencias de hábitat del puma, en el Islote Rupanco. *Medio Ambiente (Chile)* 4(2):50–55.
- CURRIER, MJ. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200:1–7.
- EMMONS, LH. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:271–283.
- FITZGERALD, LA; JM CHANI & OE DONADÍO. 1991. *Tupinambis* lizards in Argentina: implementing management of a traditionally exploited resource. Pp. 303–316 en: JG Robinson & KH Redford (eds) *Neotropical wildlife use and conservation*. Univ. of Chicago Press. Chicago, EEUU. 520 pp.
- FRANKLIN, WL; WE JOHNSON; RJ SARNO & JA IRIARTE. 1999. Ecology of the Patagonia puma *Felis concolor patagonica* in southern Chile. *Biol. Conserv.* 90:33–40.
- IRIARTE, JA; WL FRANKLIN; WE JOHNSON & KH REDFORD. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia* 85:185–190.
- IRIARTE, JA; WE JOHNSON & WL FRANKLIN. 1991. Feeding ecology of the Patagonia puma in southernmost Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 64:145–156.
- KORSCHGEN, LJ. 1980. Procedures for food-habits analysis. Pp. 113–127 en: SD Schemnitz (ed.) *Wildlife management techniques manual*. The Wildlife Society. Washington DC, EEUU. 686 pp.
- KRUUK, H. 1986. Interaction between felidae and their prey species: a review. Pp. 333–352 en: SD Miller & DD Everett (eds). *Cats of the world: biology, conservation and management*. National Wildlife Federation. Washington DC, EEUU.

- LARRIEU, E; N OPORTO & R BIGATTI. 1983. Avances en estudios reproductivos en guanacos de Río Negro (Argentina). *Rev. Argent. Prod. Animal* 3:134–149.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press. Princeton, EEUU. 120 pp.
- MUÑOZ-PEDREROS, A; JR RAU; M VALDEBENITO; V QUINTANA & DR MARTÍNEZ. 1995. Densidad relativa de pumas (*Felis concolor*) en un ecosistema forestal del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 68:501–507.
- NOVARO, AJ; MC FUNES & RS WALKER. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biol. Conserv.* 92:25–33.
- NOWELL, K & P JACKSON. 1996. *Wild Cats: status survey and conservation action plan*. IUCN/ SSC Cat Specialist Group. Gland, Suiza. 382 pp.
- RAU, JR; MS TILLERIA; DR MARTÍNEZ & AH MUÑOZ. 1991. Dieta de *Felis concolor* (Carnivora: Felidae) en áreas silvestres protegidas del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 64:139–144.
- REDFORD, KH & JF EISENBERG. 1992. Mammals of the Neotropics: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. *Mammals of the neotropics*. Tomo 2. The Univ. of Chicago Press. Chicago, EEUU. 430 pp.
- SUNQUIST, M & F SUNQUIST. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. Pp. 283–301 en: J Gittleman (ed.). *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press. Ithaca, EEUU. 620 pp.
- TABER, AB; AJ NOVARO; N NERIS & FH COLMAN. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29(2):204–213.
- TIRANTI, SI. 1992. Barn owl prey in southern La Pampa, Argentina. *J. Raptor Res.* 26(2):89–92.
- WEAVER, JL; PC PAQUET & LF RUGGIERO. 1996. Resilience and conservation of large carnivores in the Rocky Mountains. *Conserv. Biol.* 10(4):964–976.
- WILSON, P. 1984. Puma predation on guanacos in Torres del Paine National Park, Chile. *Mammalia* 48(4):515–522.
- YÁÑEZ, JL; JC CÁRDENAS; P GEZELLE & FM JAKSIC. 1986. Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America: natural versus livestocked ranges. *J. Mammal.* 67(3):604–606.
- ZAR, JH. 1996. *Biostatistical analysis*. 3ra edn. Prentice Hall. New Jersey, EEUU. 662 pp.