

CUEVAS, MARIA FERNAN
Ecología del jabali.

71264



2012

71264

UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO CUARTO
Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales

**ECOLOGIA DEL JABALI, *Sus scrofa*, EN EL
DESIERTO DEL MONTE CENTRAL,
ARGENTINA**

Doctorado en Ciencias Biológicas

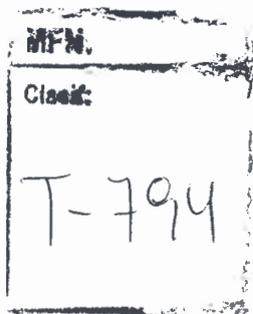
MARIA FERNANDA CUEVAS

71264

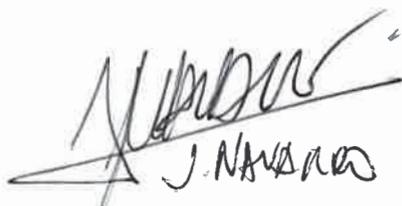
Director: Fabián M. Jaksic

Codirectora: María Cecilia Provensal

Codirector de beca CONICET: Ricardo A. Ojeda



2012


J. Navarro


Ricardo Ojeda

AGRADECIMIENTOS

A mi director Fabián Jaksic, quien aun sin conocerme, me aceptó y me brindó todo su apoyo y conocimiento, y sobre todo porque desde el otro lado de la Cordillera siempre colaboró con mis pedidos y consultas, y me dio ánimo para concretar esta tesis.

A Ricardo, mi codirector de beca, quien me abrió las puertas de su oficina hace ya 6 años, quien entre mates, charlas y discusiones de diferentes temas, me impulsó a llevar a cabo este trabajo y que confió en mí para hacerlo.

A Cecilia Provensal, mi codirectora de tesis, a quien le agradezco profundamente su incondicional ayuda y paciencia no sólo en la escritura de mi tesis, sino en todo el papeleo necesario del doctorado a lo largo de la tesis.

A CONICET por brindarme la oportunidad de realizar mi doctorado con una beca, y al IADIZA por proporcionarme el espacio, la infraestructura y la movilidad que fue necesaria para llevar a cabo mi estudio.

A los integrantes de mi Comisión de Tesis y Jurado, Dra. Marta Lizarralde, Dr. Joaquín Navarro y Dr. Ricardo Martoti, quienes con sus diferentes aportes a lo largo de la tesis, ayudaron a enriquecerla.

A Sol Tabeni por su ayuda y sus consejos tanto en lo profesional como en lo personal.

A Soledad Albanese, Daniela Rodríguez, Paola Sassi, Claudia Campos, Petra Wallem y Milagros Jiménez por las incansables charlas y opiniones, por su ayuda en estadística y diseño experimental; y en general a la gente del GiB, por las discusiones de papers entre seminarios y mates que ayudó a mi enriquecimiento profesional.

A mis compañeras de oficina: Agus Ojeda y Flor Spirito por la buena onda, los mates con galletitas y las charlas diarias.

A Mariana Dacar por sus aportes en microhistología y a Nelly Horak por su paciencia con las traducciones.

A mis amigos de la vida, Clau, Carito, Marito, Brandolo y Vero, quienes a pesar de las distancias, estuvieron conmigo en cada momento de mi vida.

A todos aquellos que padecieron las condiciones climáticas de Ñacuñán a mi lado durante mi trabajo de campo y que gracias a ellos fue todo más ameno: Andrea Amaiden, Iván Funes, Emanuel Cruces, Mauro Schiaffini, Cristian Walker, Laura Pardo, Natalia Borrueel, Valeria Colombo, Leandro Álvarez, Andrei Chtcherbine, Ariadna Marchetta, Santiago Santoandré y Alejandra Altamirano.

En especial a mi amigo y compañero de la vida Carlitos, por su incondicional ayuda y apoyo, por los incansables días en Ñacuñán, por creer en mí aun cuando ni yo lo hacía y por la fuerza constante que me transmitía.

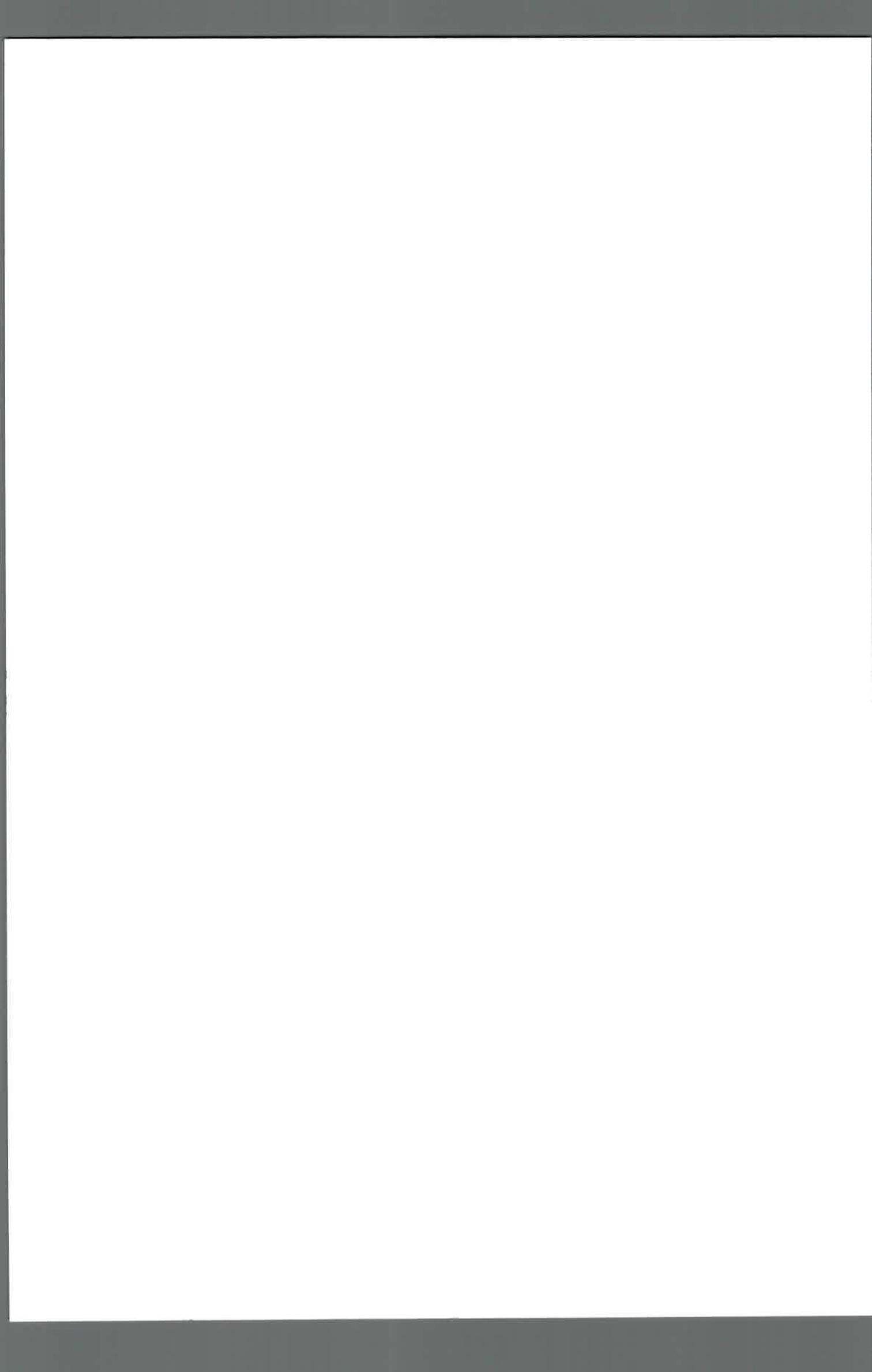
Y por último a mi familia, en particular a mis padres que me apoyaron siempre, me enseñaron a amar la naturaleza y que gracias a ellos yo pude seguir mis sueños.

RESUMEN

Las regiones áridas y semiáridas de Argentina están experimentando una rápida conversión del hábitat a causa de pastoreo, la tala y la agricultura. Las especies invasoras son consideradas una de las principales causas de pérdida de la biodiversidad. El jabalí, *Sus scrofa*, fue introducido en Argentina en 1906 con fines cinegéticos. Su ecología y el impacto que genera sobre la biodiversidad son bien conocidos en todo el mundo, pero en Argentina los estudios sobre esta especie son escasos. Este es el primer estudio ecológico del jabalí en el Desierto del Monte. Los objetivos de esta tesis fueron caracterizar dos aspectos ecológicos del jabalí (uso de hábitat y dieta) y su impacto sobre la vegetación y las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo. El estudio se llevó a cabo durante 2008 y 2009 en la Reserva MaB de Ñacuñán. El jabalí mostró una preferencia a escala amplia por el jarillal como sitios para su alimentación. La dieta consistió principalmente por materia vegetal y un bajo porcentaje de tejido animal. Las herbáceas fueron el ítem alimenticio más frecuente de la dieta. El jarillal es el ambiente asociado con la cobertura de herbáceas, las cuales son el principal alimento en la dieta de jabalí. Esto sugiere que los jabalíes seleccionan su hábitat en función de la disponibilidad de alimentos. La asociación del jabalí con las bajas temperaturas implicaría que la selección de hábitat por los jabalíes estaría determinada por una maximización del ingreso de comida y por una minimización de la exposición a altas temperaturas. El efecto a corto plazo sobre la vegetación generó una disminución en la cobertura vegetal y modificó la composición de especies de plantas. Sólo el grupo de las herbáceas se vieron favorecidas por la perturbación a largo plazo. El jabalí generó cambios significativos en las propiedades del suelo, aumentando la humedad, la relación C/N y la concentración de nitratos y nitritos; y disminuyendo la dureza del suelo y la actividad microbiana total. Aunque el impacto del jabalí es a nivel de micro-sitio, la degradación física del suelo por la acción de esta especie tiene consecuencias directas sobre las propiedades químicas del suelo. Estas nuevas características del suelo pueden ser responsables de una reducción de la cobertura vegetal y de la densidad aparente del suelo, lo cual incrementa la degradación del suelo a través de la erosión eólica. Por lo tanto, el disturbio generado por el jabalí puede ser otro factor contribuyente a acelerar el proceso de desertificación en el Desierto del Monte.

ABSTRACT

Arid and semiarid ecoregions of Argentina are undergoing rapid habitat conversion driven by grazing, logging and agriculture. Invasive species are considered one of the main threats to biodiversity loss. The wild boar, *Sus scrofa*, was introduced in Argentina in 1906 for hunting purposes. Its ecology and its impact on biodiversity are well known around the world, but knowledge is scarce about its ecology in Argentina. This is the first ecological study of wild boar in the Monte desert biome of Argentina. The objectives of our study were to characterize two aspects of the ecology of wild boar (habitat use and diet) and its impact on vegetation and on soil physical, chemical and microbiological properties in a seasonal heterogeneous environment. The study was conducted during 2008 and 2009 in the MaB Reserve of Ñacuñán. Wild boar showed a feeding preference for *Larrea* shrubland. Its diet consisted mainly of vegetable matter and a low percentage of animal tissue. Herbs were the most frequent food item in the diet. The *Larrea* shrubland is the habitat associated with cover of herbs, which are the main food in the diet of wild boar. This suggests that boar selects its habitat based on food availability. The association of abundance of wild boar signs with low temperatures implies that habitat selection by wild boars would be determined by maximization of food intake and the constraint of minimizing exposure to lethal temperatures. The short-term effects of wild boar rooting were decreased plant cover and modified plant species composition. The wild boar generates significant changes in soil properties, increasing soil moisture, C/N ratio and nitrate+nitrite concentration, and decreasing soil hardness and total microbial activity. Although the impact of wild boar is at microsite level, the physical degradation of soil by rooting has consequences on its chemical properties. These new soil characteristics plus the direct impact of wild boar could be responsible for a reduced plant cover and lesser soil bulk density, which could increase soil degradation by wind erosion. Even though this impact is at microsite scale, disturbance by wild boar could be another factor contributing to accelerating the desertification process in the Monte Desert.



RESUMEN.....	5
ABSTRACT.....	6

INDICE DE CONTENIDOS

Capítulo 1. Introducción General, Materiales y Métodos Generales

Introducción General.....	11
- Proceso de Invasión.....	12
- El Género <i>Sus</i>	15
- El Jabalí Europeo (<i>Sus scrofa</i>).....	15
- Las Zonas Áridas.....	19
- Antecedentes.....	20
Objetivo General.....	21
Materiales y Métodos Generales.....	22
- Desierto del Monte.....	22
- Área de Estudio	
-La Reserva del Hombre y la Biosfera de Ñacuñán.....	24
-Comunidades Vegetales.....	26
-Fauna.....	29
-Muestreos.....	31

Capítulo 2. Uso y Selección de Hábitat de *Sus scrofa* a distintas escalas

Introducción.....	34
Objetivos Específicos e Hipótesis.....	37
Materiales y Métodos.....	38
-Caracterización del hábitat.....	40
-Selección de hábitat	
-Escala Amplia o de Ambiente.....	40

-Escala Fina o de Parcela.....	41
-Influencia de factores climáticos.....	42
Resultados.....	43
-Caracterización del hábitat.....	43
-Selección de hábitat	
-Escala Amplia o Ambiente.....	46
-Escala Fina o Parcela.....	52
-Influencia de factores climáticos.....	54
Discusión.....	55

Capítulo 3. Uso y selección de los recursos alimenticios por *Sus scrofa*

Introducción.....	59
Objetivos Específicos e Hipótesis.....	62
Materiales y Métodos.....	63
Resultados.....	65
-Descripción de la dieta.....	65
-Variación estacional de la dieta.....	70
-Selección trófica.....	72
-Valor energético de los ítems consumidos.....	73
Discusión.....	76

Capítulo 4. Efecto de *Sus scrofa* sobre la vegetación y las propiedades del suelo

Introducción.....	81
Objetivos Específicos e Hipótesis.....	84
Materiales y Métodos.....	85
-Efecto sobre las propiedades del suelo.....	86
-Efecto sobre la vegetación	

-Efecto a corto plazo.....	87
-Efecto a largo plazo.....	88
Resultados.....	89
-Efecto sobre las propiedades del suelo.....	89
-Propiedades físicas.....	91
-Propiedades químicas.....	96
-Propiedades microbiológicas.....	97
- Efecto sobre la vegetación	
-Efecto a corto plazo.....	98
-Efecto a largo plazo.....	101
Discusión.....	106
 Capítulo 5. Discusión Final, Conclusiones y Perspectivas futuras.	
Discusión final.....	111
El jabalí en el Desierto del Monte central.....	112
El jabalí y su impacto sobre el funcionamiento del ecosistema en el Desierto del Monte central.....	116
El equivalente ecológico nativo: El Pecarí de Collar (<i>Pecari tajacu</i>).....	117
Estrategias de manejo del jabalí.....	119
Las Especies Invasoras y el Cambio Climático.....	122
Perspectivas.....	125
 BIBLIOGRAFÍA.....	128
APENDICE I.....	156

CAPÍTULO 1

Introducción general

Materiales y Métodos generales

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas ocurren cuando los organismos son transportados a nuevas áreas fuera de su distribución original. En la actualidad, la mayoría de las invasiones ocurren debido a las actividades humanas como el comercio, la migración y el transporte. El término “Invasiones biológicas” es una nueva forma de llamar a un problema viejo, ya que en los escritos de Willdenow (1805), Lyell (1832) y Darwin (1860), mencionan el marcado efecto ecológico de las especies introducidas, y cómo éstas compiten con las nativas por los recursos (Williamson, 1996; Wilkinson, 2002; Chew, 2006). Ya luego en 1958, Charles Elton publicó su libro “The ecology of the invasions by animals and plants”, el cual fue el primero basado exclusivamente en invasiones biológicas. Esto marca el comienzo de una temática que recién a finales de los 80 con trabajos como los del programa SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment) de Drake *et al.* (1989), comienza a tomar mayor interés en la comunidad científica y a profundizar el tema del impacto ambiental que estas especies ocasionan (Lockwood *et al.*, 2007). Finalmente, en 1998 se publicó en BioScience una revisión del tema, y se amplió una afirmación de Edward O. Wilson (1992) que dice que “las especies exóticas invasoras son la segunda mayor amenaza a la biodiversidad” (Chew, 2006). En la actualidad el interés por este tema es aún mayor y sigue creciendo.

Una razón por la cual estudiar especies invasoras es porque muchas de ellas se han vuelto plagas importantes, generando daños significativos sobre los ecosistemas naturales (Mack *et al.*, 2000). Por otro lado, uno puede considerar que el estudio de las especies invasoras es una buena oportunidad para abordar temas como: procesos básicos en ecología, procesos de invasión y, estructura y función de los ecosistemas frente a una nueva perturbación.

A nivel económico, las especies invasoras han causado pérdidas millonarias en los sistemas agrícola-ganaderos y en la salud pública, debido a las enfermedades que estas especies pueden transmitir. Por ejemplo, Estados Unidos gasta anualmente alrededor de 100 millones de dólares en el control del Mejillón dorado (*Dreysenna polymorpha*) y 138 billones de dólares para el control de todas las especies invasoras del

país, mientras que Australia gasta 450 millones de dólares anuales en el control del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) (Pimentel *et al.*, 2000; Wonham, 2006).

Las invasiones biológicas, junto a la fragmentación del hábitat y al cambio climático, son consideradas como las principales amenazas de pérdida de biodiversidad (Vitousek *et al.*, 1997). Las invasiones biológicas son un fenómeno global que puede acelerar los regímenes de disturbio y facilitar la colonización por otras especies exóticas (Cushman *et al.*, 2004). Son una importante fuente de perturbaciones en todo el mundo, afectando el mantenimiento de la estructura del ecosistema a través de la desaparición de especies autóctonas por depredación, la competencia por recursos, el contagio de enfermedades, la alteración de la diversidad genética, la destrucción de hábitat, etc. También puede alterar el funcionamiento de los ecosistemas, a través de la alteración de los ciclos de los nutrientes, el aumento de erosión del suelo, la alteración hidrológica, la alteración de regímenes del suelo, etc. (Brown, 1989; Byers *et al.*, 2002; Holmgren, 2002; Vázquez, 2002; Looockwood *et al.*, 2007). Es por eso que la introducción de especies exóticas es una importante causa de pérdida de la diversidad biológica.

El impacto ecológico de las especies invasoras puede ser a nivel de individuo, afectando su morfología o comportamiento. También puede ser a nivel poblacional, modificando la estructura y composición de la misma debido a competencia por los recursos o por depredación sobre las nativas, o por atributos físicos del invasor. El impacto producido por las especies invasoras puede generar cambios a nivel de la comunidad, a través de la alteración en la composición de la misma. Por último, todos estos cambios pueden alterar el flujo de materiales y energía a través del ecosistema, así como también, los regímenes de disturbio natural de los ecosistemas nativos (Lockwood *et al.*, 2007).

PROCESO DE INVASIÓN

El proceso de invasión consta de tres estadios (Fig. 1.1): transporte, establecimiento y expansión (Lockwood *et al.*, 2007). Para que la especie alcance cada uno de estos estadios, debe atravesar un tipo de barrera en cada uno de ellos (Richardson *et al.*, 2000). Y para que una especie introducida se convierta en invasora

debe atravesar la tercera barrera. En el estadio de **transporte**, los organismos son llevados desde su lugar de origen hacia un nuevo lugar. Para ello deben atravesar una barrera geográfica que pueden ser montañas, océanos o desiertos. Muchos de los individuos mueren en ese transcurso. Si logran pasar esta barrera los individuos pasan a ser una especie introducida. En el segundo estadio, el **establecimiento**, los individuos deben atravesar una barrera ambiental, otro buen número es destruido rápidamente por una gran cantidad de agentes físicos y biológicos. Ocasionalmente los inmigrantes sobreviven y se reproducen. De ese número, una pequeña fracción llega a persistir y se establece formando una población auto-regenerativa. En este caso, se dice que la especie está establecida o naturalizada, y puede permanecer por periodos largos de tiempo en este estado. En el tercer y último estadio (**expansión**), los individuos deben atravesar una barrera de dispersión. Si logran crecer en abundancia, expandirse, permanecer a lo largo del tiempo y producir cambios significativos sobre la biota nativa y/o en los sistemas de producción, se convierten en especies invasoras (Williamson, 1996; Hobbs, 2001; Mack *et al.*, 2000; Lockwood *et al.*, 2007).

La mayoría de las especies introducidas fracasan. Sólo un número limitado de ellas tienen éxito. Williamson (1996) propuso la Regla del Diez (Tens Rule), en donde sólo el 10% de las especies pasan al estadio siguiente, es decir que sólo el 10% total de las especies introducidas pasan a ser establecidas y sólo el 10% de las establecidas pasan a ser invasoras. Sin embargo, un estudio reciente, basado en la introducción de especies tanto de animales como plantas en Europa y América del Norte, ha demostrado que el éxito de un estadio a otro alcanza el 50% (Jeschke y Strayer, 2005).

Varios autores han tratado de deducir qué características tienen que tener ciertas especies introducidas para convertirse en invasoras, y han determinado que el poseer una alta tasa reproductiva, hábitos generalistas en dieta y hábitat, un amplio rango geográfico nativo, que esté presente en varias ecorregiones y que tenga una alta capacidad de dispersión son las más importantes. Por otro lado, el ambiente invadido también posee características que lo hacen más invadibles, como: inexistencia de un equivalente ecológico, ausencia de controles naturales (predadores, parásitos, competidores), presencia de nichos vacantes, coincidencia climática y una alta diversidad de recursos disponibles (Elton, 1958; Williamson, 1996; Mack *et al.*, 2000;

Lockwood *et al.*, 2007; Novillo y Ojeda, 2008). Además, es necesario conocer la fecha de introducción, el vector de transporte, la ruta (pathway) desde el origen al nuevo sitio y la presión de propágulos para poder entender mejor este proceso. El vector es la manera en que la especie es llevada a lo largo de la ruta, y la presión de propágulos está relacionada con el número de individuos liberados (tamaño del propágulo), número de eventos (número de propágulos) y el estado de salud del propágulo (Lockwood *et al.*, 2007).

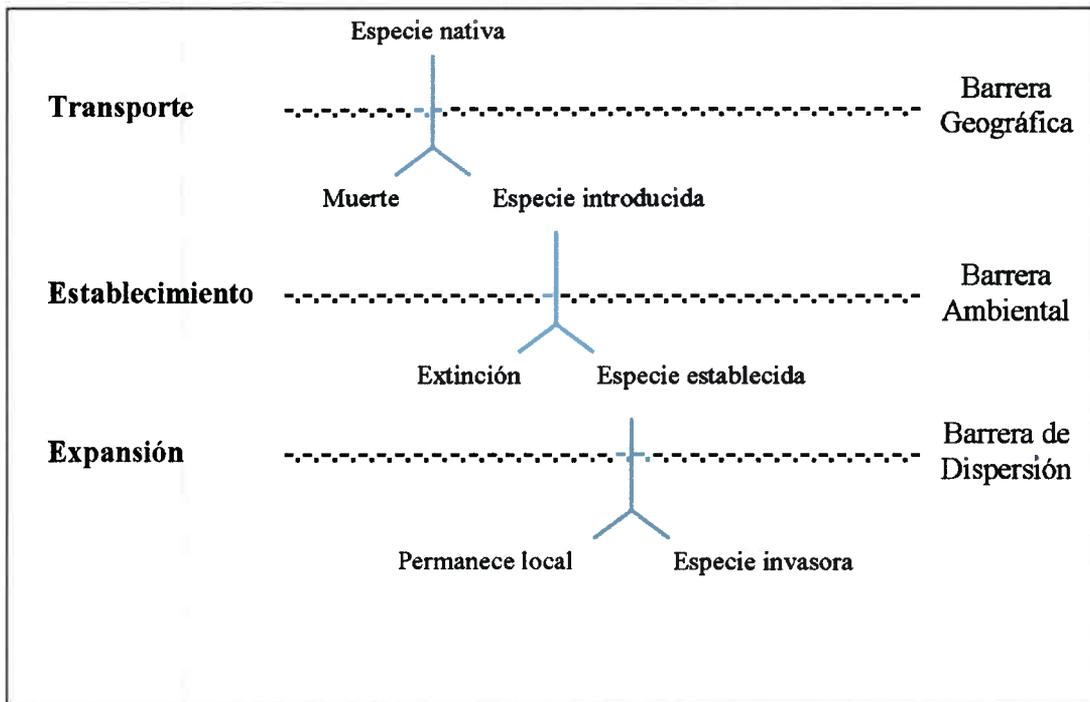


Figura 1.1: Esquema del proceso de invasión extraído de Lockwood *et al.*, 2007.

Según la Base de Datos de Invasiones Biológicas en Argentina InBiAr (<http://www.uns.edu.ar/inbiar/>), nuestro país cuenta con aproximadamente 452 especies invasoras. De ese número, 59% pertenecen al grupo de las plantas, mientras 40% son animales y el 1% restante incluyen protistas y hongos. Del 40% de especies animales, sólo el 9% son vertebrados, mientras el 91% restante son invertebrados.

Dentro de los vertebrados, Argentina cuenta con 23 especies de mamíferos exóticos invasores: Jabalí europeo (*Sus scrofa*), Ciervo colorado (*Cervus elaphus*),

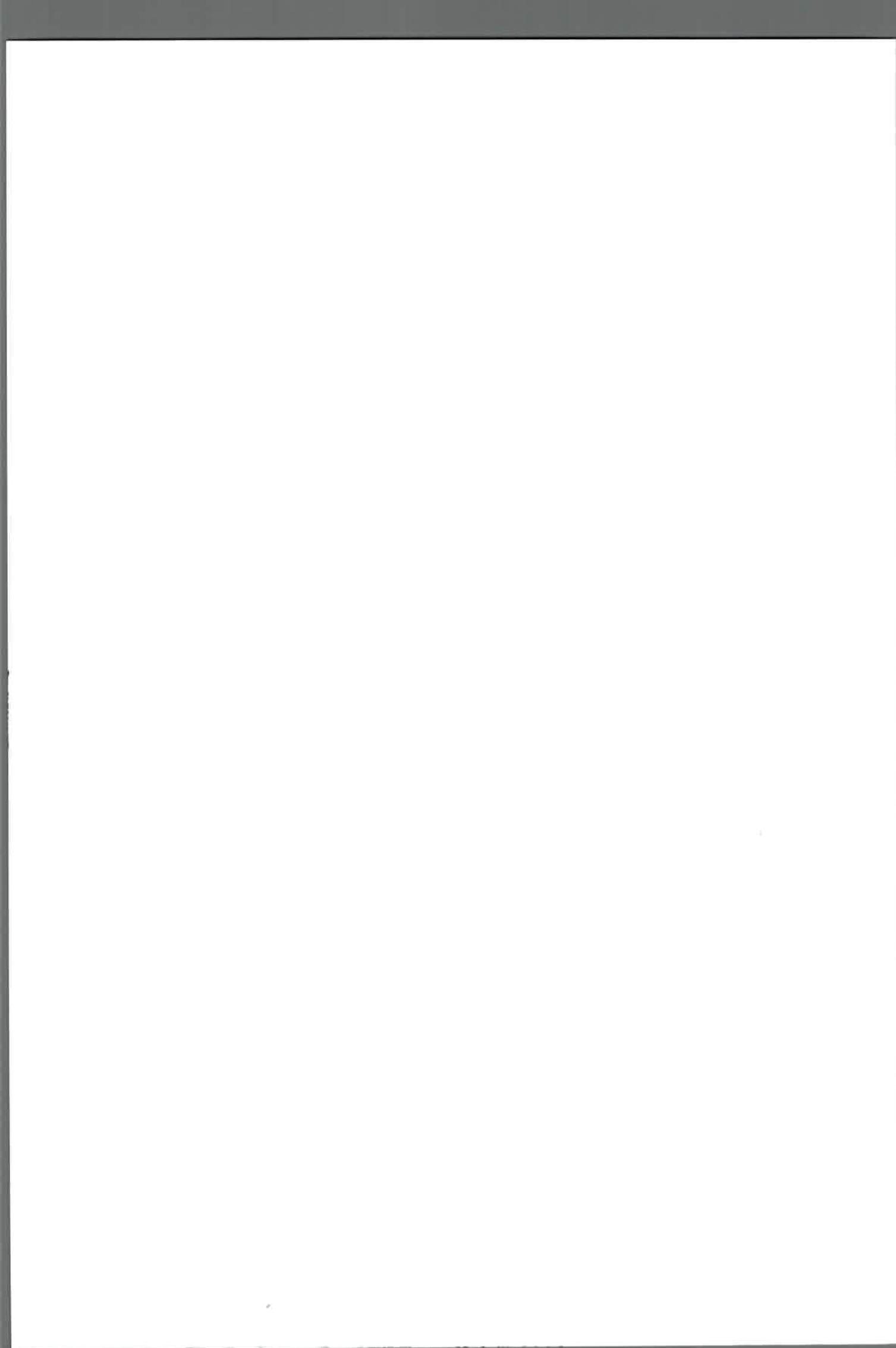
Ciervo dama (*Cervus dama*), Ciervo axis (*Cervus axis*), Ciervo mula (*Cervus hemionus*), Antilope negro de la India (*Antilope cervicapra*), Reno (*Rangifer tarandus*), Liebre europea (*Lepus europaeus*), Conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), Rata almizclera (*Ondatra zibethicus*), Castor canadiense (*Castor canadensis*), Rata marrón (*Rattus norvegicus*), Rata negra (*Rattus rattus*), Laucha doméstica (*Mus musculus*), Búfalo de agua (*Bubalus bubalis*), Visón (*Mustela vison*), Ardilla de vientre rojo (*Callosciurus erythraeus*) y especies domésticas con poblaciones de cimarrones como Vaca (*Bos taurus*), Perro (*Canis familiaris*), Caballo (*Equus caballus*), Burro (*Equus asinus*), Cabra (*Capra hircus*) y Gato (*Felis catus*) (Aprile y Chicco, 1999; Long, 2003; Ziller *et al.*, 2005; Novillo y Ojeda, 2008). En Sudamérica han sido introducidas 37 especies de mamíferos, de las cuales sólo 25 especies están establecidas o naturalizadas. La mayoría de estas especies introducidas han sido traídas con fines cinegéticos y para cría en cautiverio (Long, 2003).

EL GÉNERO *Sus*

El género *Sus* pertenece a la familia Suidae del orden Artiodactyla. Comprende 10 especies y 27 subespecies (Grubb, 2005). Este género se divide en dos grupos: (a) “cerdos verrugosos” que comprende ocho especies (*Sus ahoenobarbus*, *S. barbatus*, *S. bucculentus*, *S. cebifrons*, *S. celebensis*, *S. oliveri*, *S. philippensis* y *S. verrucosus*) y (b) “cerdos no verrugosos”, el cual presenta dos especies (*S. scrofa* y *S. salvanius*). Estos grupos se diferencian por características craneales y dentarias, y por el desarrollo de adornos faciales o “verrugas” en los machos adultos del primer grupo. Son especies en su mayoría asiáticas a excepción de *Sus scrofa* que es euroasiática (Oliver *et al.*, 1993).

EL JABALÍ EUROPEO (*Sus scrofa*)

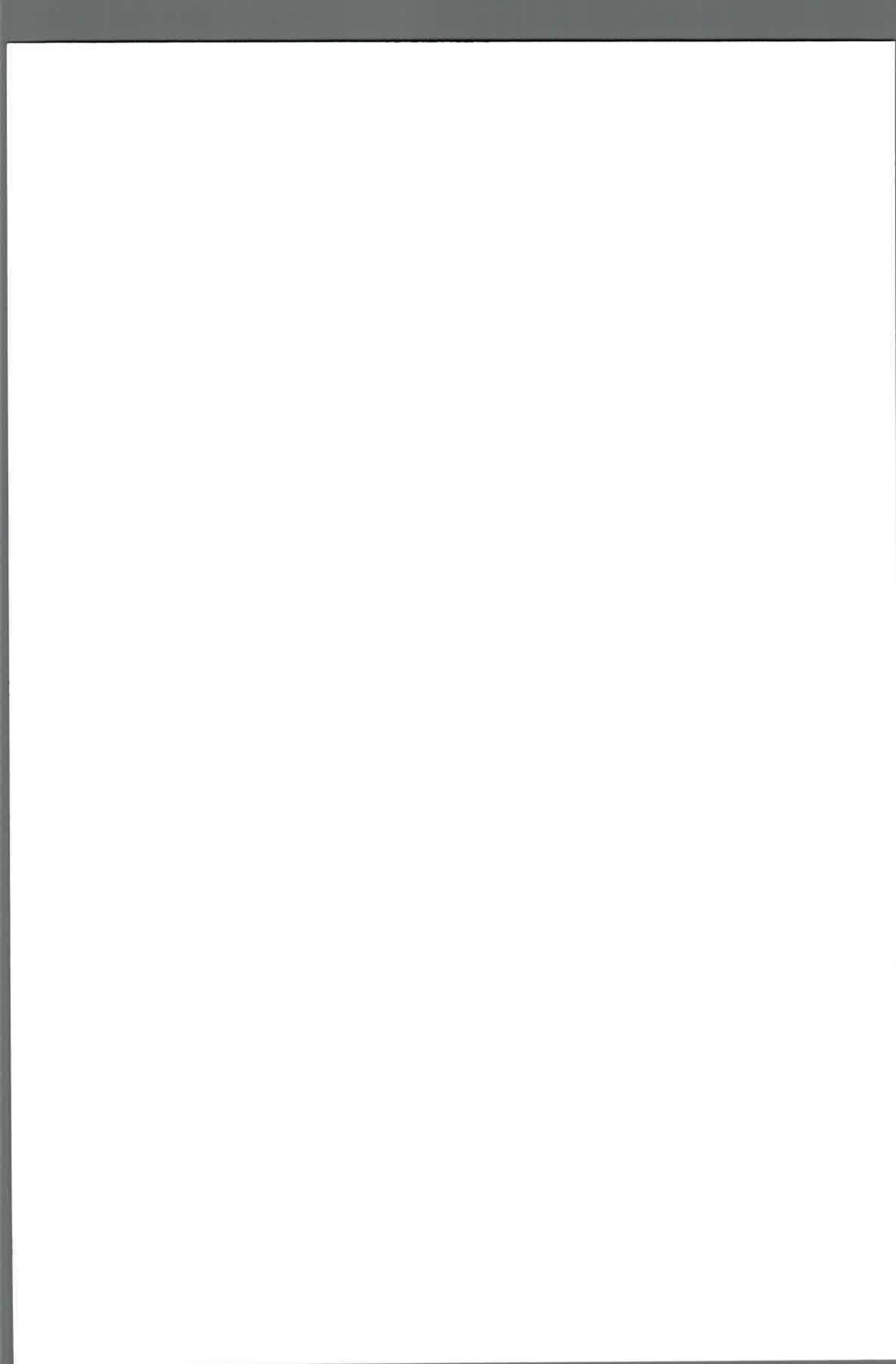
El jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758; Fig. 1.2) posee el rango de distribución más amplio dentro del género *Sus* (Oliver *et al.*, 1993). Es de origen euroasiático y su distribución original comprende desde el oeste de Europa y norte de África hasta el sur de Sri Lanka, Sumatra, Malasia e Indonesia (Long, 2003). Desde la expansión de los colonizadores europeos, el jabalí (*Sus scrofa*) ha empezado a establecerse en cada continente, excepto en la Antártida (Rosell *et al.*, 2001; Long, 2003). Es uno de los



mamíferos exóticos con mayor rango de distribución en el mundo (Fig. 1.3) (Oliver *et al.*, 1993). Su presencia en localidades alejadas de su distribución original se debe principalmente a las introducciones que se han realizado, en su mayoría, de manera voluntaria.



Figura 1.2: Ejemplar de jabalí (*Sus scrofa*) perteneciente al criadero “La Hozada del Jabalí”, Maipú, Mendoza.



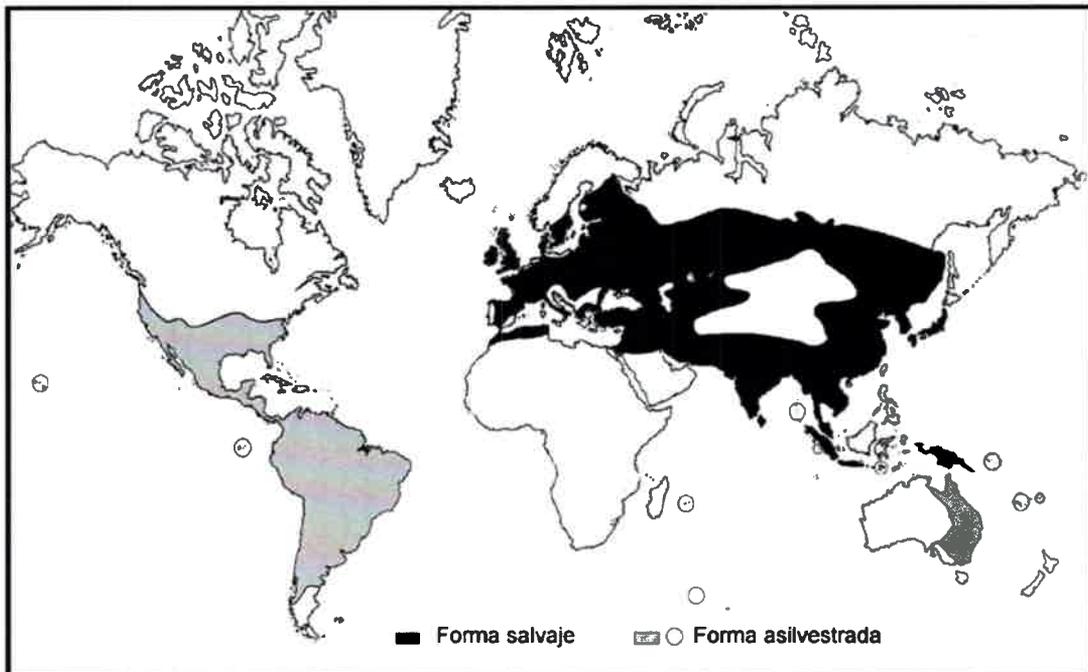


Figura 1.3: Distribución geográfica de origen (en negro) y su distribución geográfica como especie exótica (en gris y los círculos). Figura modificada de Rosell *et al.*, 2001.

Es una especie de gran tamaño, pudiendo alcanzar los 100 kg. La cabeza es larga y puntiaguda, con orejas pequeñas y erguidas. El cuello es corto y la coloración del pelaje es parda grisácea con las orejas y extremidades más oscuras. Muestra la máxima altura en las extremidades delanteras y posee cuatro dedos en todas sus extremidades. Su fórmula dentaria es: $i3/3 c1/1 pm4/4 m3/3$. Los caninos son una de las características más destacadas de esta especie y crecen de manera progresiva hasta los 10 años de edad. Los caninos superiores crecen de manera curvada y hacia arriba, hasta que se encajan en la parte posterior del hocico en individuos machos viejos. Existe un marcado dimorfismo sexual: los machos son más corpulentos y con los caninos más desarrollados que las hembras (Rosell *et al.*, 2001). A nivel genético, la especie presenta polimorfismo cromosómico, ya que el número total de cromosomas puede ser $2N = 36$, 37 y 38 (Rosell *et al.*, 2001; Scandura *et al.*, 2011). La organización social de esta especie comprende grupos matriarcales compuesto por una o varias hembras acompañadas de sus crías; grupos de jóvenes machos o machos adultos solitarios. En los grupos matriarcales la crianza es de manera cooperativa facultativa (Iacolina *et al.*,

2009). Los hábitos son más bien diurnos, principalmente durante el amanecer y el atardecer, aunque pueden variar según el tipo de ambiente y la presión de caza (Boitani *et al.*, 1994; Caley, 1995). Posee una alta capacidad reproductiva debido a la precocidad con que alcanza la madurez sexual (a partir del primer año de vida y en algunos casos a los cinco meses de edad), su gestación relativamente corta (120 días aproximadamente) y tamaño de camada grande (5-7 crías) (Gethöffer *et al.*, 2007; Herrero *et al.*, 2008).

El jabalí es omnívoro, con predominio de consumo de especies vegetales y una pequeña cantidad de consumo de origen animal (Baber y Coblenz, 1987; Baubet *et al.*, 2004). Puede incluir en su dieta una gran variedad de raíces, tubérculos, herbáceas, invertebrados y hasta pequeños vertebrados y carroña (Taylor y Hellgren, 1997; Schley y Roper, 2003). Es una especie que ocupa diferentes tipos de hábitats; entre ellos, marismas, bosques, plantaciones de pino, matorrales, manglares, praderas y pantanos. Muchas veces prefiere la cercanía a algún curso de agua. También puede utilizar agroecosistemas y zonas periurbanas (Caley, 1995; Rosell *et al.*, 2001). Además, es una especie que posee una alta tolerancia a diferentes condiciones climáticas. Debido a todas las características antes mencionadas, el jabalí ha logrado expandirse con éxito por casi todo el mundo (Merino y Carpinetti, 2003; Novillo y Ojeda, 2008).

A nivel mundial, es una especie conocida por el daño que genera en los cultivos y sobre la biota nativa y ecosistemas naturales (Bratton, 1974; Campbell y Rudge, 1984; Ickes *et al.*, 2001; Vittoz y Hainard, 2002; Gómez *et al.*, 2003; Cushman *et al.*, 2004; Fordham *et al.*, 2006). A nivel económico, el costo para el control de esta especie es de 80 millones de dólares anuales en Australia y 800 millones de dólares en Estados Unidos (Pimentel *et al.*, 2001). A grandes rasgos, el jabalí depreda semillas de *Prosopis flexuosa* y *Araucaria araucana*, generando también en esta última una disminución en la supervivencia de las plántulas (Campos y Ojeda, 1997; Sanguinetti y Kitzberger, 2010); modifica la estructura, composición y riqueza de la vegetación (Bratton, 1975; Cushman *et al.*, 2004); afecta la supervivencia de la tortuga cuello de serpiente, especie nativa en Australia (Fordham *et al.*, 2006); facilita la expansión de especies de plantas exóticas (Tierney y Cushman, 2006) pero también nativas (Heinken *et al.*, 2006); y además puede transmitir al hombre enfermedades como Triquinosis (Gari-Toussaint *et al.*, 2005) y Cysticercosis (Menchari, 1968), entre otras. Es por eso que es considerada

una de las cien peores especies invasoras del mundo (100 of the world's worst invasive alien species; Lowe *et al.*, 2000).

En Argentina, el jabalí fue introducido en 1906 en la Estancia Pedro Luro, provincia de La Pampa, con propósitos cinegéticos (Navas, 1987). De éstos, un grupo fue trasladado al norte de la Patagonia. En 1914, algunos animales escaparon y comenzaron a expandirse por el país abarcando las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Chubut, Entre Ríos, Formosa, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Neuquén, Río Negro, San Juan, San Luis, Santa Fe y Santa Cruz. En la porción norte de la Patagonia, las poblaciones de jabalí han expandido su rango cerca de un 30% durante los últimos 20 años (Pescador *et al.*, 2009). En el presente, el jabalí ocupa diferentes ambientes, desde los bosques patagónicos y la región pampeana hasta zonas áridas y semiáridas de Argentina. En la Reserva de Ñacuñán (Desierto del Monte), la introducción fue en la década del 80 con el mismo fin, ya que hasta hace unos años funcionaba un coto de caza en campos privados aledaños a la Reserva. Esta tesis es el primer estudio ecológico de esta especie en la provincia fitogeográfica del Monte.

LAS ZONAS ÁRIDAS

Los desiertos son uno de los hábitats terrestres más extensos del planeta. Ocupan aproximadamente un tercio de la superficie terrestre. Son ambientes estresantes, donde la pérdida de agua por evapotranspiración puede exceder la que gana por precipitación. Más aún, las precipitaciones en los desiertos son las más impredecibles y esporádicas del planeta (Polis, 1995). La productividad primaria está comandada por las precipitaciones, y así, las limitaciones de un bajo e impredecible suplemento de agua, las altas temperaturas y la baja productividad, han llevado a concluir que las comunidades del desierto están esencialmente estructuradas por factores abióticos, principalmente por la disponibilidad de agua (Brown *et al.*, 1979; Polis, 1995).

Las zonas áridas de Sudamérica fueron un importante sistema para la evolución de la biota del continente. Una gran proporción de las especies en ambientes áridos no se encuentra en otra parte del Nuevo Mundo (diversos marsupiales, edentados, caviomorfos y roedores múridos). Este grado de endemismo se debe, en parte, al

aislamiento de las zonas áridas del sur del continente durante el Oligoceno (Ojeda *et al.*, 1998). Además, sostienen más especies y géneros endémicos que otras regiones (Mares, 1992).

En la Argentina, estos biomas están experimentando una rápida conversión del hábitat. La extensa deforestación y extracción selectiva de la madera de *Prosopis* sp. en la región del Monte y el Espinal, comenzó a finales del siglo 19 y principios del 20, y continúa en la actualidad. El sobrepastoreo, la desertización, salinización, deterioro del suelo, sobreexplotación forestal, manejo inadecuado del fuego, son las principales causas de disturbio (Ojeda *et al.*, 2002). Las actividades humanas de los últimos 150 años han llevado a una pronunciada desertificación, fragmentación de hábitats y cambios en la biodiversidad y rango geográfico de muchas de las especies del cono sur del continente. Sumado a esto, cobran vital importancia las perturbaciones ocasionadas por las especies invasoras.

ANTECEDENTES

Los estudios realizados en Argentina referidos a invasiones biológicas se relacionan principalmente con procesos de invasión de mamíferos (Lizarralde y Escobar, 2000); alteración de composición florística y estructura de rodales por ganado y ciervos exóticos (Veblen *et al.*, 1989; Veblen *et al.*, 1991); invasión y manejo de plantas exóticas (Simberloff *et al.*, 2002; Simberloff *et al.*, 2003); alteración de estructura y funcionamiento del ecosistema e interacción entre especies exóticas (Holmgren, 2002; Chaneton *et al.*, 2002); dieta y repartición de recursos entre la mara nativa y la liebre europea (Bonino *et al.*, 1997); estimación de densidad y uso de hábitat de liebre (Novaro *et al.*, 1992); estado y distribución de liebre (Grigera y Rapoport, 1983); múltiples efectos de mamíferos herbívoros introducidos (Vázquez, 2002); dieta, distribución y dispersión del conejo europeo (Bonino y Soriguer, 2004; Bonino y Borrelli, 2006).

En Argentina, los pocos trabajos existentes orientados a entender la ecología del jabalí se han concentrado en la historia de introducción (Daciuk, 1978; Navas, 1987; Bonino, 1995); estimación del tamaño poblacional (Merino y Carpinetti, 2003; Pérez

Carusi *et al.*, 2009); expansión de rango geográfico (Pescador *et al.*, 2009); y predación de semillas de *Araucaria araucana* y su impacto sobre la supervivencia de las mismas (Sanguinetti y Kitzberger, 2010). Investigaciones sobre la ecología del jabalí realizadas en otros países, además de las ya mencionadas, se refieren a distribución y abundancia (Hone, 1988; Sahlsten, 2001, Saunders y McLeod, 1999), predación de semillas (Genard y Lescourret, 1985); dieta (Schley y Roper, 2003; Geisser y Reyer, 2005; Adkins y Harveson, 2006; Skewes *et al.*, 2007); uso de hábitat, reproducción y densidad poblacional (Baber y Coblenz, 1986, Oliver *et al.*, 1993); efectos sobre vegetación (Cushman *et al.*, 2004); procesos de invasión de vertebrados (Jaksic *et al.*, 2002) y su impacto ecológico (Jaksic, 1998).

El jabalí es una especie que no está fisiológicamente adaptada a ambientes áridos o semiáridos (McIlroy, 1989; Gabor *et al.*, 1997; Rosell *et al.*, 2001). Es por eso, que en esta tesis se planteará de qué modo el jabalí hace uso de los recursos tanto espaciales como alimenticios, que le permiten la supervivencia en el desierto. Además, como especie invasora es importante conocer el impacto que genera sobre los factores bióticos y abióticos del ambiente. Hasta el momento, se desconoce la ecología y el impacto del jabalí en el desierto del Monte. Este es el primer estudio que evalúa aspectos básicos de la ecología del jabalí y su impacto sobre factores bióticos y abióticos del ambiente, así como también se pretende comparar si esta especie se comporta de manera similar en otros desiertos.

OBJETIVO GENERAL

Considerando que *Sus scrofa* es una especie introducida en nuestro país y que son pocos los trabajos que abordan su ecología en estos nuevos ambientes y el impacto de su introducción, la presente tesis plantea como objetivo general obtener información sobre aspectos ecológicos básicos del jabalí como especie invasora, relacionados principalmente con las interacciones entre *Sus scrofa* y componentes bióticos y abióticos de ecosistemas áridos de Argentina.

Los objetivos específicos y sus correspondientes hipótesis serán planteados en cada capítulo.

MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

DESIERTO DEL MONTE

La provincia fitogeográfica del Monte ocupa una extensa área (casi 2000 km de longitud; Fig. 1.4) que se extiende desde la región piedemontana de los Andes en Salta (24° 30' S) hasta la costa atlántica en Chubut (44° 20' S) (Morello, 1958). Se divide en tres regiones: Norte, Centro y Sur. Por su gran extensión latitudinal y por su cercanía a la cordillera en las regiones Norte y Centro, el Monte posee dos gradientes de temperatura, uno de norte a sur y el otro de oeste a este (Labraga y Villalba, 2009).

Este bioma está dominado por condiciones áridas y semiáridas. Las temperaturas máximas y mínimas absolutas registradas son de 48°C y -17°C respectivamente. La precipitación media anual varía entre 30 y 350 mm. El Monte presenta un gradiente estacional de precipitaciones, habiendo una concentración de lluvias estivales (70%) en el Monte Norte y Centro, mientras que en la región Sur las precipitaciones están distribuidas más homogéneamente a lo largo de todo el año (Labraga y Villalba, 2009).

La vegetación del Monte está organizada en un mosaico de dos fases compuesto por una fase de parches de arbustos o árboles, alternada con áreas de escasa cobertura. La comunidad vegetal está caracterizada por la dominancia de especies de la familia Zygophyllaceae, con los géneros *Larrea*, *Bulnesia* y *Plectrocarpa* como los más representativos. Los bosques de *Prosopis* spp ocurren en aquellos sitios donde el agua subterránea es accesible y pueden estar acompañados por otras especies arbóreas como *Geoffroea decorticans* y por arbustos como *Capparis atamisquea* y especies del género *Larrea* (Morello, 1958; Bisigato *et al.*, 2009).

Es uno de los biomas con mayor grado de endemismo en la Argentina. Por ejemplo, 30% de los artrópodos, 30% de los reptiles, 21% de los mamíferos y 12% de las aves son endémicos (Roig *et al.*, 2009). A pesar de ello sólo 3,3% de su área se encuentra protegido (Ojeda *et al.*, 2002).

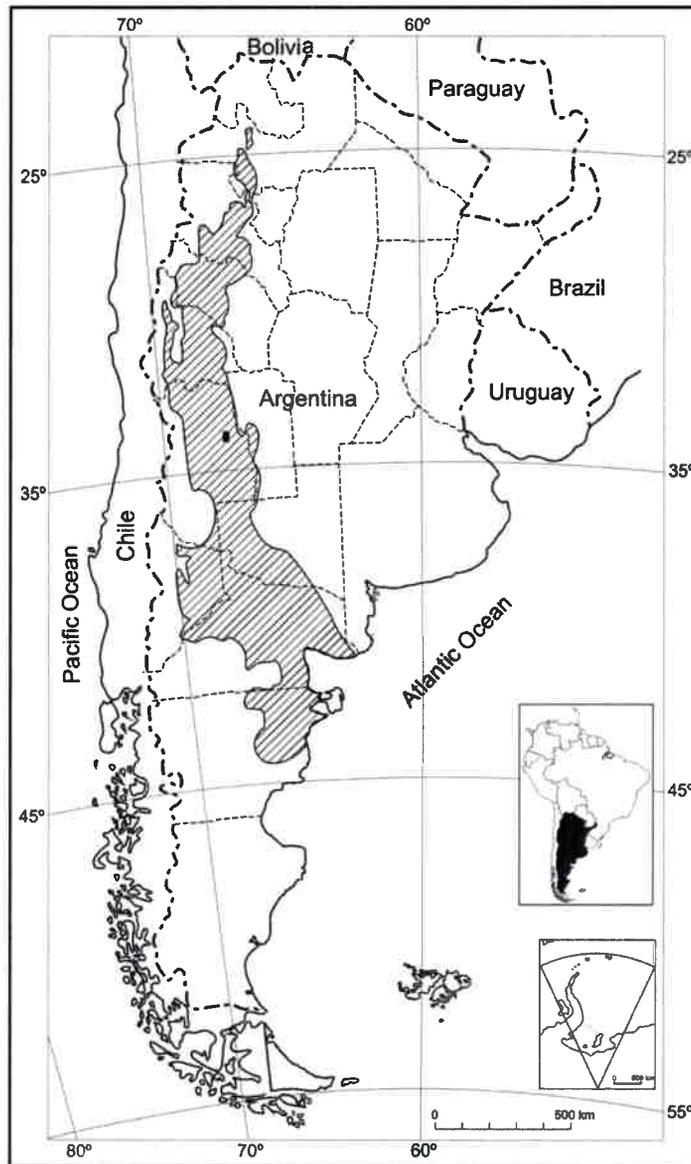


Figura 1.4: Ubicación de la provincia fitogeográfica del Monte. El punto negro marca la ubicación de la Reserva del Hombre y la Biosfera de Ñacuñán.

Desde el punto de vista económico, el algarrobal de *Prosopis flexuosa* ha sido la comunidad vegetal más importante. La mayor degradación de estos bosques ocurrió durante las primeras décadas del siglo XX. Durante este periodo la extracción para leña y carbón fueron la principal causa de la deforestación. A partir de los años 60, la explotación aumentó debido a la producción de muebles y a la expansión de los viñedos. En la actualidad, el Monte tiene un grado de desertificación moderado a severo

debido a una interacción entre la fragilidad propia del sistema y a acciones antrópicas como el sobrepastoreo, la deforestación y la modificación de los regímenes de fuego (Villagra *et al.*, 2009).

ÁREA DE ESTUDIO

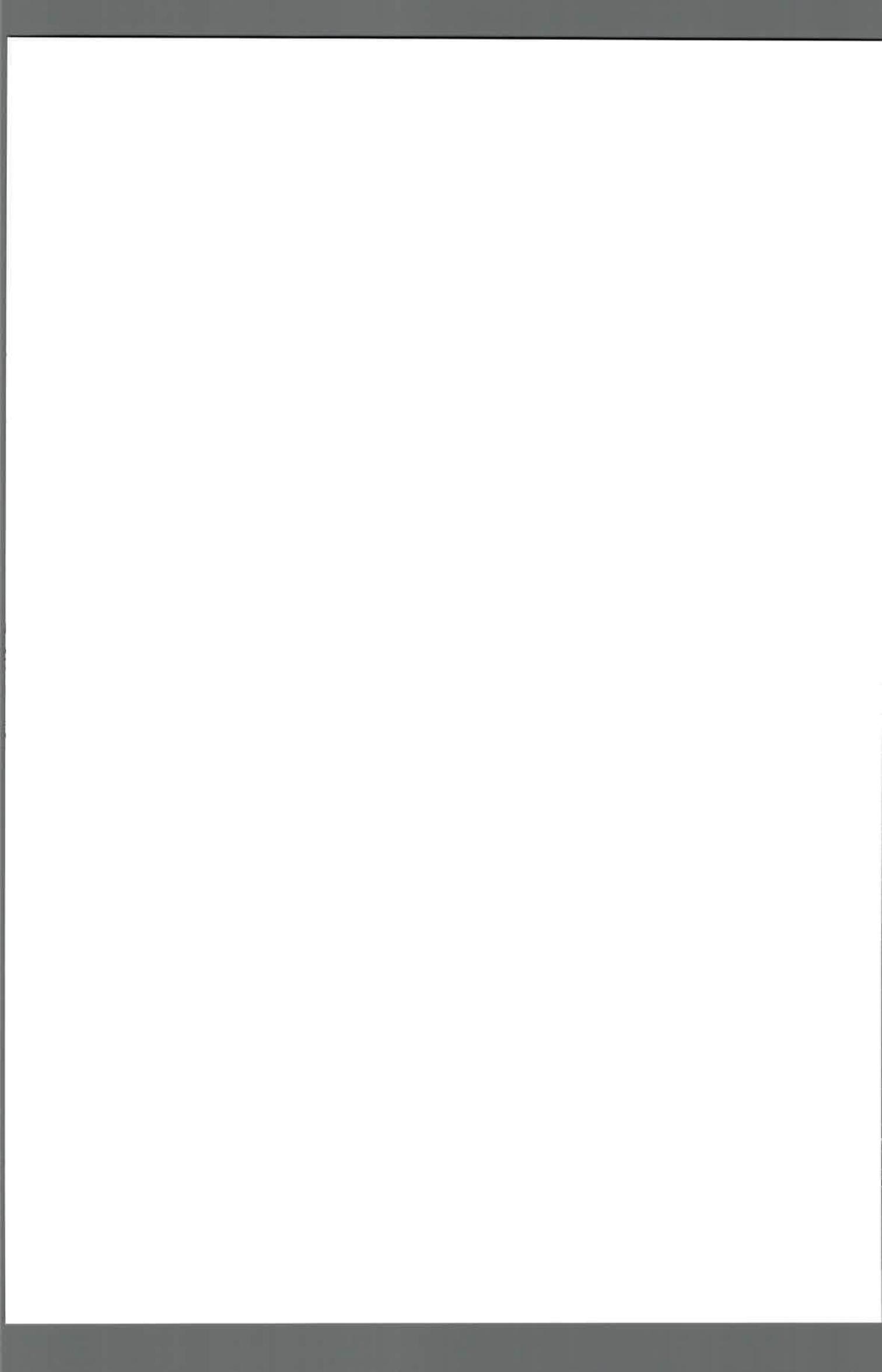
LA RESERVA DEL HOMBRE Y LA BIOSFERA DE ÑACUÑÁN

La Reserva fue creada en 1961 por una ley provincial con la finalidad de proteger los bosques de algarrobos que habían sido sometidos a una fuerte explotación para la obtención de leña y carbón durante el primer cuarto del siglo XX. Desde 1986 forma parte de la Red Mundial de Reservas de Biósfera del Programa el Hombre y la Biósfera de UNESCO. Los principales objetivos son de conservación de los recursos biológicos y genéticos, investigación, educación ambiental y desarrollo de recursos sustentables (Tognelli y Boshoven, 2001).

La Reserva de Ñacuñán (34° 03' S – 67° 58' W) está ubicada en la llanura oriental mendocina, perteneciente al Departamento de Santa Rosa, a 200 km al sureste de la ciudad de Mendoza. Se encuentra en la región central del Monte y tiene una superficie de 12.300 ha a 540 m snm (Tognelli y Boshoven, 2001).

Presenta un clima semiárido marcadamente estacional, con inviernos fríos y secos y con veranos cálidos y lluviosos. Las temperaturas máximas y mínimas absolutas son de 42,5°C y -13°C respectivamente (Fig. 1.5). La precipitación media anual es de 347,6 mm (periodo 1972-2009; Fig. 1.6) y con una acentuada variabilidad interanual, siendo ésta una característica general de las zonas áridas. Para esta región el periodo húmedo comprende los meses de octubre, noviembre, diciembre, enero, febrero y marzo. El período seco comprende los meses de abril, mayo, junio, julio, agosto y septiembre (Estrella *et al.*, 2001).

Los suelos predominantes son arenosos y profundos y su génesis esta relacionada con la sedimentación fluvial y eólica (Abraham, 2001).



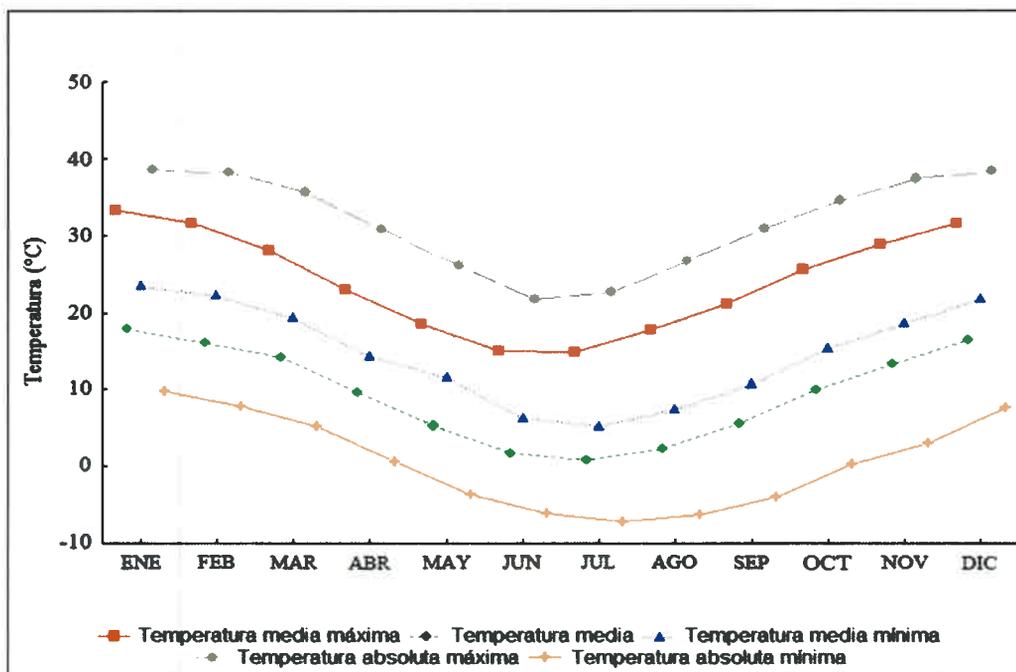


Figura 1.5: Temperaturas medias y absolutas registradas a lo largo del período 1972-2009.

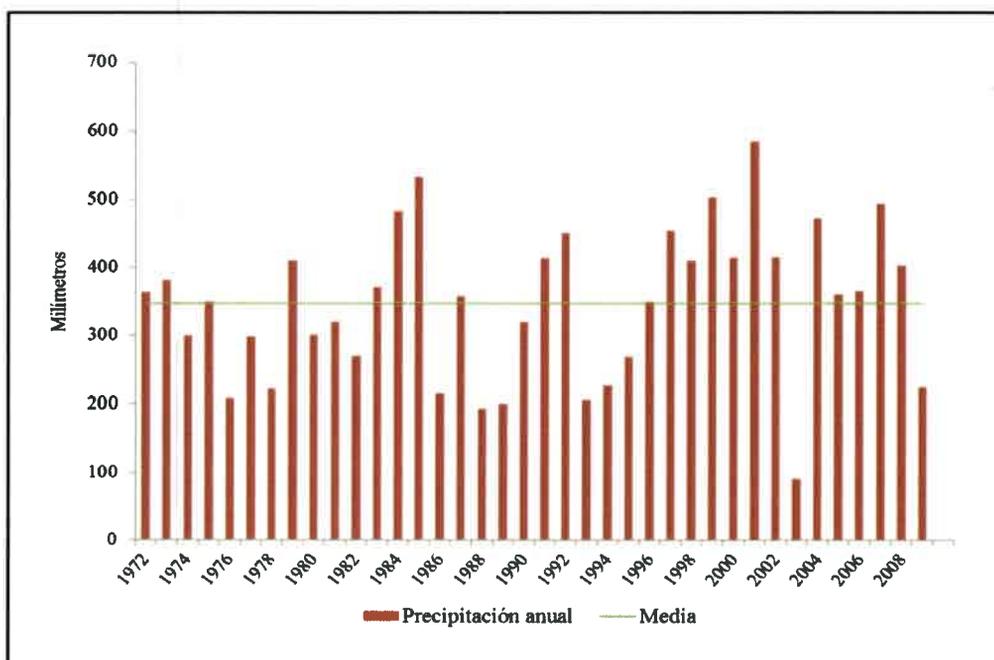
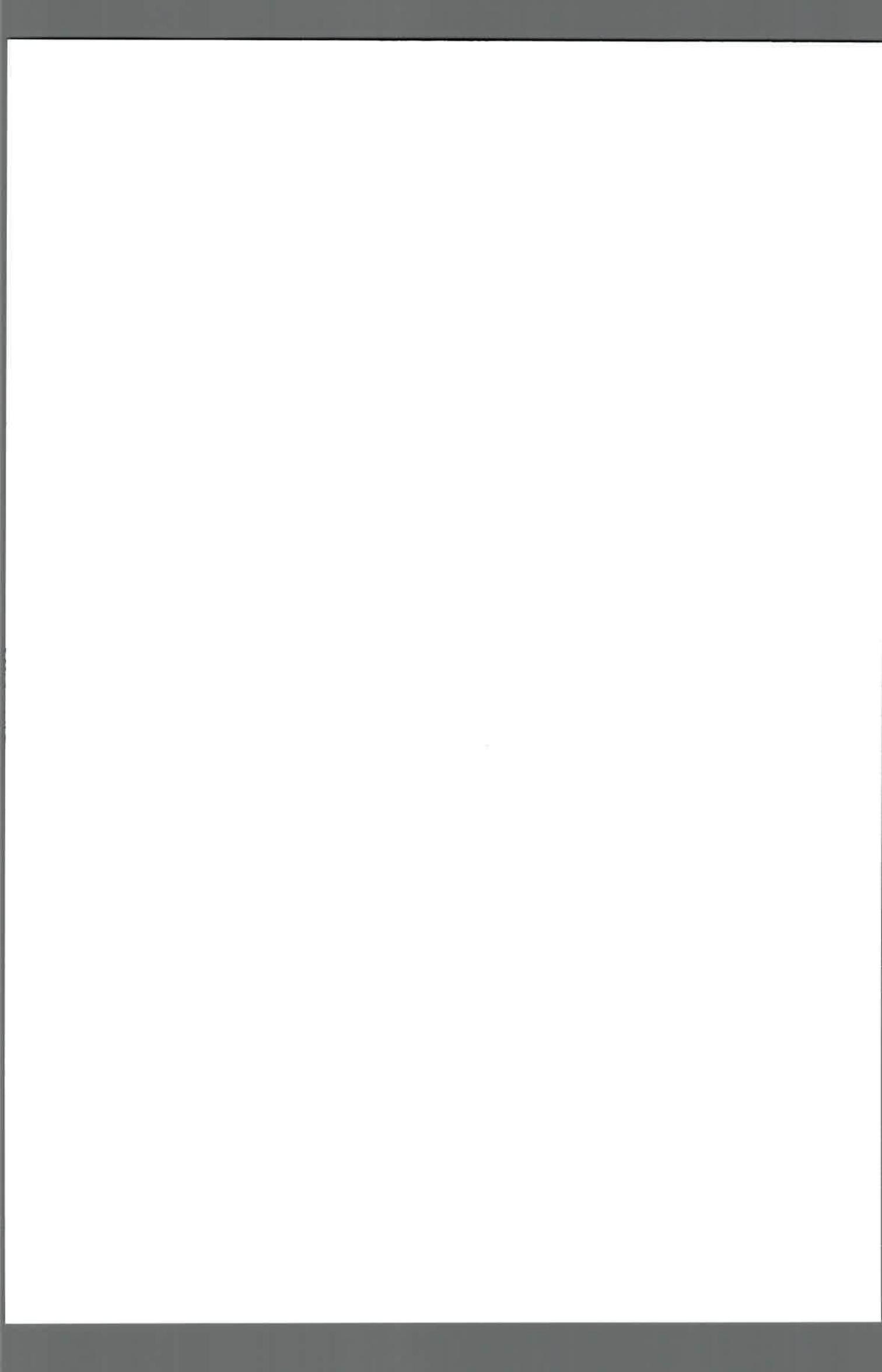


Figura 1.6: Precipitación anual del periodo 1972-2009, el cual incluye el periodo de muestreo.



COMUNIDADES VEGETALES

En la reserva se distinguen tres comunidades vegetales bien definidas: el algarrobal, el jarillal y los médanos (Fig. 1.7).

En la comunidad vegetal del algarrobal se desarrolla el bosque de *Prosopis flexuosa*. Los suelos son profundos, franco arenosos de origen eólico y pobres en materia orgánica. El algarrobal es la comunidad más extensa dentro de la Reserva, representando el 69% de la superficie total. Se caracteriza por tener tres estratos vegetales bien marcados. El estrato inferior o herbáceo-graminoso presenta especies de pastos perennes como *Pappophorum caespitosum*, *Digitaria californica*, *Sporobolus cryptandrus* y *Setaria* spp. Dentro de las herbáceas anuales se encuentran *Sphaeralcea miniata*, *Verbesina encelioides* y especies leñosas como *Acantholipia seriphioides*. En este estrato aparecen las cactáceas *Echinopsis intricatissima* y *Cereus aethiops*. El estrato medio o arbustivo está dominado principalmente por especies como *Larrea divaricata*, *Lycium tenuispinosum*, *Capparia atamisquea*, *Junellia aspera* y *Condalia microphila*. Los arbustos de este estrato son heliófilos. Aparecen en este estrato también especies del género *Stipa* y *Ephedra*. Por último, el estrato superior o arbóreo está dominado por *Prosopis flexuosa* (algarrobo) formando pequeños grupos o aislados de entre 4-6 m de altura. Otras especies arbóreas que acompañan al algarrobo son *Geoffroea decorticans* (chañar), que puede encontrarse aislado o formar pequeños grupos y *Bulnesia retama* (retamo), que forma un bosque mixto con el algarrobo (Roig y Rossi, 2001; Rossi, 2004).

En la comunidad vegetal del jarillal hay desagües mantiformes y los suelos son más ricos en limo y arcilla. Esta comunidad representa el 24% de la superficie total de la Reserva. Está formada por un estrato arbustivo alto dominado por *Larrea cuneifolia*, que forma galerías que acompañan al desagüe y por un estrato arbustivo más bajo en donde se encuentran especies como *Trichloris crinita*, *Pappophorum caespitosum*, *Digitaria californica* y *Lycium* spp. También aparecen colonias de *Pitraea cuneato-ovata*, *Kallstroemia tucumanensis* y *Glandularia mendocina* (Roig y Rossi, 2001; Rossi, 2004).

Por último, la comunidad de los médanos, los cuales se orientan de noroeste a sureste y aparecen formando pequeños grupos (Abraham, 2001), representan el 4% de la superficie de la Reserva. Los suelos son arenosos gruesos y sueltos y está caracterizada por la presencia de un matorral abierto de *Larrea divaricata*. A esta especie la acompañan *Ximena americana*, *Bouganvillea spinosa*, *Junellia seriphioides* y *Fabiana peckii*. También se encuentran árboles aislados, como *Prosopis flexuosa* y *Geoffroea decorticans*. Posee además, un estrato bajo o herbáceo gramíneo constituido por especies exclusivas de esta comunidad tales como *Gomphrena boliviana*, *Panicum urvilleaum*, *Hyalis argentea* e *Ibicella parodii* (Roig y Rossi, 2001; Rossi, 2004).

Debido a la fuerte explotación forestal, los bosques de algarrobo tanto en la región de Ñacuñán como en la provincia de Mendoza en general, han quedado reducidos a pequeños montes o en muchos casos han desaparecido.

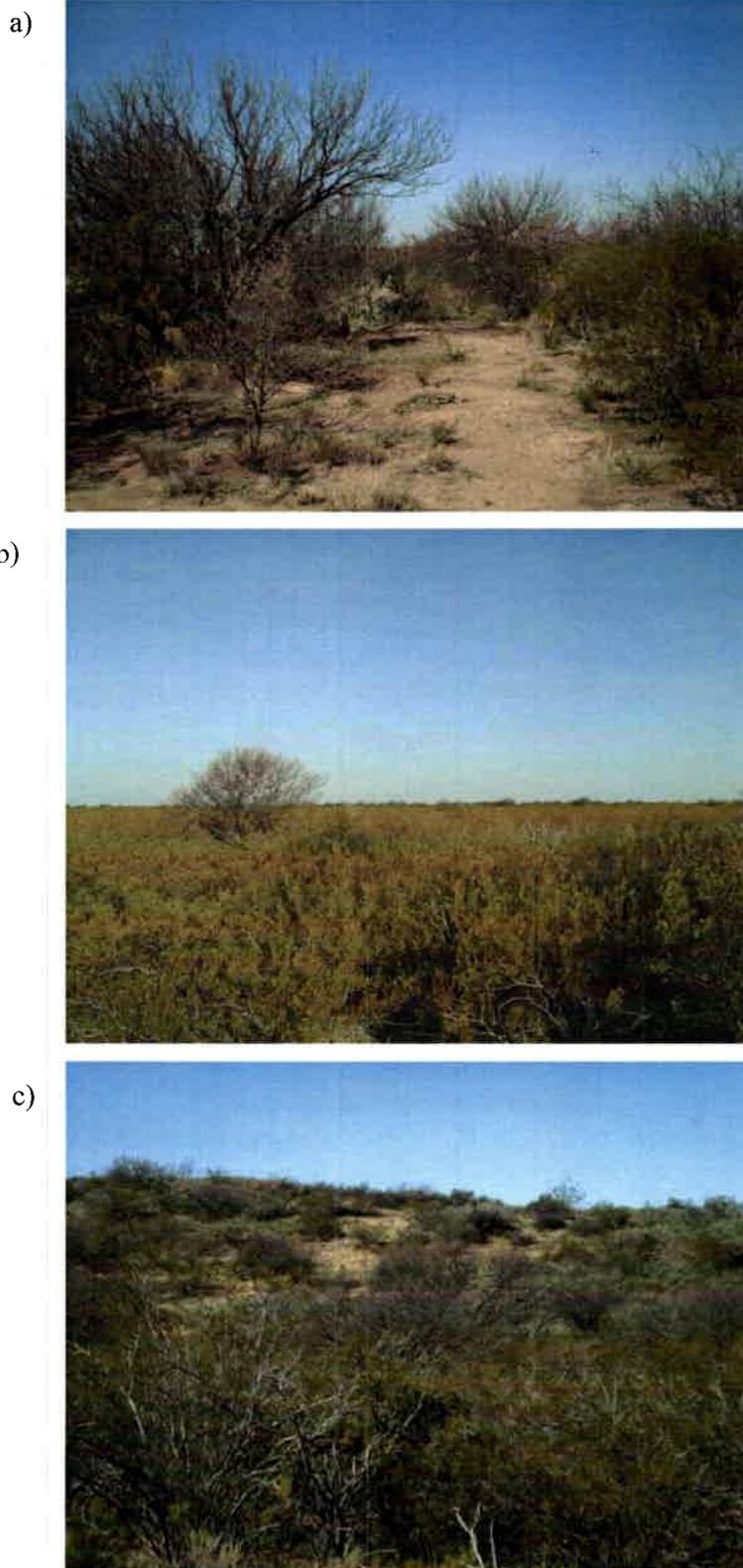


Figura 1.7: Principales ambientes de la Reserva de Ñacuñán. a) Algarrobal, b) Jarillal y c) Médanos.

FAUNA

La composición faunística se caracteriza por la presencia de grupos de distinto origen biogeográfico: la fauna de los Andes y la fauna de las llanuras áridas y medanosas del Este. Debido a las condiciones climáticas, muchas de las especies han desarrollado estrategias para la vida en el desierto, como son: vida subterránea, actividad nocturna y/o mecanismos fisiológicos para reducir la pérdida de agua (Tognelli *et al.*, 2001). La Reserva presenta aproximadamente 191 especies de vertebrados y más de 400 especies de invertebrados, ya sea de manera permanente o transitoria. Dentro de los vertebrados, 136 son especies de aves, 31 de mamíferos, 20 de reptiles y 4 de anfibios (Roig-Juñent *et al.*, 2001; Tognelli *et al.*, 2001). A continuación se ofrece un listado de las especies de mamíferos que se pueden observar en la Reserva:

Orden	Especie	Nombre vulgar
Didelphimorphia	<i>Didelphis albiventris</i>	Comadreja overa
	<i>Thilamys pallidior</i>	Comadreja enana
Chiroptera	<i>Eptesicus furinalis</i>	Murciélago pardo común
	<i>Myotis levis dinellii</i>	Murciélago amarillento
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Murciélago cola de ratón
Cingulata	<i>Chaetophractus vellerosus</i>	Piche llorón
	<i>Zaedyus pichiy</i>	Piche patagónico
	<i>Chlamyphorus truncatus</i>	Pichiciego menor
Carnivora	<i>Lycalopex griseus</i>	Zorro gris
	<i>Lyncodon patagonicus</i>	Huroncito
	<i>Galictis cuja</i>	Hurón menor
	<i>Conepatus chinga</i>	Zorrino común
	<i>Leopardus geoffroyi</i>	Gato montés
	<i>Leopardus pajeros</i>	Gato del pajonal
	<i>Puma yagouaroundi</i>	Yaguarundi
	<i>Puma concolor</i>	Puma
Rodentia	<i>Akodon molinae</i>	Ratón pajizo
	<i>Eligmodontia typus</i>	Laucha colilarga baya
	<i>Calomys musculinus</i>	Laucha bimaculada
	<i>Graomys griseoflavus</i>	Pericote común
	<i>Ctenomys mendocinus</i>	Tuco tuco
	<i>Microcavia australis</i>	Cuis chico
	<i>Galea musteloides</i>	Cuis mediano
	<i>Dolichotis patagonum</i>	Mara patagónica
	<i>Lagostomus maximus</i>	Vizcacha*
Lagomorpha	<i>Lepus europaeus</i>	Liebre europea
Artiodactyla	<i>Pecari tajacu</i>	Pecarí de collar**
	<i>Sus scrofa</i>	Jabalí europeo

*Especie que prácticamente ha desaparecido de la reserva. No hay registros actuales de la misma. ** Especie no citada para la Reserva, su ingreso es reciente. Los rastros de esta especie se diferencian bien de los rastros del jabalí. Diferencias de los signos entre estas especies en Apéndice I.

La Reserva de Ñacuñán ha sido foco de estudio de numerosos trabajos a corto y largo plazo, basados en ecología, fisiología, biogeografía, comportamiento animal y desertificación, entre otros. Esta región contiene un importante segmento de la diversidad, geformas y regímenes de disturbio de las zonas áridas de Sudamérica. Es por eso que es considerada como una de las áreas más importantes de Argentina para monitorear la salud del ecosistema del Monte (Ojeda *et al.*, 1998).

MUESTREOS

El estudio de rastros y signos es una herramienta que sirve para relevar de manera no invasiva las especies que habitan un área. Además, es particularmente usado con aquellas especies que son difíciles de ver y contar, o en aquellos hábitats en donde la visibilidad es pobre (Wemmer *et al.*, 1996). Sin embargo, esta técnica sólo puede ser utilizada con aquellas especies que generan signos conspicuos que son fáciles de distinguir de otras especies, como por ejemplo montículos de tierra y ramas cortadas por tuco tuco (*Ctenomys mendocinus*); ramas y troncos cortados por castor (*Castor canadensis*); hozadas, huellas y dormideros de jabalí (*Sus scrofa*); o cuevas de roedores escansoriales (Wemmer *et al.*, 1996). Muchas veces se utilizan los signos para estimar la abundancia relativa y la densidad absoluta de una especie (Gompper *et al.*, 2006; Henley *et al.*, 2007; Balme *et al.*, 2009). Sin embargo, esta metodología es muy utilizada para obtener información acerca del uso de hábitat y la distribución una especie, en especial de aquellas de las cuales es muy difícil obtener información (Perovic y Herran, 1998; Wei *et al.*, 2000; Crooks, 2002; Akhtar *et al.*, 2004; Markovchick-Nicholls *et al.*, 2008). Es una metodología apropiada para el monitoreo de una o un pequeño grupo de especies, pero no para estudios a gran escala (Wemmer *et al.*, 1996).

La presencia de jabalí mediante signos ha sido ampliamente usada para determinar la preferencia de hábitat por esta especie (Belden y Pelton, 1976; Howe y Bratton, 1976; Barret, 1982; Braza *et al.*, 1984; Dardaillon, 1986; Meriggi y Sacchi, 2000; Sahlsten, 2001; Mitchell *et al.*, 2007; Fonseca, 2008). De hecho, el amplio repertorio de signos que deja (huellas, hozadas, heces, dormideros, baños de barro; Fig. 1.8) refleja la actividad de esta especie (alimentación, movimiento, descanso) y permite una reducción considerable en el esfuerzo de estudios ecológicos (Abaigar *et al.*, 1994).

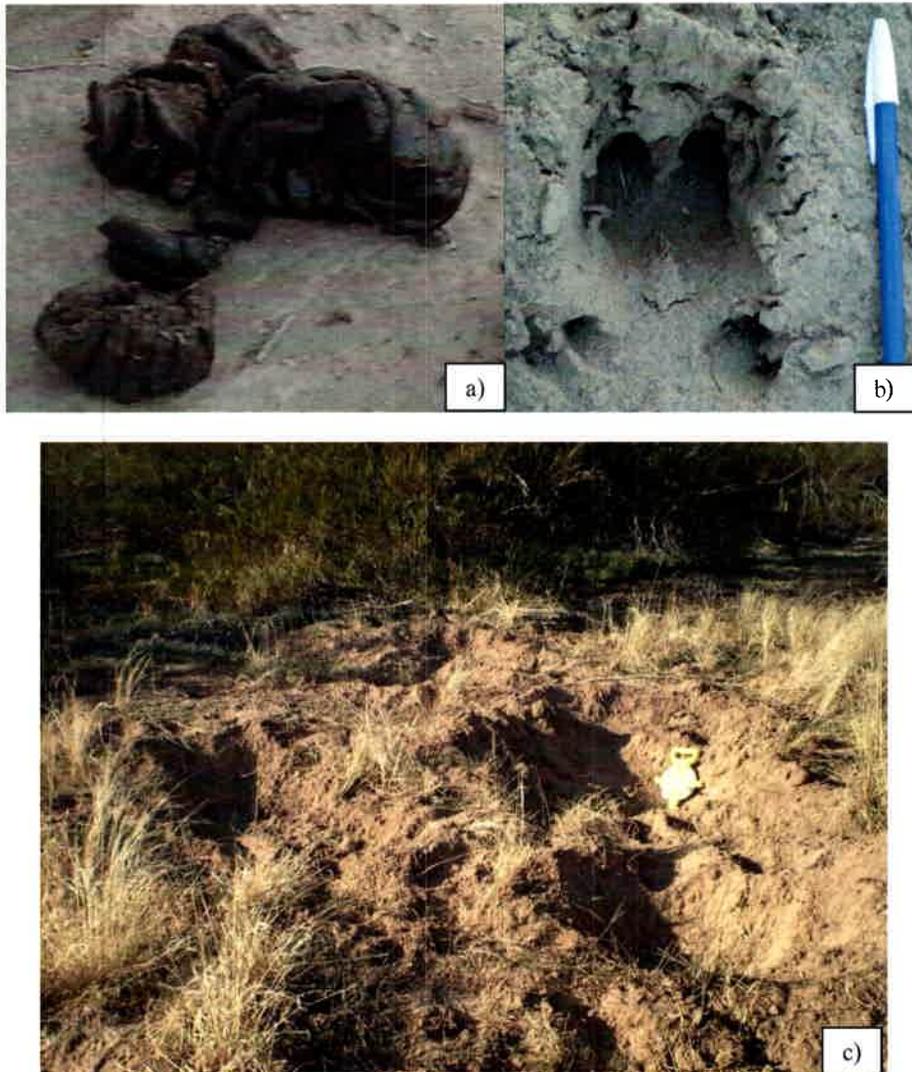


Figura 1.8: Signos de jabalí (*Sus scrofa*) en la Reserva de Ñacuñán; a) heces, b) huella, c) hozada.

En el presente trabajo de tesis, para evaluar el uso de hábitat, la dieta y el impacto del jabalí sobre la vegetación y el suelo, se utilizaron los signos de jabalí (huellas, heces, hozadas y nidos para descansar o parir) como una medida indirecta de su presencia. La descripción de dichos signos y sus diferencias con los de la especie más semejante (pecarí de collar), se encuentran en el Apéndice I. La metodología empleada y los análisis estadísticos asociados a cada objetivo se encuentran detallados en el capítulo correspondiente. Los muestreos se realizaron en dos periodos del año (húmedo y seco) durante los años 2008 y 2009.

CAPÍTULO 2

Uso y Selección de Hábitat de *Sus scrofa* a
distintas escalas

INTRODUCCIÓN

Una parte importante del estudio de la ecología animal, es el uso que un individuo hace del ambiente que lo rodea, específicamente, el tipo de alimento que consume y los diferentes hábitats que ocupa (Johnson, 1980). El hábitat puede ser definido como el espacio físico necesario en el cual los organismos obtienen los recursos esenciales para sobrevivir y reproducirse (Partridge, 1978). La ocurrencia o abundancia de una especie va a estar determinada por las características y la calidad del hábitat (Freemark *et al.*, 2002). Hábitats de mejor calidad soportan un mayor número de individuos y los fitness de los mismos son mayores que en hábitats de baja calidad (Cramer y Willig, 2002). Esto lleva a que algunas especies sean más abundantes que otras en diferentes tipos de hábitats (Morris, 1987).

Los patrones de uso de hábitat no son aleatorios, es decir, que las especies prefieren algunos hábitats sobre otros. Se dice que una especie selecciona aquellos recursos que le permiten satisfacer sus requerimientos de vida (Manly *et al.*, 2002). Tales elecciones pueden estar influenciadas por factores bióticos y abióticos del ambiente, entre ellos, la disponibilidad de recursos alimenticios, el riesgo de predación, la competencia inter e intraespecífica, etc. (Falkenberg y Clarke, 1998; Finlayson *et al.*, 2008). Además, el uso del espacio está fuertemente vinculado con el tamaño corporal de la especie (Jetz *et al.*, 2004), y esto a su vez afecta la escala espacial a la cual estudiar.

La selección de hábitat es el proceso por el cual un individuo usa u ocupa, de manera no azarosa, un conjunto de hábitats disponibles (Morris, 2003). Y la disponibilidad de un recurso está definida como la cantidad del mismo que está accesible para el individuo en un tiempo dado (Manly *et al.*, 2002). Los organismos perciben y responden a la estructura del paisaje de manera distinta dependiendo de las diferentes escalas espaciales y temporales (Morris, 1987; Wiens, 2002). De modo que, como cada especie tiene un patrón particular de preferencia que depende del tamaño del individuo y de su comportamiento, es por eso que son necesarios los estudios a múltiples escalas espaciales y/o temporales (Wiens, 1989).

Muchos autores han definido las escalas espaciales de diferente manera. Johnson (1980) reconoció la naturaleza jerárquica de la selección e identificó tres escalas de selección de hábitat: selección de primer, segundo y tercer orden. La selección de primer orden puede ser definida como la selección del rango físico o geográfico de una especie. La de segundo orden determina el área de acción de un individuo o de un grupo social. La de tercer orden se refiere al uso que hace el individuo de los componentes del hábitat dentro del área de acción. Otros autores como Morris (1987) y Bowers (1995) propusieron los conceptos de macro (correspondiente a la selección de segundo orden) y microhábitat (correspondiente a la selección de tercer orden). El macrohábitat está definido como el área donde un individuo puede llevar a cabo sus funciones biológicas (Morris, 1987). Esta escala, en general, se la asocia a distintas comunidades vegetales o a tipos de hábitat (Finlayson *et al.*, 2008). El microhábitat es el subconjunto de condiciones ambientales preferidas por un individuo dentro de su área de acción (Morris, 1987). Generalmente, hace referencia a variables de cobertura vegetal, suelo y otras relacionadas a un parche en particular en donde la especie está presente. En la actualidad, los términos de macro y micro hábitat son controvertidos, por lo que autores como Wiens (1989; 2002), emplean para estos términos el uso de: escala amplia (broad-scale) y fina (fine-scale), respectivamente.

Se han descrito diversos factores que afectan la abundancia y distribución de los ungulados; entre ellos, factores climáticos y ecológicos, las actividades humanas, la topografía, etc. (Jedrzejewska *et al.*, 1997; Acevedo *et al.*, 2006). Así por ejemplo, las precipitaciones influyen sobre la biología reproductiva de los jabalíes, habiendo un aumento en el número de hembras preñadas en aquellos años que fueron más lluviosos (Fernández-Llario y Mateos-Quesada, 2005). La presión de caza afecta al comportamiento espacial del jabalí, modificando por ejemplo, sus sitios de descanso (Scillitani *et al.*, 2009). Acevedo *et al.* (2006) encontraron que la abundancia de jabalíes en el noreste de España, era mayor a mayores altitudes. Por otro lado, paisajes heterogéneos pueden favorecer altas densidades de jabalí respecto a aquellos paisajes más homogéneos. Esto puede deberse a que los paisajes heterogéneos poseen mayor diversidad de recursos alimenticios y mayor disponibilidad de refugio (Fernández-Llario, 2004; Acevedo *et al.*, 2006).

Al carecer de glándulas sudoríparas, los patrones de uso de hábitat del jabalí están comandados por las necesidades fisiológicas por el agua libre y por la respuesta conductual al aumento de la temperatura ambiental (Dexter, 2003). Los jabalíes satisfacen sus requerimientos hídricos a través del agua libre, del agua proveniente de los alimentos y del agua proveniente de las vías metabólicas (Eisenberg y Lockhart, 1972; Baber y Coblenz, 1986; Mc Ilroy, 1989; Rosell *et al.*, 2001). Así, en las zonas áridas y de altas temperaturas, para termorregular, el jabalí modifica su comportamiento durante las estaciones, siendo nocturnos y crepusculares durante el verano; y crepusculares a diurnos en invierno (Barrett, 1978; Baber y Coblenz, 1986). Además, realiza movimientos estacionales según sus requerimientos específicos. En épocas de bajos recursos, el área de acción es mayor que en épocas con alta disponibilidad de recursos (Singer *et al.*, 1981; Hayes *et al.*, 2009; Bertolotto, 2010). La calidad de su hábitat está relacionada con la disponibilidad del agua y alimento; así como también de la cobertura vegetal (Barrett, 1982). En épocas de altas temperaturas, el jabalí se encuentra asociado a la cercanía de cursos de agua y a la alta cobertura vegetal. En invierno, cesa la dependencia por el agua, dependiendo exclusivamente de la disponibilidad de alimentos. Además, durante la estación húmeda prefiere sitios con abundancia de herbáceas y gramíneas anuales (Baber y Coblenz, 1986). Por eso, en muchos casos, la preferencia del jabalí para hozar en determinados lugares está explicada por la presencia de recursos alimenticios disponibles (Welander, 2000).

En Argentina no existen trabajos relacionados al uso del hábitat por el jabalí, o sobre alguna asociación entre la presencia de esta especie y variables ambientales. Por tal motivo, se plantean los siguientes objetivos:

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar la estructura vegetal de los ambientes y analizar cómo éstas varían estacionalmente.
2. Cuantificar el uso de recursos espaciales (uso de hábitat) por el jabalí a distintas escalas espaciales y temporales.
3. Evaluar si existe influencia de factores climáticos sobre la abundancia de signos de jabalí.

HIPÓTESIS

H1. Según la disponibilidad de alimentos, el jabalí utiliza de modo diferencial el área de la reserva entre las estaciones húmeda y seca.

Predicción

- 1- En la estación húmeda (donde la disponibilidad de alimento es mayor), la actividad (medida por el número de signos frescos) será menor que en la estación seca.

H2. Según los requerimientos fisiológicos de la especie, la presencia del jabalí en la reserva está asociada a recursos de agua disponible y a la cobertura vegetal.

Predicción

- 1- La presencia de signos de jabalí estará asociada a la cercanía (menor distancia) a las represas y ambientes donde la disponibilidad de herbáceas (recurso importante en su dieta) sea mayor.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la búsqueda de signos de jabalí en la reserva, se establecieron 20 cuadrantes de 1 x 1 km, separados entre sí por un mínimo de 1 km, tratando de abarcar todos los ambientes (Fig. 2.1). Dentro de cada cuadrante se establecieron 4 transectas en faja (5 m de ancho) de 1 km separadas por 250 m cada una. A lo largo de las mismas se registraron y georreferenciaron los signos de jabalí (ej.: hozadas, huellas, heces, dormideros) para determinar de manera indirecta la presencia de la especie. En cada punto se cuantificó, en una parcela de 50 m², la composición específica de plantas y la cobertura vegetal mediante el método de Point Quadrat modificado (Passera *et al.*, 1983), y se calculó de este modo el porcentaje de suelo desnudo, mantillo, gramíneas, herbáceas, subarbustos (arbustos < 1m), arbustos, árboles, cobertura total y por estratos verticales (0-50 cm, 0-100 cm, 100-150 cm, más de 150 cm). Además se consideró en cada punto de medición el tipo de ambiente (algarrobal, jarillal y medanal), la distancia a la fuente de agua más cercana, la distancia al asentamiento humano más cercano y la distancia al camino más cercano. Se tomaron las mismas variables en sitios sin signos de jabalí. Se consideraron independientes aquellos puntos donde la distancia mínima entre ellos fue mayor a 250 m (Abaigar *et al.*, 1994; Akhtar *et al.*, 2004).

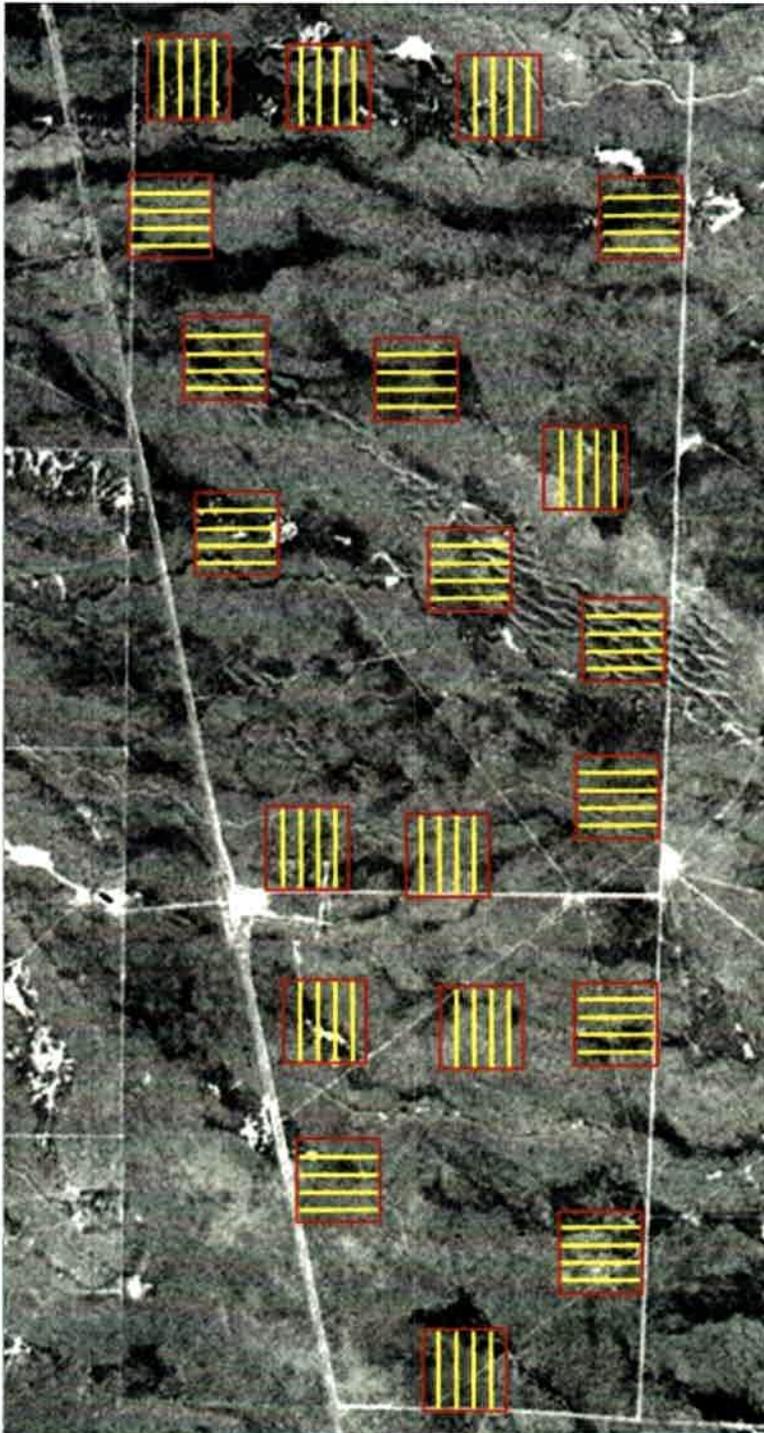


Figura 2.1: Imagen satelital (LANDSAT 5 TM, resolución espacial 30 m) de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, donde se indica la ubicación de los 20 cuadrantes con 4 transectas cada uno, usados para la búsqueda de signos de jabalí.

CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT

Con los datos de vegetación obtenidos a partir de las parcelas muestreadas se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para caracterizar los diferentes ambientes en cada estación (húmeda y seca). Las variables utilizadas para ello fueron: porcentaje de suelo desnudo, mantillo, herbáceas, gramíneas, arbustos, subarbustos y árboles. A través de este análisis se examinó cuáles son las variables que más explican las diferencias de estructura de los tres principales ambientes en el área de estudio.

SELECCIÓN DE HÁBITAT

El uso de hábitat se analizó a dos escalas espaciales diferentes. La primera, a una escala amplia o de ambiente, donde se consideró como tal a los tres ambientes dominantes en el área de estudio: algarrobal, jarillal y medanal. La segunda, a una escala fina o de parcela, la cual está centrada en las características puntuales tomadas de las parcelas de muestreo (diferentes coberturas vegetales y distancias a diferentes puntos de referencia). La disponibilidad de los diferentes ambientes se calculó como la suma de todas las parcelas dentro de cada ambiente (Finlayson *et al.*, 2008).

-ESCALA AMPLIA O DE AMBIENTE

Para evaluar los patrones del uso de hábitat a escala de ambiente y detectar diferencias entre el uso esperado de los diferentes ambientes y la frecuencia observada de su uso, se aplicó un Chi-Cuadrado Bondad de Ajuste. Las frecuencias esperadas se calcularon teniendo en cuenta la disponibilidad de cada ambiente. Este análisis determina si las distribuciones de los diferentes signos de jabalí están asociadas con los diferentes ambientes disponibles. En aquellos casos en donde se encontraron diferencias significativas, se aplicó luego el Intervalo de Confianza de Bonferroni:

$$\bar{p}_i - Z_{\alpha/2k} \sqrt{\bar{p}_i (1 - \bar{p}_i) / n} < p_i < \bar{p}_i + Z_{\alpha/2k} \sqrt{\bar{p}_i (1 - \bar{p}_i) / n}$$

donde \bar{p}_i es la proporción de cada signo en cada ambiente, n es el tamaño de la muestra (número total de signos), k es el número de categorías (ambientes) y $Z_{\alpha/2k}$ es el valor superior de la tabla Normal Standard correspondiente a un área de probabilidad de cola de $\alpha/2k$. Este análisis permite determinar qué tipo de vegetación es preferida o evitada por el animal. Para ello se construyen intervalos de confianza para cada frecuencia de ocurrencia de cada signo en cada ambiente, a fin de determinar si la proporción esperada de uso cae dentro de la magnitud de los efectos significativos (Neu *et al.*, 1974; Byers *et al.*, 1984). Si el intervalo de confianza construido incluye la proporción esperada de uso, se considera que dicho ambiente no es seleccionado (es decir, el uso es proporcional a lo disponible). Por otro lado, si la proporción esperada de uso cae fuera del intervalo de confianza indica que el recurso es seleccionado, en forma positiva (“prefiere”: si la proporción de uso es mayor a la proporción esperada) o de manera negativa (“evita”: si la proporción de uso es menor a la proporción esperada) (López-Cortez *et al.*, 2007).

-ESCALA FINA O DE PARCELA

Para detectar los patrones de uso de hábitat a escala de parcela se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM), y se construyó un modelo para cada estación de muestreo. La variable respuesta (dependiente) fue la presencia/ausencia de signos de jabalí, y dado que esta variable sigue una distribución Binomial, se aplicó una regresión lineal múltiple de tipo logística con χ^2 como medida de ajuste. Como variables explicatorias (independientes) se utilizaron las variables ambientales (coberturas de plantas y cobertura de estratos verticales) y antrópicas (distancia al camino más cercano, distancia a la fuente de agua —represa— más cercana y distancia al establecimiento humano —puestos— más cercano) que corresponden a cada parcela muestreada (McConway *et al.*, 1999).

Asimismo, se construyeron GLMs para cada estación de muestreo, en donde se utilizó como variable respuesta la presencia/ausencia de hozadas y como variables explicatorias las mismas variables utilizadas en los modelos anteriores. Como la

variable dependiente es también de tipo Binomial, se aplicó una regresión logística múltiple con χ^2 como medida de ajuste.

Como muchas de las variables ambientales (diferentes porcentajes de cobertura de forma de vida vegetal y estratos verticales) podrían estar siendo sobreestimadas dentro de los modelos (por ejemplo: cobertura de herbáceas con cobertura de vegetación entre los 0 y 25 cm de altura), los mismos fueron construidos con aquellas variables donde la correlación entre ellas fue menor al $r = 0,6$ (Zuur *et al.*, 2009).

INFLUENCIA DE FACTORES CLIMÁTICOS

Para analizar qué variables climáticas estarían relacionadas con la abundancia de signos observada en cada periodo de muestreo, se aplicó un modelo lineal generalizado (GLM). Para la construcción de este modelo se usó como variable respuesta el número de signos encontrados en cada período de muestreo. Como estos datos son conteos, la variable sigue una distribución Poisson, por lo que se aplicó una regresión lineal múltiple del tipo logarítmica con χ^2 como medida de ajuste (McConway *et al.*, 1999). Se utilizaron como variables explicatorias las siguientes variables climáticas: precipitación del periodo de muestreo, precipitación del periodo anterior, número de días con lluvia, temperatura media, temperatura media máxima, temperatura media mínima y número de días con temperaturas inferiores a 10°C.

Para la construcción de todos los modelos mencionados, cuando los errores residuales mostraron sobredispersión (es decir, cuando la devianza residual fue mayor que los grados de libertad residuales), los datos fueron re-escalados para corregir los sesgos del test de hipótesis. En dichos casos, se usó el estadístico F en lugar de χ^2 como medida de ajuste (Crawley, 1993; McConway *et al.*, 1999). Los modelos se llevaron a cabo con el programa GenStat Discovery 3rd edition.

RESULTADOS

Los resultados se muestran para los años 2008 y 2009 de forma separada.

CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT

Los resultados del PCA muestran que para la estación húmeda de 2008 el PC1 explica el 76,4% de la variabilidad y se encuentra definido principalmente por cobertura de subarbustos y suelo desnudo (en forma positiva), e inversamente por la cobertura de herbáceas, mantillo y arbustos. El PC2 explica el 23,6% de la variabilidad y está definido por la cobertura de gramíneas en forma positiva, e inversamente por la cobertura de árboles. Se observa que el algarrobal se asocia a la cobertura de subarbustos y árboles; el jarillal a los arbustos, herbáceas y mantillo mientras que el medanal al suelo desnudo y gramíneas (Fig. 2.2a).

Para la estación seca de 2008, el PC1 también explica el 76,1% de la variabilidad y el PC2 el 23,9% restante. El PC1 está definido por la coberturas de herbáceas, arbustos y mantillo en forma positiva y por la cobertura de subarbustos en forma negativa. Por otro lado, el PC2 está definido por el suelo desnudo y la cobertura de árboles e inversamente por la cobertura de gramíneas. De esta manera, el algarrobal está asociado al suelo desnudo y la cobertura de árboles; el jarillal al mantillo, herbáceas y arbustos y el medanal a los subarbustos y las gramíneas (Fig. 2.2b).

Para la estación húmeda de 2009, el PC1 explica el 52,5% de la variabilidad y el PC2 el 47,5% restante. El PC1 está definido por la cobertura de subarbustos y árboles de manera positiva y por la cobertura de herbáceas y arbustos de forma negativa. El PC2 está definido por suelo desnudo en forma positiva e inversamente por mantillo y la cobertura de gramíneas. De esta forma, el algarrobal está asociado a suelo desnudo, subarbustos y árboles; el jarillal está asociado a arbustos y herbáceas y el medanal a gramíneas y mantillo (Fig. 2.2c).

Para la estación seca de 2009 el PC1 explica el 76,2% y el PC2 el 23,8% de la variabilidad total. El PC1 está definido por subarbustos de forma positiva y de manera negativa por suelo desnudo y arbustos. El PC2 está definido por la cobertura de árboles

en forma positiva, e inversamente por mantillo y la cobertura de herbáceas y gramíneas. De esta forma el algarrobal se asocia a suelo desnudo y árboles, el jarillal a arbustos y herbáceas y el medanal a subarbustos, mantillo y gramíneas (Fig. 2.2d). De esta forma los tres ambientes se encuentran relacionados con diferentes variables o grupos de variables que los caracterizan.

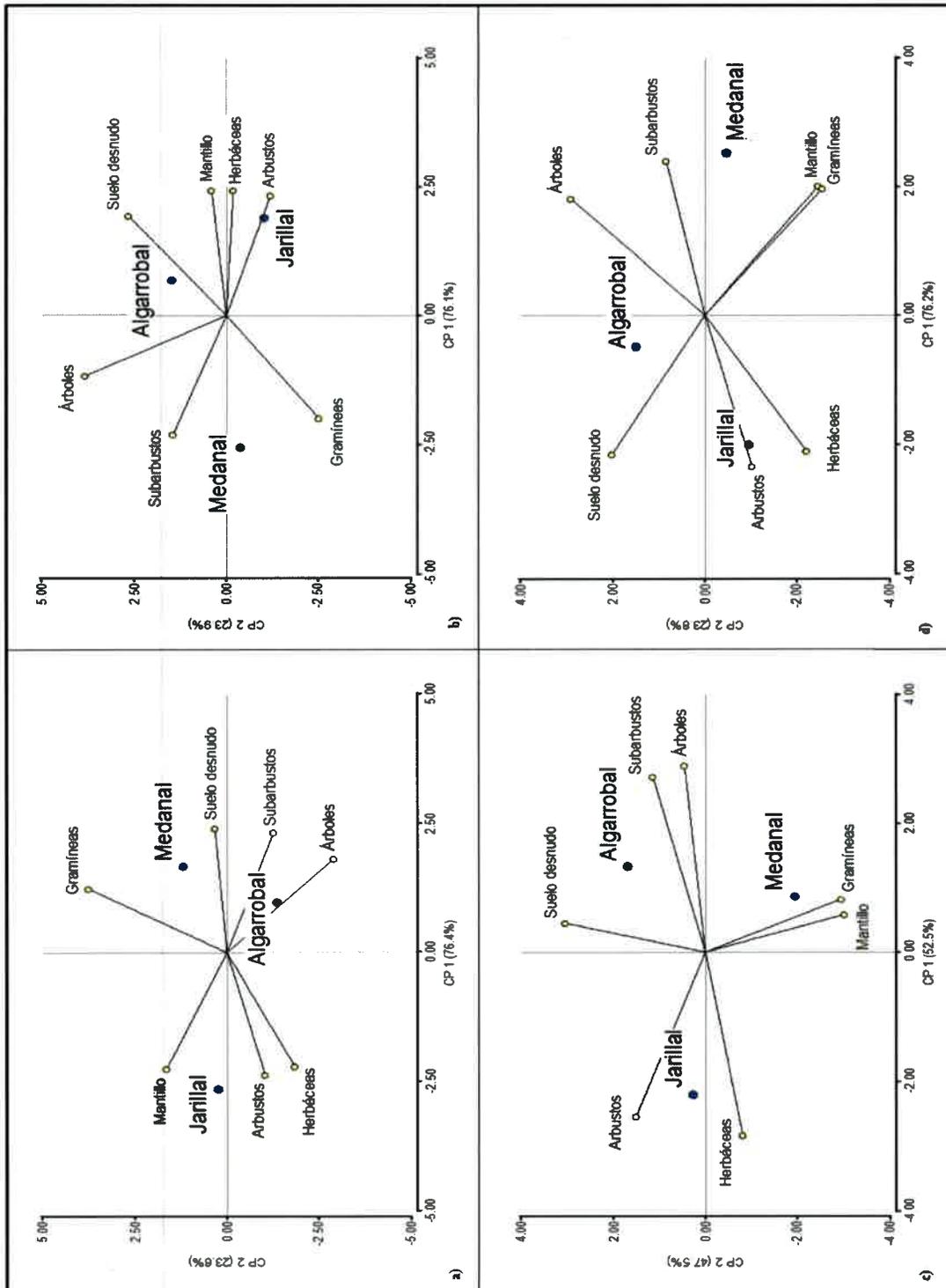


Figura 2.2: Resultados del análisis de componentes principales (PCA) considerando las variables vegetales para la caracterización de los ambientes (Algarrobal, Medanal y Jarillal), a) estación húmeda 2008, b) estación seca 2008, c) estación húmeda 2009, d) estación seca 2009.

SELECCIÓN DE HÁBITAT

-ESCALA AMPLIA O DE AMBIENTE

Para el análisis de selección a escala amplia o de ambiente, se utilizaron sólo los datos de huellas y hozadas. Durante la estación húmeda de 2008 se encontraron 70 signos de jabalí. Los resultados mostraron que la frecuencia de hozadas de jabalí (n=27) difiere significativamente entre los ambientes disponibles ($\chi^2= 16,83$; gl= 2; $p < 0,001$; Fig. 2.3). Los resultados de los Intervalos de Confianza de Bonferroni mostraron que las proporciones esperadas de uso caen fuera de los intervalos construidos, excepto para el medanal en donde no se encontraron hozadas. Esto significa que el uso observado y el esperado son significativamente diferentes en el jarillal y algarrobal. La Tabla 2.1 muestra que el jarillal fue más usado que lo esperado por azar, mientras que el algarrobal fue utilizado menos de lo esperado por azar. Por lo tanto se puede concluir que el jabalí prefirió el jarillal como sitio para hozar y evitó el algarrobal.

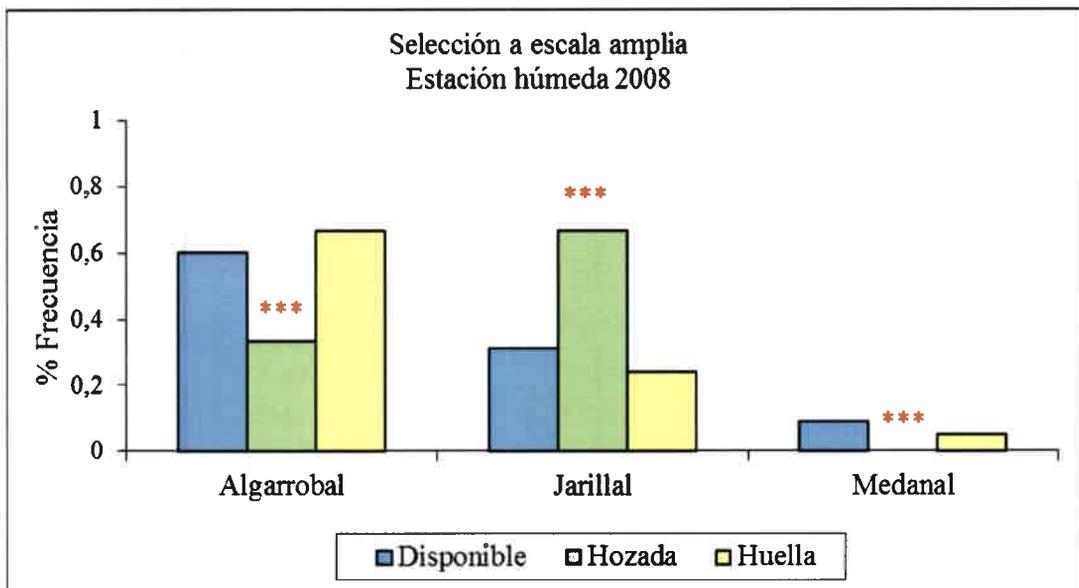


Figura 2.3: Selección de hábitat a escala amplia o de ambiente por el jabalí durante la estación húmeda de 2008 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. *** $p < 0,001$.

Tabla 2.1. Proporción de uso observado versus esperado de hábitat en función de las hozadas de jabalí durante la estación húmeda del 2008 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. El asterisco indica aquellas proporciones esperadas de uso que caen fuera del intervalo de confianza. En negrita, aquel ambiente que es preferido.

Estación Húmeda 2008			
Categoría	Proporción esperada de uso (p_i)	Proporción observada de hozadas en c/ambiente (\bar{p}_i)	95% Intervalo de confianza para p_i
Algarrobal	0,601	0,33	$0,110 \leq p_1 \leq 0,532^*$
Jarillal	0,309	0,67	$0,426 \leq p_2 \leq 0,859^*$
Medanal	0,089	0	

La frecuencia de huellas ($n=43$) no difirió significativamente entre los ambientes disponibles ($\chi^2= 1,81$; $gl= 2$; $p=0,4$), indicando que el animal usó los 3 ambientes de igual forma para transitar (Fig. 2.3).

Durante la estación seca de 2008 se registraron un total de 99 signos de jabalí. Para esta estación, la frecuencia de hozadas ($n=35$) difirió significativamente entre los ambientes disponibles ($\chi^2= 6,51$; $df=2$; $p=0,012$; Fig. 2.4). Los Intervalos de Bonferroni mostraron que las proporciones esperadas de uso caen fuera de los intervalos construidos sólo en el jarillal, por lo tanto existen diferencias significativas entre lo usado y lo esperado por azar en dicho ambiente. El jarillal fue usado más de lo esperado, mientras que el algarrobal y el medanal no hubo selección por parte del jabalí. Esto quiere decir que el jabalí seleccionó positivamente el jarillal para hozar durante la estación seca (Tabla 2.2).

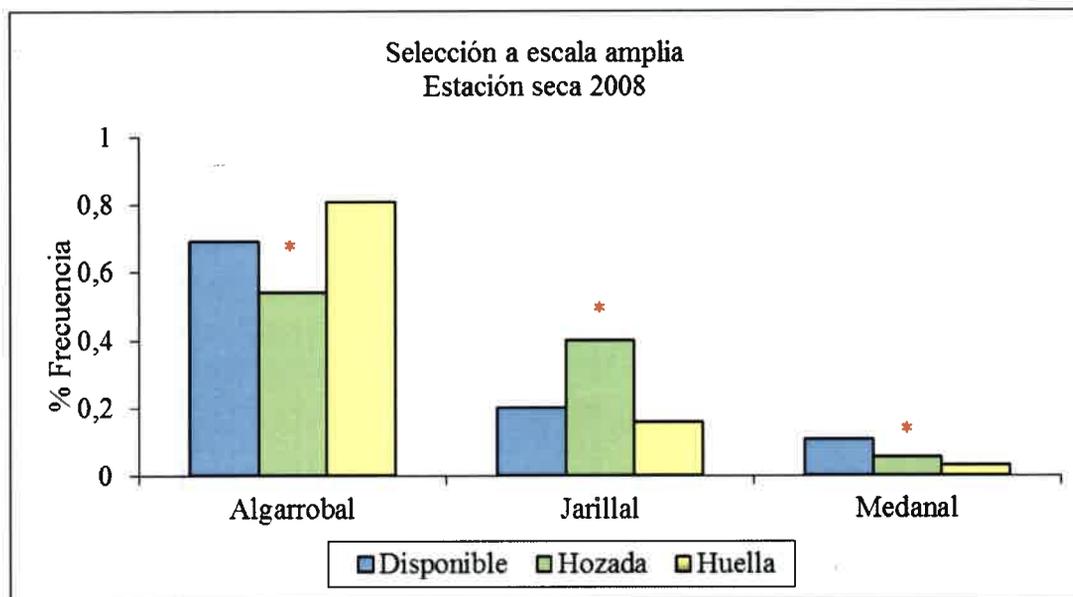


Figura 2.4: Selección de hábitat a escala amplia o de ambiente por el jabalí durante la estación seca de 2008 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. * $p < 0,05$.

Tabla 2.2. Proporción de uso observado versus esperado de hábitat en función de las hozadas de jabalí durante la estación seca del 2008 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. El asterisco indica aquellas proporciones esperadas de uso que caen fuera del intervalo de confianza. En negrita, aquel ambiente que es preferido.

Estación Seca 2008			
Categoría	Proporción esperada de uso (p_i)	Proporción observada de hozadas en c/ambiente (\bar{p}_i)	95% Intervalo de confianza para p_i
Algarrobal	0,692	0,54	$0,342 \leq p_1 \leq 0,744$
Jarillal	0,201	0,4	$0,202 \leq p_2 \leq 0,598^*$
Medanal	0,106	0,06	(-) $0,037 \leq p_3 \leq 0,151$

En cuanto a las huellas (n=64), éstas no difirieron significativamente entre ambientes ($\chi^2= 5,12$; gl= 2; p=0,08; Fig. 2.4). De modo que el jabalí usó para transitar los 3 ambientes de igual manera.

Durante la estación húmeda de 2009 se encontraron 70 signos de jabalí. A escala amplia, se encontraron diferencias significativas en cuanto a las hozadas (n=11) entre el uso observado y el esperado en los 3 ambientes disponibles ($\chi^2 = 11,18$; df=2; p=0,004; Fig. 2.5). Las proporciones esperadas de uso en el jarillal caen fuera de los intervalos construidos, excepto para el medanal, en donde no se encontraron hozadas. El jarillal fue usado más de lo esperado por azar, mientras que el algarrobal no fue seleccionado por el jabalí. Esto quiere decir que el jabalí prefirió el jarillal para hozar durante la estación húmeda de 2009 (Tabla 2.3).

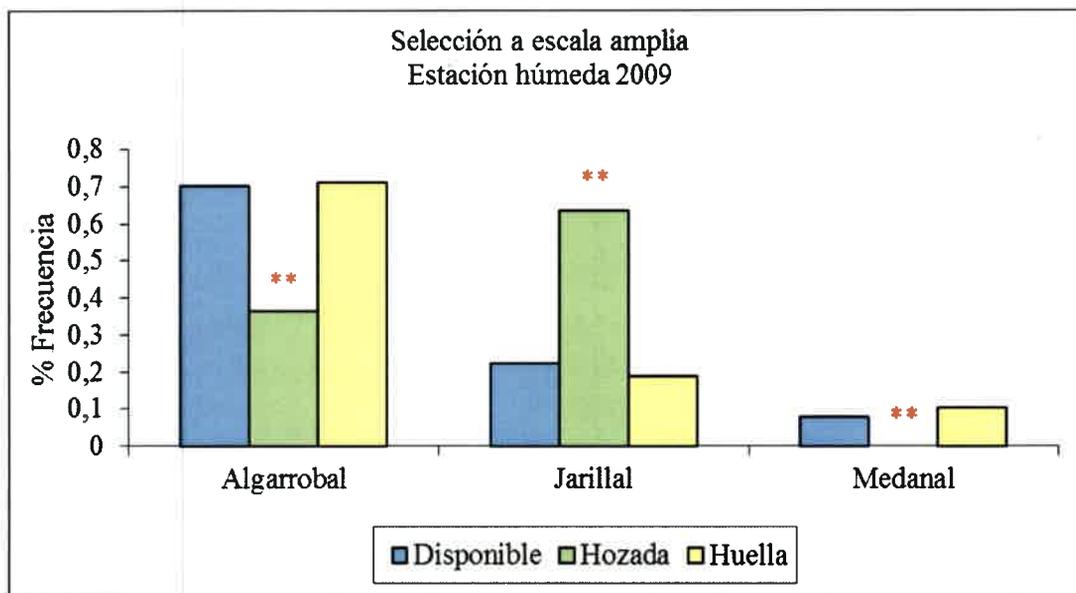


Figura 2.5: Selección de hábitat a escala amplia o de ambiente por el jabalí durante la estación húmeda de 2009 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. ** p< 0,01.

Tabla 2.3. Uso observado versus esperado de hábitat en función a las hozadas por jabalí durante la estación húmeda del 2009 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. El asterisco indica aquellas proporciones esperadas de uso que caen fuera del intervalo de confianza. En negrita, aquel ambiente que es preferido.

Estación Húmeda 2009			
Categoría	Proporción esperada de uso (p_i)	Proporción observada de hozadas en c/ambiente (\bar{p}_i)	95% Intervalo de confianza para p_i
Algarrobal	0,702	0,36	$0,017 \leq p_1 \leq 0,712$
Jarillal	0,222	0,64	$0,289 \leq p_2 \leq 0,983^*$
Medanal	0,076	0	

En el caso de las huellas (n=59), no se encontraron diferencias significativas entre la frecuencia observada y esperada para los 3 ambientes ($\chi^2= 0,85$; gl= 2; p=0,65; Fig. 2.5). El jabalí utilizó los 3 ambientes de igual manera para transitar.

Durante la estación seca de 2009 se registraron 123 signos de jabalí. Se encontraron diferencias significativas entre las proporciones de hozadas (n=19) observadas y las esperadas en los 3 ambientes ($\chi^2 = 7,89$; gl=2; p=0,019; Fig. 2.6). Las proporciones esperadas de uso caen fuera de los intervalos construidos, excepto para el medanal. El jarillal fue usado más de lo esperado por azar, mientras que el algarrobal fue utilizado menos que lo esperado por azar. Esto quiere decir que el jabalí seleccionó positivamente el jarillal y negativamente el algarrobal (Tabla 2.4).

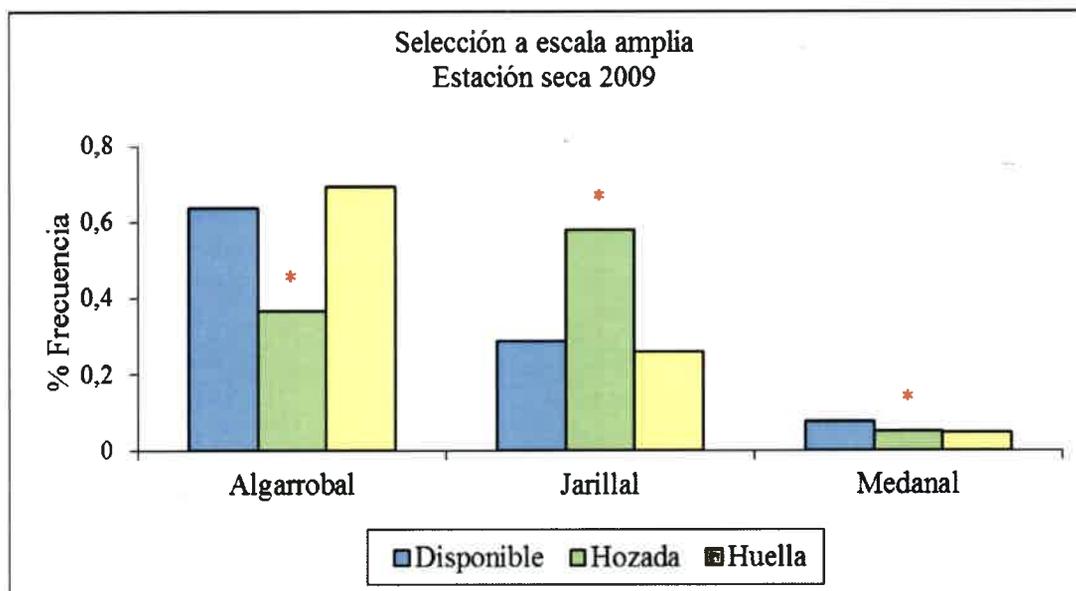


Figura 2.6: Selección de hábitat a escala amplia o de ambiente por el jabalí durante la estación seca de 2009 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. * $p < 0,05$.

Tabla 2.4. Uso observado versus esperado de hábitat en función de las hozadas de jabalí durante la estación seca del 2009 en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. El asterisco indica aquellas proporciones esperadas de uso que caen fuera del intervalo de confianza. En negrita, aquel ambiente que es preferido.

Estación Seca 2009			
Categoría	Proporción esperada de uso (p_i)	Proporción observada de hozadas en c/ambiente (\bar{p}_i)	95% Intervalo de confianza para p_i
Algarrobal	0,635	0,37	$0,104 \leq p_1 \leq 0,632^*$
Jarillal	0,287	0,58	$0,308 \leq p_2 \leq 0,850^*$
Medanal	0,078	0,05	$(-) 0,069 \leq p_3 \leq 0,175$

Durante esta estación tampoco se encontraron diferencias significativas entre la frecuencia de huellas observadas ($n=104$) y las esperadas en los 3 ambientes, mostrando que el jabalí, para transitar, estaría utilizando los 3 ambientes de la misma forma ($\chi^2=2,01$; $gl=2$; $p=0,37$; Fig. 2.6).

-ESCALA FINA O DE PARCELA

El análisis de regresión logística múltiple para el primer año de muestreo (2008) mostró que en la estación húmeda la presencia del jabalí en la Reserva está asociada a una mayor cobertura de herbáceas y una mayor distancia a las represas (Tabla 2.5). Si bien existen 2 variables asociadas a los signos de jabalí, éstas explican muy poco de la devianza total (16,05%). Para la estación seca, la presencia del jabalí está asociada positivamente a la cobertura de subarbustos y mantillo, y negativamente con la cobertura de herbáceas (Tabla 2.5). Para este caso, las variables seleccionadas explican el 11,65% de la variabilidad total.

Tabla 2.5. Modelos logísticos de selección a escala fina para el año 2008. Los signos (+) indican asociación positiva entre las variables, mientras que los signos (-) indican relación negativa. Sólo fueron incluidas en la tabla aquellas variables con un nivel de significancia menor a 0,05.

	Modelo Logístico	Asociación	p	Devianza explicada
Estación Húmeda	Herbáceas	(+)	<0,001	10,3 %
	Distancia a la represa	(+)	0,002	5,75 %
Estación Seca	Subarbustos	(+)	0,003	5,5%
	Herbáceas	(-)	0,027	3,05%
	Mantillo	(+)	0,027	3,1%

En el año 2009, los signos de jabalí durante la estación húmeda estuvieron asociados de manera positiva con la distancia al establecimiento humano (puestos) y de manera negativa con la cobertura de subarbustos. Este modelo explica un 6,62 % de la devianza total (Tabla 2.6). Durante la estación seca, la presencia del jabalí se asoció de manera positiva a la distancia a los caminos. Este modelo explica sólo el 4,04 % de la devianza total.

Tabla 2.6. Modelos logísticos de selección a escala fina para el año 2009. Los signos (+) indican asociación positiva entre las variables, mientras que los signos (-) indican relación negativa. Sólo fueron incluidas en la tabla aquellas variables con un nivel de significancia menor a 0,05.

	Modelo Logístico	Asociación	p	Devianza explicada
Estación Húmeda	Distancia a puestos	(+)	0,008	4,26 %
	Subarbustos	(-)	0,048	2,36 %
Estación Seca	Distancia al camino	(+)	0,009	4,04 %

Cuando se construyeron los modelos usando sólo los signos de las hozadas, se pudo observar que para la estación húmeda del 2008 la presencia de hozadas estuvo positivamente asociada a la distancia a puestos, a la cobertura de herbáceas y a la cobertura del estrato vegetal de 50-100 cm. También estuvo negativamente asociada a la cobertura de subarbustos y de mantillo (Tabla 2.7). En este caso este modelo explica el 43,45% de la variabilidad total. Para el caso de la estación seca del 2008, la presencia de hozadas estuvo asociada a la cobertura de subarbustos de manera negativa y a la distancia a puestos de manera positiva (Tabla 2.7). En este caso el porcentaje de devianza explicada fue de 25,03%.

Tabla 2.7. Modelos logísticos de selección a escala fina para el año 2008 y teniendo en cuenta sólo las hozadas como presencia indirecta de jabalí. Los signos (+) indican asociación positiva entre las variables, mientras que los signos (-) indican relación negativa. Para la construcción del modelo fueron incluidas todas las variables no correlacionadas con $p < 0,05$.

	Modelo Logístico	Asociación	p	Devianza explicada
Estación Húmeda	Herbáceas	(+)	< 0,001	17,76 %
	Subarbustos	(-)	< 0,001	11,30 %
	Distancia a puestos	(+)	0,037	4,34 %
	Mantillo	(-)	0,025	5,01 %
	Cobertura de 50-100 cm	(+)	0,025	5,04 %
Estación Seca	Subarbustos	(-)	< 0,001	13,53 %
	Distancia a puestos	(+)	0,002	11,50 %

Para el año 2009, durante la estación húmeda, la presencia de hozadas estuvo asociada sólo a la cobertura de subarbustos y de manera negativa. Para la estación seca, la presencia de hozadas estuvo asociada de forma positiva a la distancia a los caminos y a la cobertura del estrato vertical de 0 -100 cm, y de forma negativa a la cobertura de mantillo (Tabla 2.8).

Tabla 2.8. Modelos logísticos de selección a escala fina para el año 2009 y teniendo en cuenta sólo las hozadas como presencia indirecta de jabalí. Los signos (+) indican asociación positiva entre las variables, mientras que los signos (-) indican relación negativa. Para la construcción del modelo fueron incluidas todas las variables no correlacionadas con $p < 0,05$.

	Modelo Logístico	Asociación	p	Devianza explicada
Estación Húmeda	Subarbustos	(-)	0,006	14,06 %
Estación Seca	Distancia a caminos	(+)	0,005	13,72 %
	Mantillo	(-)	0,019	9,60 %
	Cobertura 0-100 cm	(+)	0,030	8,11 %

INFLUENCIA DE FACTORES CLIMÁTICOS

El modelo para determinar la influencia de los factores climáticos (temperatura y precipitaciones) sobre la abundancia de los signos de jabalí fue construido con sólo una de las variables: el número de días con temperaturas inferiores a 10°C. La misma se asoció de manera positiva a la presencia de signos de jabalí. Esto quiere decir que cuanto mayor es el número de días con temperaturas inferiores a 10°C, mayor es la abundancia de signos. Este modelo explica el 96,15% de la variabilidad total (Tabla 2.9).

Tabla 2.9. Modelo lineal generalizado para determinar la influencia climática sobre la abundancia de signos de jabalí.

Modelo	Asociación	p	Devianza explicada
Días con temp. < 10°C	(+)	< 0,001	96,15%

DISCUSIÓN

Los factores climáticos y ecológicos, las actividades humanas, la topografía, entre otros, afectan la abundancia y distribución de las poblaciones de ungulados (Jedrzejewska *et al.*, 1997; Acevedo *et al.*, 2006). En este estudio sobre el uso de hábitat por el jabalí se mostró que a escala amplia o de ambiente, el jabalí presenta una fuerte selección positiva por los jarillales en ambas estaciones y durante todo el período de estudio. Si consideramos que esta selección fue medida a través de signos como las hozadas, y que éste es el principal modo de buscar alimento, se puede decir que prefiere dichos ambientes para alimentarse. El jarillal es el ambiente que se encuentra asociado a la cobertura de arbustos y herbáceas. Estas últimas constituyen uno de los ítems alimenticios más importantes de la dieta del jabalí en el Desierto del Monte (Cuevas *et al.*, 2010). Por otro lado, no se encontró una selección de hábitat a partir de las huellas de jabalí a lo largo del estudio, lo que sugiere que para transitar o moverse de un sitio a otro, el jabalí usa los 3 ambientes de manera indistinta.

En cuanto al uso de hábitat a escala fina o de parcelas, la asociación de las variables tanto ambientales como antrópicas, variaron de acuerdo con la estación y el año de muestreo, no pudiendo observarse un patrón de comportamiento. Los modelos construidos explicaron muy poco de la variabilidad total. Cuando se tuvieron en cuenta las hozadas como presencia de la especie, los modelos construidos explicaron mejor la variabilidad total de los datos. Pero a pesar de que estos modelos ajustaron mejor, tampoco mostraron un patrón consistente. Esta ausencia de un patrón en la selección a escala fina podría deberse a varias razones: 1) Hubo una gran diferencia de precipitación total durante los dos años de muestreo (Fig. 1.6), siendo el primer año más húmedo (403 mm) que el segundo (225 mm). Por ello, en el primer año, debido a las abundantes lluvias, se formaron numerosos cuerpos de agua esporádicos por toda la reserva, los cuales no fueron contemplados dentro de los análisis. 2) El período de muestreo (dos años) fue corto, con lo que no se alcanzó a detectar un patrón como tal. 3) Podría ser que exista alguna variable que no haya sido contemplada en este estudio la que podría estar determinando la presencia del jabalí en determinados lugares. Finalmente 4), el jabalí no selecciona a esa escala.

Muchos trabajos han descrito una selección de hábitat por parte del jabalí a escala de ambiente (Barrett, 1982; Mc Ilroy, 1989; Baber y Coblenz, 1986; Abaigar *et al.*, 1994; Botaini, 1994; Honda, 2009). Dicha selección incluye principalmente bosques y pastizales. A pesar de que en estos estudios no se ha evaluado la selección a una escala más fina, la misma es asociada en muchos casos a la disponibilidad de alimento y de refugio. Bertolotto (2010) evaluó la preferencia de hábitat por el jabalí a dos escalas espaciales. Este autor encontró que a una escala de ambiente el jabalí presenta una preferencia por ambientes boscosos, pero no encontró una selección a escala fina. Abaigar y colaboradores (1994) encontraron una selección de hábitat a escala de ambiente a partir de las huellas, prefiriendo en este caso también los ambientes boscosos, pero no hubo selección para el caso de los sitios de alimentación (hozadas). En este trabajo no se encontró una fuerte asociación con el agua libre, tal como reportan otros autores (Eisenberg y Lockhart, 1972; Barrett, 1978; Baber y Coblenz, 1986; Mc Ilroy, 1989; Abaigar *et al.*, 1994; Dexter, 1998 y 2003). Si bien en el modelo para la estación húmeda de 2008, la presencia de signos de jabalí estuvo asociada a la distancia al agua, esta asociación fue negativa. Por esta razón, no se apoya la hipótesis 2 planteada en este capítulo. Con respecto a la cobertura de herbáceas. Si bien el estudio a escala fina no mostró un patrón de selección para esta variable, la hipótesis planteada podría estar siendo apoyada por el hecho de que los jabalíes estarían seleccionando a escala de ambiente los jarillales como sitios de alimentación, y estos ambientes a su vez, están asociados a la cobertura de herbáceas. Dado que dicha variable constituye un ítem alimenticio importante en la dieta del jabalí, se podría decir que hace uso del hábitat en función de la disponibilidad de alimento.

Por otro lado, el modelo que mejor ajustó fue el de las variables climáticas. Este modelo se construyó con una sola variable: la cantidad de días con temperaturas menores a 10°C, y explicó el 96% la variabilidad total. Es decir, que la asociación entre el número de días con bajas temperaturas y el número de signos de jabalí presentes en la reserva es positiva y significativa. Como se ha mencionado antes, la temperatura y la disponibilidad de agua son dos factores muy importantes en la dinámica poblacional de los jabalíes. Esta asociación entre la abundancia de jabalí con la temperatura ha sido descrita por otros autores (Jedrzejewska *et al.*, 1997; Dexter, 1998; Geisser y Reyer, 2005; Acevedo *et al.*, 2006; Honda, 2009). En muchos casos, cuando la temperatura es

elevada, el jabalí está restringido a áreas donde la cobertura vegetal es densa y en cercanía a fuentes de agua (Dexter, 1998; Acevedo *et al.*, 2006). Para el caso del área en estudio, vemos que la actividad y/o los movimientos diarios del jabalí, en horarios o épocas de altas temperaturas, se ven reducidos. Esto puede observarse, ya que en la estación húmeda (verano-primavera) el número de rastros fue menor (140 signos en total) que en la estación seca (otoño-invierno) (222 signos en total) en ambos años del muestreo. Estos resultados contradicen lo esperado en la hipótesis 1 de este capítulo. El hecho de que la temperatura actúe como un factor limitante en la actividad del jabalí, y particularmente en ambientes áridos, podría deberse a que, como el jabalí carece de glándulas sudoríparas o de otro mecanismo fisiológico de enfriamiento para mantener el balance hídrico y térmico, requiere de agua libre disponible, de sombra, de una dieta rica en agua y de una respuesta conductual al aumento de la temperatura ambiental (Rosell *et al.*, 2001; Dexter, 2003). Entonces, las altas temperaturas pueden tener un efecto negativo sobre el fitness (adecuación biológica) de los animales a través de su influencia sobre la preferencia de hábitat para forrajear, ya que las altas temperaturas reducirían la actividad del individuo por la termorregulación y por ende la búsqueda de alimento como consecuencia de un menor gasto de energía (Dexter, 1998; Bertolotto, 2010). Esto se ve apoyado por el hecho de que en California, Barrett (1978) encontró un aumento del 23-27% en el peso de los individuos en invierno, y Baber y Coblenz (1987) vieron que el índice de grasa renal aumenta en otoño-invierno, mientras que Dexter (2003), en el desierto de Australia, vio una disminución del peso en verano. Esta variación en el peso en ambos trabajos, se lo atribuye a una limitación a los lugares en donde el animal puede alimentarse, y a una limitación de una respuesta fisiológica adaptativa por el aumento de la temperatura. En ambos casos, esto es atribuido a una reducción en la actividad.

En conclusión, en ambientes donde el recurso “agua” es escaso y la exposición al sol es elevada, como es el caso del Desierto del Monte, el recurso “sombra” podría ser primordial para la supervivencia de la especie en estos sitios. Por lo que, en el Desierto del Monte central, la selección de hábitat por los jabalíes estaría determinada por una maximización del ingreso de comida y por una minimización de la exposición a altas temperaturas.

CAPÍTULO 3

Uso y selección de los recursos alimenticios

por *Sus scrofa*

INTRODUCCIÓN

El estudio de los hábitos alimenticios de una especie es un rasgo fundamental de su nicho ecológico, y un aspecto básico en el estudio sobre la ecología de una especie (Johnson, 1980). Su conocimiento, además de aportar información relacionada con la energía que necesitan los individuos para sobrevivir y reproducirse, nos permite tener una idea sobre la interacción de la especie con el medio que la rodea y, con otras especies dentro de la comunidad (depredación, competencia, etc.) (Sih y Christensen, 2001). El estudio sobre la composición de la dieta de una especie es importante para determinar las categorías alimenticias, la selección de ítems y su variación estacional, así como también para poder predecir cuándo y cómo, cierta comunidad de plantas puede ser afectada (Wood y Roark, 1980). Además, es importante tanto para la conservación de una especie en particular, determinando sus requerimientos específicos, como también para el manejo de especies invasoras, evaluando los efectos del consumo animal sobre el ambiente y sobre las actividades humanas (Baubet *et al.*, 2004). La composición de la dieta puede ayudar a entender cómo los animales usan los diferentes hábitats y en determinar el rol ecológico de las especies en el ambiente y su lugar dentro de la cadena alimenticia (Baubet *et al.*, 2004).

Así, el comportamiento de forrajeo cumple un rol fundamental en los rasgos de la historia de vida y en el rol ecológico de las especies (Baubet *et al.*, 2004). Puede además, tener un efecto significativo sobre la regeneración de la vegetación. La mayoría de los Suidos, por ejemplo, influyen a la regeneración de la vegetación a través del consumo de semillas y de la remoción del suelo (Danell *et al.*, 2006).

Según la Teoría de Dieta Optima (ODT: Optimal Diet Theory; Sih y Christensen, 2001), los individuos seleccionan sus presas en función de maximizar su adecuación biológica (fitness). Esto es, mediante la elección de ítems alimenticios que maximicen su tasa neta de energía incorporada mientras forrajean (Sih y Christensen, 2001). Esto a su vez, va a depender de la abundancia, el contenido energético y el tiempo de manipulación de las presas (Pulliam, 1980).

En general, la limitación de los recursos ocurre principalmente durante la estación seca, cuando la baja calidad del alimento genera una pérdida de peso en los animales, por lo que su supervivencia depende de las reservas de grasa corporal acumuladas en el periodo favorable anterior (Danell *et al.*, 2006). Esto se ve acentuado en ambientes desérticos, en donde la mayoría de las plantas son de bajo valor nutricional (Noy-Meir 1973). En ambientes áridos y semi-áridos, donde las condiciones son extremas (ver capítulo 1), las especies generalmente están sujetas a la variación estacional y espacial de los recursos (van Horne *et al.*, 1998). Esta heterogeneidad de los recursos y su variación, sumado al modo en que los animales seleccionan sus alimentos especialmente en períodos de escasez de los mismos, pueden tener importantes consecuencias en la dinámica poblacional de las especies (Ostfeld y Keesing, 2000).

El jabalí es una especie oportunista omnívora cuya dieta está determinada por la abundancia relativa de los diferentes tipos de alimentos (Schley y Roper, 2003). Tiene preferencia por aquel material vegetal que es rico en energía, es decir, con alto contenido en carbohidratos y grasas (Massei *et al.*, 1996). Si bien su alimentación consiste en una gran variedad de raíces, tubérculos, herbáceas, pequeños vertebrados e invertebrados, su dieta está basada principalmente en material vegetal (entre el 87 y 99%). En cuanto a este último, las partes de las plantas que son consumidas, varían de manera estacional. En general, en sitios de climas húmedos como bosques de Europa, Estados Unidos y Nueva Zelanda, durante las estaciones de invierno y otoño, el jabalí se alimenta principalmente de frutos secos como bellotas, castañas y hayucos, y de partes subterráneas como raíces y bulbos. Mientras que en las estaciones de verano y primavera, prefieren las partes aéreas de herbáceas y gramíneas, y en menor medida las partes subterráneas (Wood y Roark, 1980; Howe *et al.*, 1981; Thompson y Challies, 1988; Durio *et al.*, 1995; Eriksson y Petrov, 1995; Fournier-Chambillon *et al.*, 1995; Taylor, 1999; Baubet *et al.*, 2004; Giménez-Anaya *et al.*, 2008).

Los estudios sobre la dieta del jabalí en sistemas áridos son escasos, pero la tendencia es similar. Para estos sitios, la variación estacional de la dieta depende de las lluvias. Durante la estación húmeda, se alimenta principalmente de partes aéreas de herbáceas y gramíneas, mientras que en la estación seca los frutos y las partes

subterráneas son los ítems más importantes (Barrett, 1978; Baber y Coblenz, 1987; Taylor y Hellgren, 1997; Adkins y Harveson, 2006). En la mayoría de los casos, el contenido de materia animal es bajo, pero siempre presente. Este varía entre 1,7 y 9,5%. Además, existen poblaciones que prefieren alimentarse casi exclusivamente de cultivos (Herrero *et al.*, 2006; Giménez-Anaya *et al.*, 2008). Esto implica que si en el área de estudio están presentes cultivos como maíz, trigo, girasol, etc., el jabalí hace uso de esos recursos en gran medida.

Al realizar movimientos estacionales según sus requerimientos específicos, el jabalí modifica su área de acción, siendo ésta de mayor tamaño durante las épocas de bajos recursos comparada con la época de alta disponibilidad de los mismos (Singer *et al.*, 1981; Hayes *et al.*, 2009; Bertolotto, 2010). Estos cambios en el área de acción (home range), generan una variación estacional de la dieta, siendo ésta más diversa (mayor amplitud de nicho trófico) durante la época de bajos recursos (Massei *et al.*, 1996).

De hábitos oportunistas y generalistas, el jabalí tiene tendencia a alimentarse de pocos elementos abundantes, digeribles y nutritivos. Esto, unido a su gran plasticidad ecológica, permite que utilice fuentes de alimento muy diversas en función de su disponibilidad (Rosell *et al.*, 2001).

En Argentina existe sólo un estudio de la dieta del jabalí. Es un trabajo previo de la autora realizado en la Reserva de Ñacuñán, el cual mostró que la dieta durante la estación seca está compuesta en un 95% por material vegetal, del cual casi el 75% son especies herbáceas (Cuevas *et al.*, 2010). Dicho estudio es un trabajo preliminar en donde no se incluyen ni la variación estacional de los recursos alimenticios, ni la selección de los mismos. Como se mencionó anteriormente (capítulo 2), el jabalí es una especie carente de glándulas sudoríparas, por lo que los requerimientos hídricos son compensados a través del agua proveniente de las vías metabólicas, de los alimentos y del agua libre disponible en el ambiente (Rosell *et al.*, 2001). Esto, sumado a la ausencia de cultivos en el área de estudio, nos da una idea de cuán importante es determinar la dieta del jabalí en ambientes áridos como el Desierto del Monte para así poder evaluar de qué modo esta especie satisface parte de sus requerimientos hídricos en estos ambientes.

En general, la dieta del jabalí ha sido ampliamente estudiada en el mundo, tanto en su lugar de origen como en sitios donde es exótico, pero poco se conoce de qué modo el jabalí hace uso de los recursos alimenticios disponibles en el Desierto del Monte, sobre todo en aquellas épocas donde los recursos son escasos. En este capítulo se plantean los siguientes objetivos:

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

4. Analizar y determinar la composición de la dieta del jabalí.
5. Analizar si existe variación entre las estaciones húmeda y seca.
6. Determinar si existe selección de recursos alimenticios por el jabalí y si ésta depende de la estación.
7. Evaluar la calidad nutricional de las especies consumidas por el jabalí.

HIPÓTESIS

H1. Según la disponibilidad de alimentos, el jabalí utiliza los recursos alimenticios de modo diferencial entre las estaciones húmeda y seca.

Predicciones

1-Durante la estación seca el consumo de partes subterráneas de plantas será mayor que en la estación húmeda.

2-Durante la estación húmeda el consumo de frutos y de partes aéreas de plantas será mayor que en la estación seca.

3-La diversidad trófica será mayor en la estación seca que en la estación húmeda.

MATERIALES Y MÉTODOS

A pesar de que las heces están sujetas a una mayor actividad digestiva que el contenido estomacal, nos permiten obtener información pertinente sobre la dieta (Rudge, 1976; Barreto et al., 1997). Para determinar la composición de la dieta del jabalí en el Desierto del Monte (Reserva de la Biosfera de Ñacuñán), se colectaron las heces encontradas a lo largo de las transectas (Capítulo 2) y de los caminos (Capítulo 4). Se tomaron 10g de cada muestra para luego ser analizadas utilizando el método microhistológico de Dacar y Giannoni (2001). Para cada muestra se realizó un preparado microscópico y se examinaron sistemáticamente 50 campos bajo microscopio óptico a 40x. Para la identificación de los ítems alimenticios se utilizaron las características histológicas de la epidermis de hojas y tallos, tegumentos de semillas, frutos, tejidos de raíces y bulbos, partes de artrópodos y pelos de mamíferos. Los ítems fueron identificados a partir de preparados de referencia. Sólo los ítems de origen vegetal fueron identificados a nivel de especie cuando fue posible. Para calcular la frecuencia relativa de ocurrencia de las distintas especies vegetales en las muestras de heces, se dividió el número de campos en que aparecía una especie por el número de campos observados. Dicha cifra fue llevada luego a porcentaje (Holechek y Gross 1982).

Para determinar si existe variación estacional en el consumo de las distintas partes de plantas, se agruparon los ítems consumidos en 3 categorías: partes aéreas (hojas y tallos), partes subterráneas (bulbos y raíces), frutos (semillas y frutos) y animal. Para ver si existen diferencias entre las estaciones, se realizaron comparaciones de pares y se aplicó un test de Mann Whitney en cada caso. Por otro lado, se calculó la diversidad de la dieta como una medida de la amplitud del nicho trófico, utilizando el índice de diversidad de Shannon Wiener (H') para cada muestra:

$$H' = -\sum p_i \times \ln p_i$$

en donde, p_i es la proporción del ítem i del total de ítems encontrados en la muestra (N) y se calcula de la siguiente forma: n_i/N (Magurran, 1988). Se aplicó un Test t para

muestras independientes para realizar la comparación estacional de la misma (Zar, 1999).

Para evaluar la existencia de selección trófica, sólo se tuvo en cuenta el material vegetal, por dos razones: es el ítem más consumido y se cuenta con datos de disponibilidad de estos recursos. Se agruparon las especies de plantas en 5 categorías de acuerdo a su forma de vida: herbáceas, gramíneas, subarbustos, arbustos y árboles. La disponibilidad de los diferentes ítems fue calculada a partir de los datos obtenidos de las parcelas de muestreo (Capítulo 2). Se aplicó un Chi Cuadrado Bondad de Ajuste para comparar los ítems consumidos versus lo disponible en el ambiente. En aquellos casos en donde se encontró diferencias significativas, se aplicó luego el Intervalo de Confianza de Bonferroni para determinar qué ítem es preferido (cuando hay selección positiva) o evitado (cuando la selección es negativa) (Neu *et al.*, 1974; Byers *et al.*, 1984). Los análisis de dieta fueron desarrollados sólo para el año 2008. Para mayor detalle de este análisis, consultar capítulo 2.

Por último, para evaluar si los ítems consumidos poseen un alto contenido nutricional, se realizó una búsqueda bibliográfica para confeccionar una tabla que contenga los valores nutritivos de aquellas especies vegetales consideradas que fueron encontradas en la dieta del jabalí. En la misma se incluyó para cada ítem alimenticio, la relación nutritiva, el valor forrajero y el contenido de proteínas, sustancias grasas, fibras y extractos no azoados. La relación nutritiva es la razón entre la proteína versus la grasa, fibras y compuestos sin nitrógeno (extractos no azoados). Esta tasa determina cuan buena es una planta como forraje para el ganado (Candia, 1980). Una estrecha relación nutritiva (bajos valores) implica un mayor contenido de proteínas, lo cual implicaría una mejor calidad del forraje. Ocurre lo opuesto con la fibra, la cual está inversamente relacionada con la digestibilidad (Noblet y Pérez, 1993), por lo que, cuando el porcentaje en fibras, grasas o extractos no azoados es alto, la relación nutritiva es amplia y eso implicaría una menor calidad del forraje.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LA DIETA

Durante la estación húmeda se recolectaron 26 heces de jabalí. Los análisis microhistológicos mostraron que la dieta del jabalí incluyó un total de 29 especies de plantas que componen el 94,3% y el resto (5,7%) correspondió a material animal (artrópodos y pelos de mamíferos). El 45 % de la dieta estuvo formada por herbáceas, seguido por especies leñosas como arbustos y árboles (33,5%), y gramíneas (12,1%; Fig. 3.1). Del total de las especies herbáceas, las más frecuentes fueron semillas de *Sphaeralcea miniata* con un 28,2% y bulbos de *Pitraea cuneato-ovata* con un 4,8%. Del total de especies leñosas, el 13,2% correspondió a frutos de algarrobo (*P. flexuosa*) y el 8,0% y 6,6% fueron hojas de *Junellia seriphoides* y *Lycium* sp. respectivamente (Tabla 3.1).

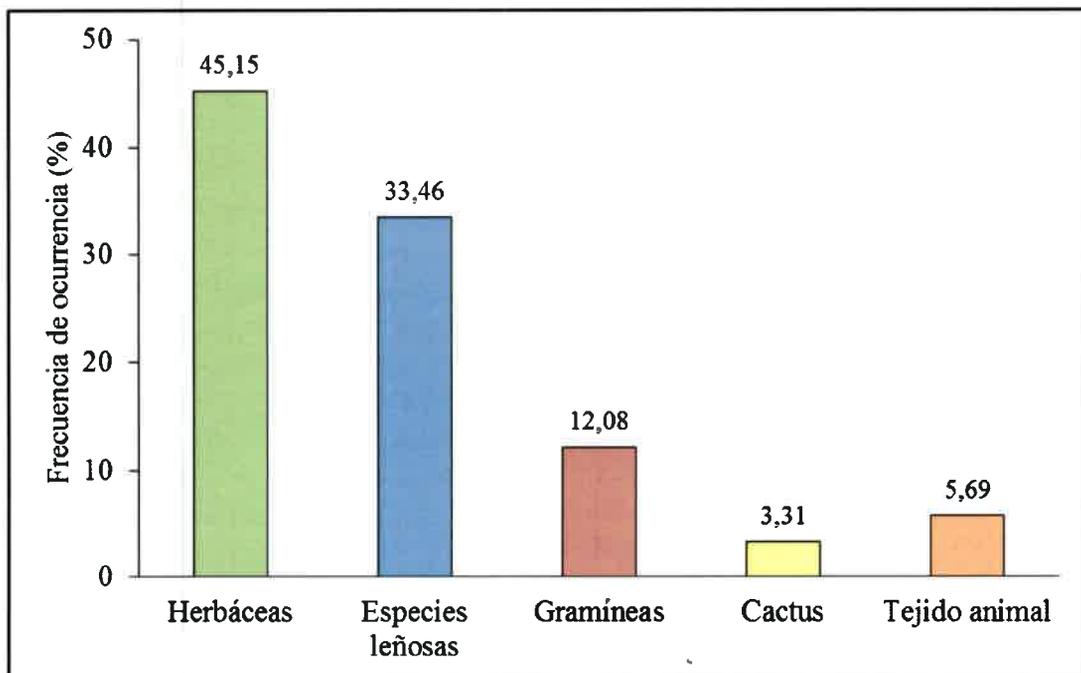


Figura 3.1: Frecuencia de ocurrencia (%) de ítems consumidos por jabalí durante la estación húmeda agrupados por categorías de formas de vida de las especies de plantas.

En cuanto a la composición de la dieta entre partes aéreas, subterráneas y frutos, se encontró que para la estación húmeda el 47,9% estuvo representado por frutos y semillas, el 38,5% por partes aéreas; y sólo el 7,9% por partes subterráneas de plantas (Fig. 3.2).

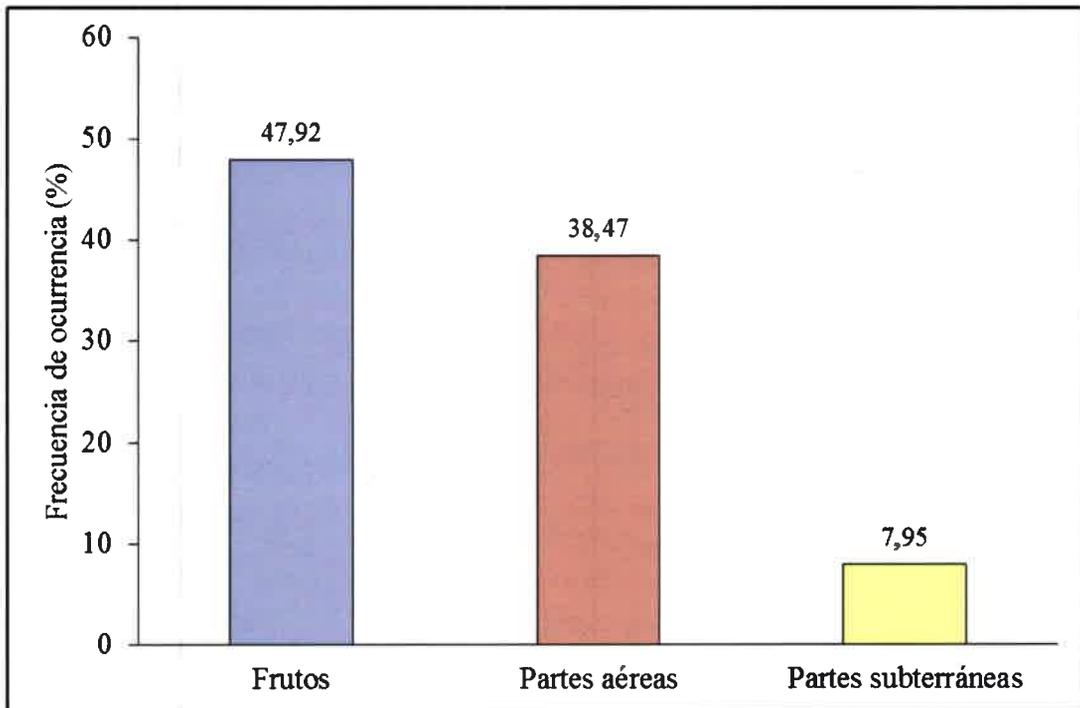


Figura 3.2: Frecuencia de ocurrencia (%) de ítems consumidos por el jabali durante la estación húmeda agrupados por partes de plantas.

Tabla 3.1: Media y desvío estándar del porcentaje de frecuencia de los ítems alimenticios del jabalí en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán durante la estación húmeda de 2008.

Categoría	Ítem alimenticio	Media	DE
HOJAS			
Asteraceae	<i>Doniophyton patagonicum</i>	0,08	0,39
Brassicaceae	<i>Descurainia</i> sp.	1,15	4,31
Capparidaceae	<i>Capparis atamisquea</i>	0,23	0,86
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium</i> sp.	0,46	1,63
Fabaceae	<i>Prosopis flexuosa</i>	1,46	2,80
	<i>Adesmia</i> sp.	0,23	1,18
	<i>Geoffroea decorticans</i>	0,15	0,78
Malvaceae	<i>Sphaeralcea miniata</i>	2,00	3,79
	<i>Lecanophora</i> sp.	0,77	1,50
Poaceae	<i>Pappophorum philippianum</i>	2,08	7,49
	<i>Stipa</i> sp.	1,62	4,08
	<i>Chloris castilloniana</i>	3,00	6,60
	<i>Poa lanuginosa</i>	1,38	5,87
	<i>Bouteloua</i> sp.	0,85	2,54
	<i>Digitaria californica</i>	0,08	0,39
	<i>Setaria</i> sp.	1,54	3,36
	<i>Panicum urvilleanum</i>	0,08	0,39
	<i>Tricloris crinita</i>	0,08	0,39
Amaranthaceae	<i>Gomphrena</i> sp.	1,00	3,45
Solanaceae	<i>Lycium</i> sp.	6,62	11,01
	<i>Fabiana peckii</i>	0,46	1,73
Verbenaceae	<i>Pitraea cuneato-ovata</i>	1,23	6,28
	<i>Verbena</i> sp.	1,31	3,58
	<i>Junellia aspera</i>	0,31	1,57
	<i>Junellia seriphoides</i>	8,00	16,62
Zygophyllaceae	<i>Larrea</i> sp.	0,38	1,13
TALLOS	<i>Capparis atamisquea</i>	1,38	4,15
VAINAS	<i>Prosopis flexuosa</i>	13,15	21,21
SEMILLAS	<i>Sphaeralcea miniata</i>	28,15	22,49
	<i>Descurainia</i> sp.	3,92	8,34
	<i>Lycium</i> sp.	1,08	3,85
	<i>Capparis atamisquea</i>	0,15	0,78
	<i>Bromus</i> sp.	0,54	2,75
	<i>Prosopis flexuosa</i>	0,08	0,39
	Glumas de gramíneas*	0,85	2,20
BULBOS	<i>Pitraea cuneato-ovata</i>	4,85	7,27
RAICES	<i>Cereus aethiops</i>	2,77	9,93
	Otros	0,31	1,23
CACTUS	<i>Opuntia sulphurea</i>	0,54	1,45
ARTRÓPODOS		0,85	2,13
TEJIDO ANIMAL		4,85	5,66

*Las glumas de gramíneas son las brácteas más externas y se ubican en la parte basal de la espiguilla.

Durante la estación seca de 2008 se recolectaron un total de 25 heces de jabalí. Para esta estación, se identificaron 21 especies de plantas que componen el 98,6% del total de la dieta y un 1,4% de procedencia animal (Tabla 3.2). El 65,6% de la dieta estuvo compuesta por herbáceas, seguido por especies leñosas (23,1%), especies suculentas (cactus) (5,2%) y gramíneas (4,6%) (Fig. 3.3). Del total de herbáceas consumidas el 57,9% correspondió a hojas y semillas de *S. miniata*, y 4,9% a bulbos de *P. cuneato-ovata*. Dentro de las especies leñosas, *P. flexuosa* (principalmente las vainas y semillas) fue el ítem alimenticio más frecuente (17,8%; Tabla 3.2).

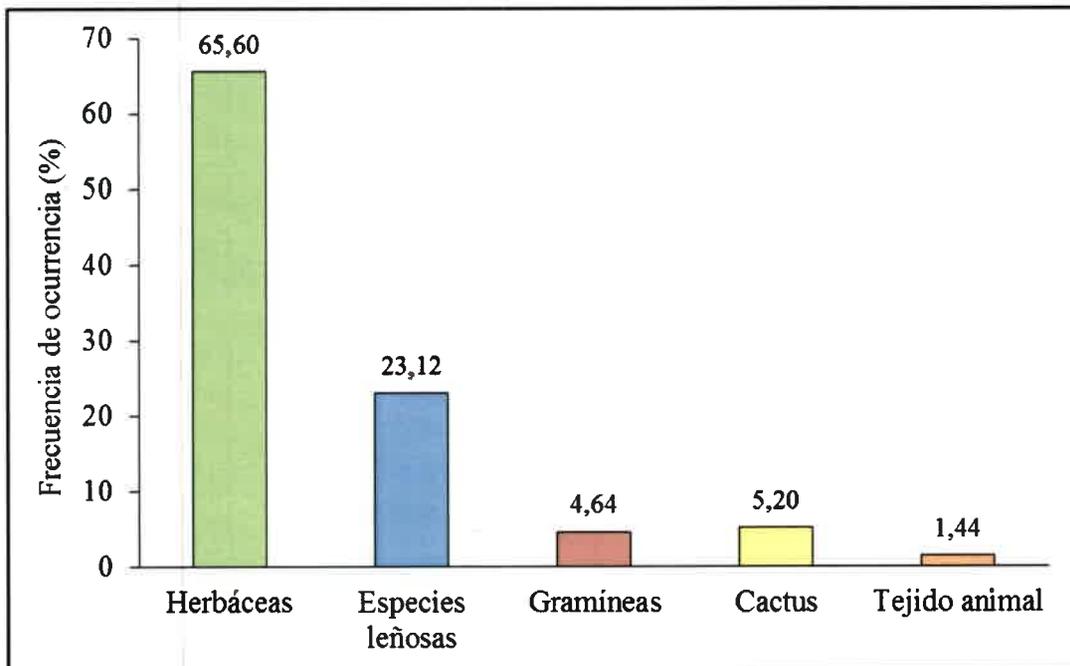


Figura 3.3: Porcentaje de frecuencia ítems alimenticios consumidos por el jabalí durante la estación seca agrupados por categorías de formas de vida de las plantas.

En cuanto a las diferentes partes de la plantas consumidas (aéreas, subterráneas o frutos), se encontró que para la estación seca el 68,7% estuvo compuesto por partes aéreas, mientras que el 19,8% por frutos y semillas (Fig. 3.4).

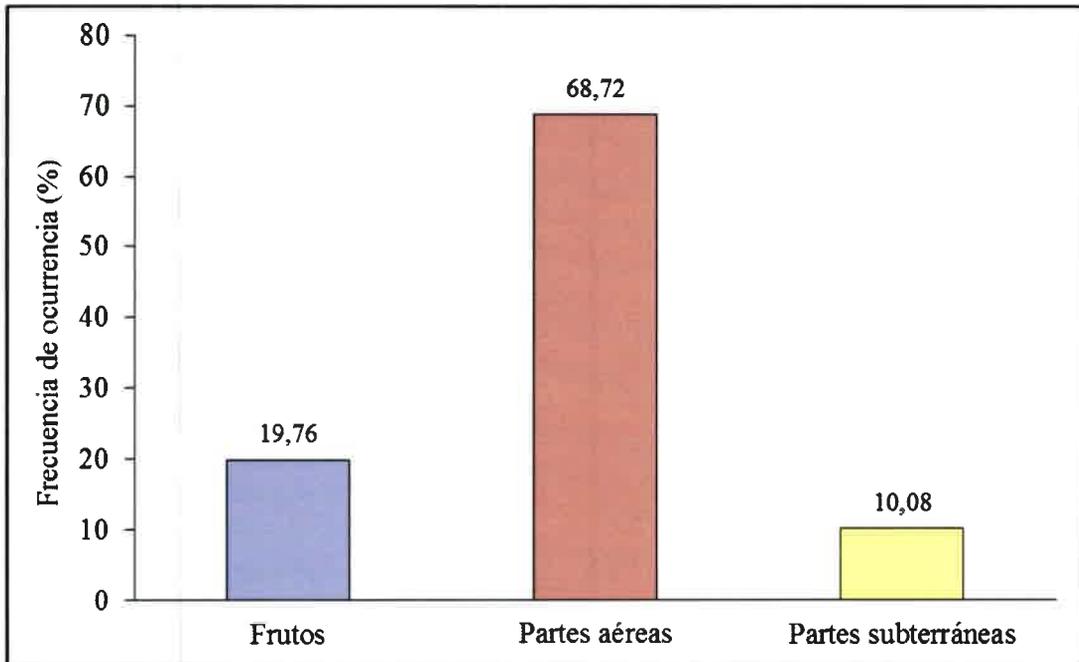


Figura 3.4: Frecuencia de ocurrencia de ítems alimenticios consumidos por el jabalí durante la estación seca agrupados por partes de plantas.

Tabla 3.2: Media y desvío estándar del porcentaje de frecuencia de los ítems alimenticios del jabalí en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán durante la estación seca de 2008.

Categoría	Ítem alimenticio	Media	DE
HOJAS			
Amaranthaceae	<i>Gomphrena</i> sp.	0,08	0,40
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium</i> sp.	0,56	1,96
Fabaceae	<i>Prosopis flexuosa</i>	0,32	0,75
Malvaceae	<i>Lecanophora</i> sp.	1,12	2,89
	<i>Sphaeralcea miniata</i>	56,96	29,06
Poaceae	<i>Bromus</i> sp.	0,96	3,06
	<i>Cottea</i> sp.	0,08	0,40
	<i>Pappophorum philipianum</i>	0,08	0,40
	<i>Poa lanuginosa</i>	0,32	1,25
	<i>Setaria</i> sp.	2,64	13,20
	<i>Stipa</i> sp.	0,08	0,40
Rhamnaceae	<i>Condalia microphylla</i>	0,16	0,80
Verbenaceae	<i>Junellia aspera</i>	0,40	1,41
	<i>Junellia seriphoides</i>	0,16	0,55
	<i>Pitreaa cuneato-ovata</i>	0,96	2,46
Zygophyllaceae	<i>Larrea</i> sp.	0,32	0,94
TALLOS	<i>Capparis atamisquea</i>	3,36	5,38
	<i>Larrea</i> sp.	0,16	0,80
VAINAS	<i>Prosopis flexuosa</i>	17,44	18,59
SEMILLAS	<i>Gluma Gram</i>	0,48	2,02
	<i>Descurainia</i> sp.	0,08	0,40
	<i>Lycium</i> sp.	0,72	1,90
	<i>Prosopis flexuosa</i>	0,08	0,40
	<i>Sphaeralcea miniata</i>	0,96	4,80
BULBOS	<i>Pitreaa cuneato-ovata</i>	4,88	6,73
RAICES	<i>Cereus aethiops</i>	5,20	5,88
TEJIDOS		0,16	0,55
ARTRÓPODOS		1,28	1,81

VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA

En cuanto a la variación estacional de la dieta, se encontraron diferencias significativas para las categorías: partes aéreas, frutos y animal (Tabla 3.3). Las partes aéreas fueron consumidas con mayor frecuencia durante la estación seca, mientras que en la estación húmeda el consumo de frutos y de tejido animal fue mayor.

Tabla 3.3: Variación estacional de las categorías alimenticias (partes de plantas) en la dieta del jabalí.

Categorías alimenticias	Grupo 1	Grupo 2	Media(1)	Media(2)	U	Z	p
Partes aéreas	Húmeda	Seca	38,46	68,72	136,5	-3,55	0,00038
Partes subterráneas	Húmeda	Seca	7,92	10,08	231,0	-1,77	0,072
Frutos	Húmeda	Seca	47,92	19,76	135,0	3,58	0,00032
Material animal	Húmeda	Seca	5,69	1,44	176,5	2,80	0,0035

En cuanto a la amplitud del nicho trófico, se observaron diferencias significativas entre el índice de diversidad de Shannon Wiener (H') entre estaciones ($t=3,69$; $p < 0,001$), siendo la diversidad de especies presentes en la dieta del jabalí mayor en la estación húmeda ($H'_h=0,61$) que en la seca ($H'_s=0,42$) (Fig. 3.3).

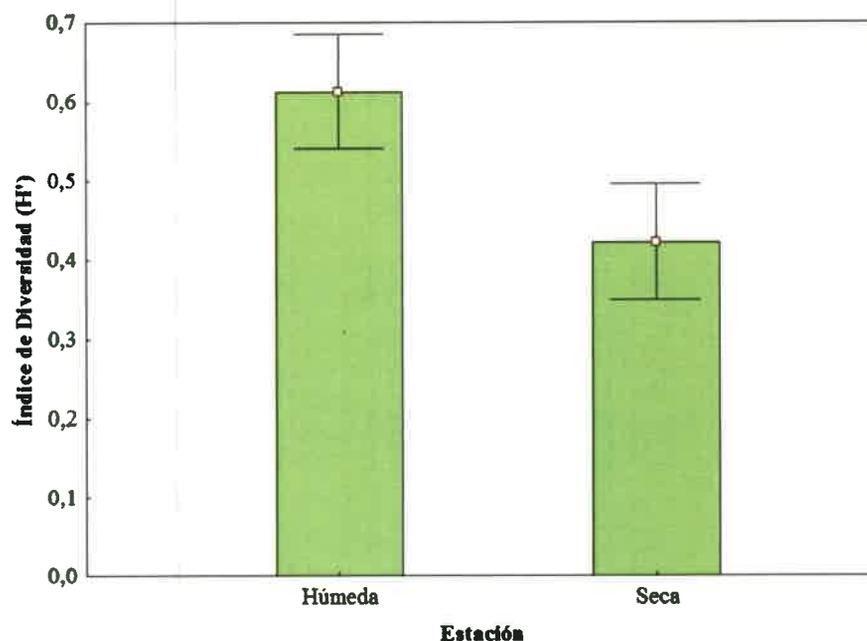


Figura 3.3: Variación estacional de la amplitud de nicho trófico (H') (media \pm 2 EE) de la dieta del jabalí en la Reserva de Ñacuñán.

SELECCIÓN TRÓFICA

En cuanto a la selección trófica, el Chi-Cuadrado Bondad de Ajuste mostró diferencias significativas entre las frecuencias observadas y las esperadas por azar para las diferentes categorías (herbáceas, gramíneas, subarbustos, arbustos, árboles) para la estación húmeda ($\chi^2 = 231,5$; gl = 4; $p < 0,0001$). Como el primer análisis dio significativo, se aplicó el intervalo de Confianza de Bonferroni para determinar si prefiere o evita los diferentes ítems. En este caso, las proporciones esperadas de las categorías herbáceas, gramíneas y arbustos cayeron fuera de los intervalos construidos, es decir que existen diferencias significativas entre lo consumido versus lo disponible. Las herbáceas fueron consumidas más que lo esperado por azar. Es decir que el jabalí prefiere este ítem para alimentarse; mientras que, evita consumir especies de arbustos y gramíneas, ya que la proporción del uso es menor a lo disponible por azar (Tabla 3.3).

Tabla 3.4: Uso observado versus esperado de categorías alimenticias en la dieta de jabalí durante la estación húmeda. El asterisco indica aquellas proporciones esperadas de uso que caen fuera del intervalo de confianza. En negrita el ítem que es preferido por el jabalí.

Categoría	Proporción esperada de uso (p_i)	Proporción observada de c/ítem (\bar{p}_i)	95% Intervalo de confianza para p_i
Herbáceas	0,082	0,497	$0,362 \leq p_1 \leq 0,633^*$
Gramíneas	0,244	0,133	$0,041 \leq p_2 \leq 0,225^*$
Subarbustos	0,222	0,182	$0,077 \leq p_3 \leq 0,285$
Arbustos	0,370	0,023	$(-),0,018 \leq p_4 \leq 0,064^*$
Árboles	0,081	0,164	$0,064 \leq p_5 \leq 0,264$

Para el caso de la estación seca, el Chi Cuadrado también mostró diferencias significativas entre las frecuencias observadas y las esperadas por azar para las categorías alimenticias ($\chi^2 = 112,0$; gl = 4; $p < 0,0001$). Es por esto que luego se aplicaron los Intervalos de Confianza de Bonferroni (Tabla 3.4). En este caso, los valores de las proporciones esperadas de las categorías herbáceas, gramíneas y arbustos cayeron fuera de los intervalos construidos, es decir, que se encontraron diferencias

significativas entre lo observado (uso) y lo esperado por azar. Herbáceas fue la categoría seleccionada positivamente por el jabalí para alimentarse durante la estación seca, ya que el uso fue mayor a lo disponible en el ambiente. Lo contrario ocurrió con los gramíneas y arbustos, en donde el valor de lo observado fue menor que lo esperado por azar, lo que significa que el jabalí evita estos ítems en su dieta durante la estación seca (Tabla 3.4).

Tabla 3.4: Uso observado versus esperado de categorías alimenticias en la dieta de jabalí durante la estación seca. El asterisco indica aquellas proporciones esperadas de uso que caen fuera del intervalo de confianza. En negrita el ítem que es preferido por el jabalí.

Categoría	Proporción esperada de uso (p_i)	Proporción observada de c/ítem (\bar{p}_i)	95% Intervalo de confianza para p_i
Herbáceas	0,034	0,703	$0,467 \leq p_1 \leq 0,938^*$
Gramíneas	0,282	0,049	$(-)0,062 \leq p_2 \leq 0,162^*$
Subarbustos	0,051	0,014	$(-)0,046 \leq p_3 \leq 0,074$
Arbustos	0,519	0,043	$(-)0,062 \leq p_4 \leq 0,147^*$
Árboles	0,114	0,191	$(-)0,012 \leq p_5 \leq 0,394$

VALOR NUTRICIONAL DE LOS ÍTEMS CONSUMIDOS

La tabla 3.5 muestra los valores de proteína, grasas, fibras, extractos no azoados, relación nutritiva y valor forrajero para cada una de las especies vegetales presentes en la dieta del jabalí. Se encontraron valores nutricionales completos para 22 especies de un total de 35 especies presentes en la dieta del jabalí. Once especies tienen valores incompletos y sólo para la raíz de *Cereus aethiops*, *Doniophyton patagonicum* y *Opuntia sulphurea* no se encontró ningún dato (Tabla 3.5).

Tabla 3.5: Valores nutricionales (%) de especies vegetales presentes en la dieta del jabalí, extraídos de: Wainstein y González (1963), Wainstein y González (1971a y b), Braun y Candia (1980), Candia (1980), Wainstein *et al.* (1979), Stasi y Medero (1983), Guevara *et al.* (1991), Silva Colomer *et al.* (1991), Van den Bosch (1997) y Rossi *et al.* (2008).

Especie	Proteínas Totales	Sust. Grasas	Fibra	Extracto no Azoado	Relación Nutritiva 1:	Valor Forrajero
Alfalfa (<i>Medicago sativa</i>)	26,74	2,19	39,65	35,69	2,01	Excepcional
<i>Adesmia filipes</i>	12,10	1,62	29,31	30,32	5,20	Sobresaliente
<i>Bouteloua aristidoides</i>	7,65	1,63	32,77	40,87	10,10	Mediano
<i>Bromus brevis</i>	11,00	1,82	32,10	36,63	6,60	Muy Bueno
<i>Capparis atamisquea</i>	20,12	2,00	32,09			
<i>Condalia microphylla</i>	13,25					
<i>Cottea pappophoroides</i>	9,32	1,60	30,20	40,61	8,00	Mediano
<i>Chenopodium papulosum</i>	13,30	1,96	23,94	33,54	4,60	Sobresaliente
<i>Chloris castilloniana</i>	11,08	2,04	28,40	40,00	6,50	Muy Bueno
<i>Descurrainia sp.</i>	22,40		23,8			
<i>Digitaria californica</i>	7,91	1,89	35,00	39,84	9,90	Mediano
<i>Fabiana peckii</i>	5,60		39,00			
<i>Geoffroea decorticans</i>	21,26		28,66			
<i>Gomphrena martiana</i>	13,20	3,79	24,89	31,76	4,90	Sobresaliente
<i>Gomphrena tomentosa</i>	10,08	1,13	25,28	31,64	5,90	Muy Bueno
<i>Junellia aspera</i>	4,38					
<i>Junellia seriphioides</i>	4,30		47,10			
<i>Larrea divaricata</i>	15,63		21,16			
<i>Larrea cuneifolia</i>	17,10		22,63			
<i>Lecanophora ecristata</i>	11,73	1,96	31,09	35,41	6,00	Muy Bueno
<i>Lycium chilense</i>	12,97	3,88	25,33	34,73	5,30	Sobresaliente
<i>Panicum urvilleanum</i>	9,50	1,58	32,79	37,70	7,80	Bueno
<i>Pappophorum philippianum</i>	8,57	1,19	29,50	42,50	8,70	Mediano
<i>Pitraea cuneato-ovata (hojas)</i>	15,31	6,97	11,24	36,98	4,60	Sobresaliente
<i>Pitraea cuneato-ovata (bulbos)</i>	7,80	1,35	31,50	39,03	14,06	Inferior
<i>Poa lanuginosa</i>	20,90					
<i>Prosopis flexuosa (hojas)</i>	17,98		44,32			
<i>Prosopis flexuosa (frutos)</i>	11,36	3,95	18,65	56,01	7,20	Bueno
<i>Setaria leucopila</i>	12,03	2,02	28,40	39,51	6,00	Muy Bueno
<i>Sphaeralcea miniata</i>	16,93	2,13	23,39	35,60	3,80	Excepcional
<i>Stipa tenuis</i>	7,30	1,96	1,96	38,57	11,10	Inferior
<i>Trichloris crinita</i>	9,60	1,65	31,40	39,01	7,60	Bueno
<i>Verbesina encelioides</i>	19,5	4,26	19,07	27,76	2,90	Excepcional

Se incluyeron además, a modo comparativo, los valores nutricionales de la alfalfa (*Medicago sativa*), la cual es el alimento forrajero de excelente calidad nutricional. Se puede observar que para aquellas especies a las cuales se registraron todos los datos nutricionales, se encontró que 3 especies presentan un valor forrajero “excepcional”, 5 “sobresaliente”, 5 “muy bueno”, 3 “bueno”, 4 “mediano” y 2 “inferior”. Pero si consideramos el contenido de proteínas y fibras, vemos que la mayoría de los ítems consumidos son de muy buena calidad nutricional.

Considerando los ítems alimenticios más frecuentes en la dieta del jabalí (*S. miniata*, *C. atamisquea*, *C. castilloniana*, *Descurainia* sp., *Setaria* sp., *Lycium* sp., frutos de *P. flexuosa* y bulbos de *P. cuneato-ovata*), vemos que excepto por las 2 últimas, en general son especies de muy buen valor forrajero, en particular la especie más frecuente en ambas estaciones, *S. miniata*, la cual posee el valor forrajero más alto (excepcional). En el caso de los bulbos de *P. cuneato-ovata*, su valor forrajero es muy bajo (inferior), lo cual se debe a su alto contenido de carbohidratos (Stasi y Medero, 1983).

DISCUSIÓN

La dieta del jabalí en el Desierto del Monte está compuesta principalmente por materia vegetal, siendo ésta del 94,3% en la estación húmeda y del 98,6 en la estación seca. El alto contenido de material vegetal y el bajo porcentaje de tejido animal (5,7 y 1,4% en estación húmeda y seca, respectivamente) en la dieta del jabalí, ha sido reportado previamente por otros autores en distintos tipos de hábitat en diferentes partes del mundo (Wood y Roark, 1980; Howe *et al.*, 1981; Baber y Coblenz, 1987; Thompson y Challies, 1988; Durio *et al.*, 1995; Eriksson y Petrov, 1995; Fournier-Chambrillon *et al.*, 1995; Massei *et al.*, 1996; Taylor y Hellgren, 1997; Taylor, 1999; Schley y Roper, 2003; Baubet *et al.*, 2004; Adkins y Harveson, 2006; Herrero *et al.*, 2006; Giménez-Anaya *et al.*, 2008; Cuevas *et al.*, 2010).

En este estudio los ítems más frecuentes en la dieta del jabalí en ambas estaciones fueron las herbáceas (45,2% y 65,6% en estación húmeda y seca, respectivamente), seguido por las especies leñosas (33,5 y 23,1%, en estación húmeda y seca respectivamente). Cuevas *et al.* (2010) reportó resultados similares para la estación seca en el Desierto del Monte (ej.: Reserva de Ñacuñán), siendo de un 95% de materia vegetal y un 5% de materia animal. Además, las herbáceas también constituyeron el mayor porcentaje de la dieta (64,2%), seguido por las leñosas (21,6%) y las gramíneas (9,1%). Para el caso de los frutos, éstos presentaron un porcentaje bajo (14,2%). En relación a otros estudios realizados en zonas áridas, sólo Adkins y Harveson (2006) en el suroeste de Texas, presentaron a las herbáceas (38,6%) como el ítem alimenticio más consumido durante la estación húmeda, seguido por los bulbos y raíces, con el 34,3% de la dieta. El trabajo de Taylor y Hellgren (1997) indican que en el noroeste de Texas, el jabalí se alimenta principalmente de gramíneas (66%) en la estación húmeda y de bulbos y raíces (61%) durante la estación de seca. Mientras que en California el jabalí consume principalmente frutos (alrededor del 45%) en ambas estaciones (Barrett, 1978; Baber y Coblenz, 1987). En este trabajo, las gramíneas constituyeron sólo el 12,1% en la estación húmeda y el 4,6% en la estación seca, mientras que los frutos constituyeron el 48% de la dieta en la estación húmeda y el 19,7% en la estación seca, y los bulbos y raíces no superaron al 10% en ambas estaciones.

En cuanto a la variación estacional de la dieta del jabalí en el Monte, las partes aéreas fueron ingeridas en mayor frecuencia durante la estación seca, y el consumo de frutos y materia animal fue mayor durante la estación húmeda. El consumo de partes subterráneas no varió entre estaciones. Estos resultados apoyan sólo en parte la hipótesis planteada en este capítulo. Este trabajo difiere del resto de los estudios en donde muestran que el jabalí consume una mayor cantidad de partes aéreas durante la estación de primavera-verano o durante la estación húmeda, y que durante otoño-invierno o en la estación seca el consumo de frutos y partes subterráneas es mayor (Barrett, 1978; Wood y Roark, 1980; Howe *et al.*, 1981; Baber y Coblenz, 1987; Thompson y Challies, 1988; Durio *et al.*, 1995; Eriksson y Petrov, 1995; Fournier-Chambillon *et al.*, 1995; Taylor y Hellgren, 1997; Taylor, 1999; Baubet *et al.*, 2004; Adkins y Harveson, 2006; Giménez-Anaya *et al.*, 2008). Por otro lado, existen numerosos trabajos que presentan al jabalí con tendencia frugívora (Wood y Roark, 1980; Thompson y Challies, 1988; Durio *et al.*, 1995; Eriksson y Petrov, 1995; Fournier-Chambillon *et al.*, 1995; Irizar *et al.*, 2004).

En este estudio los frutos estuvieron presentes en ambas estaciones siendo su porcentaje mayor en la estación húmeda (48% versus 19,8% en la estación seca). La diferencia en cuanto al consumo de frutos puede deberse a que en el Desierto del Monte la fructificación de las especies vegetales ocurre durante la estación húmeda, por lo tanto su disponibilidad para esta estación sería mayor. En cuanto al contenido animal, Baber y Coblenz (1986) y Taylor y Hellgren (1997) también registraron para California y Texas respectivamente, un mayor consumo de contenido animal en la dieta del jabalí durante la estación húmeda (9% versus 0% en la estación seca para el estudio de California, y 12% versus 6,5% en la estación seca para el estudio de Texas). El contenido animal aunque bajo, siempre está presente en la dieta del jabalí (entre el 1 y 13%). Lo mismo ocurrió en este estudio para el Desierto del Monte. Esto podría deberse a que si bien el jabalí consume mayormente materia vegetal, el contenido de proteína en la dieta obtenido a partir de la materia animal es importante para el crecimiento y supervivencia de la especie (Schley y Roper, 2003), sobre todo en los sistemas áridos en donde la mayoría de las plantas son de bajo valor nutricional debido a su alto contenido de fibra (Noy-Meir 1973).

Si bien un estudio previo (Massei *et al.*, 1996) registró que el jabalí amplía su rango dietario durante la estación de bajos recursos en un ambiente mediterráneo de bosque y matorral de Inglaterra, en cambio, en el presente trabajo el resultado mostró una mayor amplitud del nicho trófico durante la estación húmeda (estación de mayor cantidad de recursos disponibles), lo cual no apoya lo planteado en la hipótesis de estudio. Esto indica que el jabalí hace uso de los recursos dependiendo de la disponibilidad estacional de los alimentos en el ambiente.

En cuanto a la selección de los ítems consumidos, el jabalí seleccionó a las herbáceas en ambas estaciones, y evitó a las gramíneas y arbustos. Los valores forrajeros de las especies herbáceas variaron esencialmente entre muy bueno a excepcional. *P. cuneato-ovata*, *S. miniata* y frutos de *P. flexuosa* fueron los ítems alimenticios más consumidos. Los análisis nutricionales de las hojas de *P. cuneato-ovata* y de *S. miniata* indican que estas especie constituyen un muy buen forraje (valor forrajero = sobresaliente y excepcional, respectivamente), no así los bulbos de *P. cuneato-ovata* y los frutos de *P. flexuosa*, en donde el valor nutritivo de ambos es bajo debido al alto contenido de carbohidratos (Wainstein y González, 1971; Stasi y Medero, 1983), lo cual le confiere un valor forrajero de inferior y bueno, respectivamente. Si bien esto es así, el alto contenido de carbohidratos es considerado muy importante para la dieta de un individuo, ya que es un componente esencial para mantener al organismo en buenas condiciones físicas; así como también para la acumulación de reservas que serán utilizadas en periodos más críticos y de mayor demanda de energía (Abaigar, 1993). Como se ha visto en otros estudios, el jabalí estaría seleccionando alimentos ricos en energía (Massei *et al.*, 1996; Schley y Roper, 2003).

En conclusión, si la dieta que observamos refleja bien el comportamiento de forrajeo del jabalí, podríamos interpretar que si bien esta especie hace uso de los recursos alimenticios en función de su disponibilidad estacional (mayor amplitud de nicho trófico durante la estación húmeda); a su vez, dentro de lo disponible en cada estación, el jabalí selecciona ítems de muy buena calidad forrajera (principalmente *S. miniata* y *P. cuneato-ovata*) y con un gran contenido en hidratos de carbono, como los bulbos de *P. cuneato-ovata* y los frutos de *P. flexuosa*, los cuales son fuentes de energía inmediata para el organismo. Por lo que esta estrategia de forrajeo le permitiría al jabalí

maximizar el ingreso de energía a través de los alimentos y subsistir en un ambiente árido como lo es el Desierto del Monte, en donde las condiciones nutricionales de la vegetación se ven reducidas por el alto contenido en fibras.

CAPÍTULO 4

Efecto de *Sus scrofa* sobre la vegetación y las
propiedades del suelo

Introducción

Los disturbios bióticos y abióticos son ampliamente reconocidos como factores clave que influyen la estructura y composición de los ecosistemas (Collins y Barber, 1985; Sousa, 1984). En comunidades de plantas terrestres, los regímenes de disturbio juegan un rol fundamental en la heterogeneidad tanto espacial como temporal de la vegetación (Collins y Barber, 1985; Hobbs y Huenneke, 1992) y, en muchos casos, son un importante agente para el mantenimiento de la diversidad de especies (Connell, 1978; Huston, 1979). Por otro lado, los disturbios pueden facilitar el ingreso y la expansión de especies exóticas e invasoras (Hobbs y Huenneke, 1992; Holmgren, 2002).

El disturbio en el suelo, generado principalmente por animales, a menudo tiene importantes efectos sobre la dinámica de las comunidades de especies de plantas nativas (Hobbs y Huenneke, 1992). Cuando un organismo controla, directa o indirectamente, la disponibilidad de los recursos de otras especies a través de su habilidad de causar estados de cambio físicos en los componentes bióticos y abióticos del sistema, es considerado un ingeniero del ecosistema (Jones *et al.*, 1994). Esto significa, que una especie cambia, mantiene o crea hábitats a través de la modificación del estado físico de las variables de un ecosistema. Existen numerosos ejemplos de especies consideradas ingenieras del ecosistema; entre los mamíferos podemos encontrar: el Castor (*Castor canadensis*) en el sur de Chile, el cual reduce el dosel del bosque ripariano y el banco de semillas, aumentando así la abundancia y riqueza de la cobertura de herbáceas (Anderson *et al.*, 2006). En Estados Unidos, la Tuza norteña (*Thomomys talpoides*) modifica la textura del suelo, aumenta la disponibilidad de nitrógeno para las plantas y disminuye la materia orgánica (Sherrod y Seastedt, 2001), generando así una redistribución de los nutrientes del suelo. En Sudáfrica, el Puercoespín del cabo (*Hystrix africaeustralis*) modula la disponibilidad de los recursos para otros organismos a través del aumento de plántulas (Bragg *et al.*, 2005). En los Estados Unidos, los Cerdos salvajes (*Sus scrofa*) aumentan la diversidad y riqueza de especies de plantas del microhábitat en las hozadas (Arrington *et al.*, 1999; Tierney y Cushman, 2006).

Por otro lado, las invasiones biológicas son consideradas una de las principales amenazas de los ecosistemas naturales (Vitousek *et al.*, 1997). Un primer enfoque sobre este tema, es llevar a cabo el estudio del impacto de estas especies exóticas sobre las especies nativas, la comunidad y los ecosistemas que invaden (Williamson, 1996). A nivel de individuos, las especies invasoras pueden modificar las tasas de supervivencia y reproducción de las especies nativas, afectando así su crecimiento poblacional. A nivel de comunidad, estas especies pueden generar importantes cambios en la estructura y composición de la misma; mientras que a nivel de ecosistema, pueden alterar su estructura y función, modificando la disponibilidad de los recursos y el régimen natural de los disturbios (Lockwood *et al.*, 2007). Mack y D'Antonio (1998) reconocieron dos categorías de los efectos de las especies invasoras: 1) especies que alteran los agentes físicos de disturbio, como por ejemplo, especies invasoras de pastos que modifican los regímenes del fuego, alterando la intensidad y la frecuencia de los mismos (D'Antonio y Vitousek, 1992); y 2) aquellas especies que actúan por sí mismas como agentes de disturbio, modificando así la respuesta de la biota a los mismos. Un ejemplo de esto son los animales pastoreadores o que remueven el suelo para alimentarse, como es el caso del jabalí (Lockwood *et al.*, 2007).

El jabalí (*Sus scrofa*) es considerado un ingeniero del ecosistema (Crooks, 2002). Para buscar alimento remueve el suelo, dejando grandes parches desprovistos de vegetación. Este comportamiento crea un complejo mosaico de parches de suelo con diferente tamaño y edad de perturbación. Esta actividad, en muchos casos ha beneficiado la flora nativa y exótica a través del aumento de la riqueza y la cobertura de especies de pastos perennes (Tierney y Cushman, 2006). Puede además mezclar los distintos horizontes del suelo, reducir la cobertura vegetal y el mantillo, acelerar el lixiviado de Ca, P, Zn, Cu y Mg del mantillo y el suelo, aumentar las concentraciones de nitrato en suelos perturbados, aumentar la respiración del suelo, y disminuir la abundancia de saprófagos y artrópodos depredadores del suelo (Singer *et al.*, 1984; Mohr *et al.*, 2005; Risch *et al.*, 2010). Todo esto, sumado a la construcción de nidos (Ickes *et al.*, 2005) para descansar o para parir sus crías, el daño en la corteza de algunos árboles (rubbing trees) (Sahlsten, 2001), la depredación de semillas de especies como el algarrobo (*Prosopis flexuosa*) (Campos y Ojeda, 1997), o la dispersión de las mismas por epizoocoria, como ocurre en la región central de Europa (Heinken *et al.*,

2006). Además, influyen la estructura, composición y riqueza de la vegetación (Bratton, 1975; Cushman *et al.*, 2004). Por otro lado, el jabalí no sólo genera daños sobre especies vegetales, sino que también afecta a especies de vertebrados como la Tortuga cuello de serpiente (*Chelodina rugosa*) en el norte de Australia, en donde su tasa de supervivencia se ve disminuida debido a que el jabalí depreda sobre individuos que están estivando bajo tierra (Fordham *et al.*, 2006). En el Parque Nacional Great Smoky Mountains de Estados Unidos, han desaparecido dos especies autóctonas: el Ratón de espalda rojiza (*Clethrionomys gapperi*) y la Musaraña de cola corta (*Blarina brevicauda*), por la destrucción de hábitat generada por las hozadas del jabalí (Singer *et al.*, 1984). En el sur de Chile, el jabalí depreda sobre especies de aves endémicas de la familia Rhinocryptidae, como *Pteroptochos tarnii* y *Scelorchilus rubecula*, en los bosques templados (Skewes *et al.*, 2007). Además, a nivel sanitario, esta especie puede transmitir al hombre *Trichinella* (Gari-Toussaint *et al.*, 2005) y Cysticercosis (Menchari, 1968), entre otros.

En Argentina, los estudios basados sobre el impacto ecológico de esta especie son escasos. Existen dos trabajos que evalúan el efecto sobre las especies vegetales. En el Desierto del Monte, la remoción de suelo por jabalí genera una disminución en el porcentaje de cobertura de especies de plantas tales como gramíneas y arbustos (Cuevas *et al.*, 2010). En la región norte de Patagonia, el consumo de la conífera *Araucana araucaria* por esta especie, reduce la tasa de supervivencia de las semillas y la regeneración de las plántulas (Sanguinetti y Kitzberger, 2010). Pero en general, se desconoce cuál es la respuesta de la vegetación en cuanto a su composición, y cuáles son aquellas variables del suelo que se ven afectadas por la remoción.

El efecto del jabalí como especie invasora y como ingeniero del ecosistema es bien conocida en el resto del mundo, no sólo por el daño que genera en los cultivos (Seward *et al.*, 2004; Wilson, 2004), sino también por el daño causado a la biota nativa (Bratton, 1975; Singer *et al.*, 1984; Arrington *et al.*, 1999; Tierney y Cushman, 2006). Es por esto que la remoción del suelo generada por el jabalí podría ser un importante factor de disturbio en el Desierto del Monte.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Analizar los cambios en la composición de la vegetación en sitios que presentan remoción de suelo por *S. scrofa* (hozadas) en la Reserva de Ñacuñán.
2. Analizar y comparar las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo en sitios perturbados y no perturbados por el jabalí.

HIPÓTESIS

H1. La remoción del suelo afecta a la estructura y composición de la vegetación.

Predicción

1-En las áreas afectadas por la remoción de suelo aumentará la presencia de especies herbáceas colonizadoras y oportunistas, disminuirá la cobertura de arbustos y de plantas perennes.

H2. La remoción del suelo por el jabalí modifica las propiedades del suelo y la actividad microbiana del mismo.

Predicciones

1-La concentración de nitrógeno y materia orgánica, el pH y la compactación del suelo disminuyen en los sitios perturbados.

2-La actividad microbiana, medida como la concentración de dióxido de carbono, la abundancia de los diferentes grupos funcionales y la humedad del suelo es mayor en sitios perturbados.

Materiales y Métodos

A lo largo de este capítulo, cuando se hace mención a parches “perturbados” y “no perturbados”, se está refiriendo exclusivamente al disturbio realizado por el jabalí a partir de las hozadas (Fig. 4.1). Se estudió el impacto del jabalí sobre el suelo y la vegetación a través de las hozadas. Para ello se recorrieron las picadas internas y perimetrales de la reserva, registrando la presencia de las mismas sobre los caminos y a 5-10 m a los costados de éstos. Para cada estación, se tuvieron en cuenta hozadas de la misma edad, siendo éstas consideradas recientes cuando el tiempo transcurrido fue de 0 a 4 meses. Cada sitio registrado, consistió en un parche perturbado por el jabalí y un parche no perturbado. Los parches no perturbados fueron establecidos de manera adyacente a los parches perturbados, para garantizar que los primeros representaban un hábitat similar a los segundos, antes de que el jabalí hozara en estos sitios. Además, cada hozada encontrada, no sólo a lo largo de los caminos sino también en las transectas de uso de hábitat (capítulo 2), fue medida para calcular el porcentaje de suelo hozado y fue georreferenciada mediante un GPS. El tamaño muestral (n) varió entre las estaciones.



Figura 4.1: Hozada de jabalí en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán.

EFFECTOS SOBRE LAS PROPIEDADES DEL SUELO

A nivel del suelo, se evaluaron las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del mismo. Como atributos físicos del suelo se midió: dureza del suelo (en campo) con un penetrómetro a 3 profundidades diferentes (5, 10 y 15 cm; Herrick *et al.*, 2005), humedad del suelo por gravimetría y textura (% arcilla, % limo y % arena) por el método de Bouyoucos. Como atributos químicos se midieron: materia orgánica total (MOT) por el método de digestión húmeda de Walkley y Black (Nelson y Sommers, 1982), nitrógeno total (NT) por el método de Kjeldahl, nitrógeno mineral (amonio y nitratos + nitritos) por el micro análisis de Kjeldahl (Keeney y Nelson, 1982), pH, carbono orgánico y la relación carbono/nitrógeno (C/N). Como atributos microbiológicos, se analizó la actividad heterotrófica total a través de la respiración de suelo por el método de liberación de CO₂ (durante 7 días) bajo condiciones de suelo estandarizadas en el laboratorio (28-30 °C – 60% water-holding capacity; Alef, 1995) y se cuantificó la abundancia de los diferentes grupos funcionales de microorganismos por el método del número más probable (NMP) para organismos amonificadores, nitrificadores y celulolíticos; y para los organismos fijadores de nitrógeno se empleó el método de conteo directo de células en placa de agar. Las muestras fueron incubadas a 28 °C por 5-21 días dependiendo del grupo funcional (Döbereiner 1995; Lorch *et al.* 1995).

Para medir dureza de suelo, se tomaron en cada sitio 10 puntos de dureza en parches perturbados, y 10 en no perturbados. Para el resto de los atributos físicos, químicos y microbiológicos se tomaron 20 submuestras de 300 g en cada sitio (10 en parches perturbados y 10 en parches no perturbados) (Abril, 2003). Las mismas fueron tomadas de los primeros 20 cm de profundidad. Se realizó un pool con las submuestras por tipo de parche (perturbado y no perturbado) y por sitio, y luego se tomó una muestra de cada pool para su posterior análisis. Los análisis microbiológicos fueron realizados por el Laboratorio de Microbiología Agrícola de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba. El resto de los análisis de laboratorio fueron realizados por el Laboratorio de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo. Los parámetros químicos y biológicos fueron analizados sólo para el año 2009.

Para detectar diferencias significativas entre los atributos físicos y químicos entre parches perturbados y no perturbados, se aplicó para cada atributo la Prueba de Wilcoxon para muestras pareadas. Las proporciones fueron transformadas a priori usando arcoseno. Para los atributos microbiológicos se aplicó un Prueba t para muestras pareadas y los datos fueron transformados a priori usando logaritmo (Zar, 1999).

EFFECTOS SOBRE LA VEGETACIÓN

-EFECTOS A CORTO PLAZO

Para medir los efectos del disturbio generado por el jabalí a corto plazo, es decir, inmediatamente después de la perturbación, se dispusieron al azar, en cada tipo de parche, 10 cuadratas de 50 x 50 cm (Fig. 4.2). En cada cuadrata se cuantificó la composición y el porcentaje de cobertura por especie. Se calculó la riqueza de especies y la diversidad a partir del índice de Shannon Wiener, y se aplicó una Prueba de Wilcoxon para muestras pareadas, a fin de determinar las diferencias entre suelos (perturbados y no perturbados).

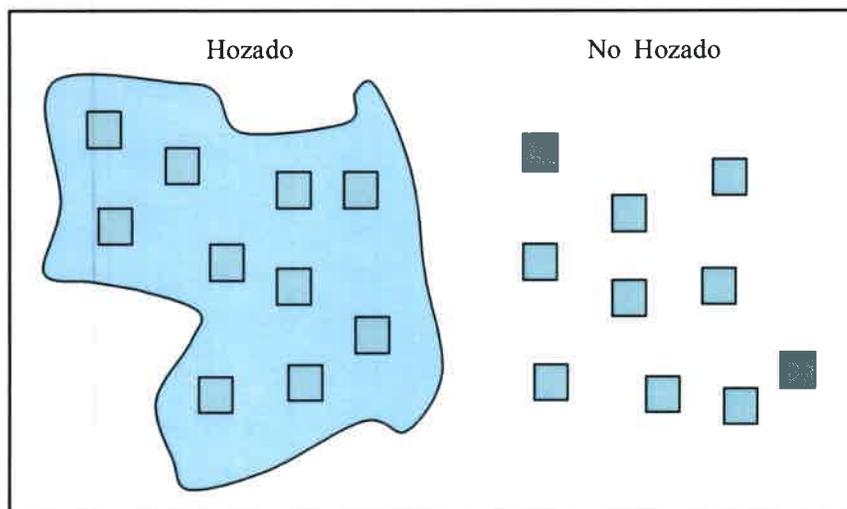


Figura 4.2: Esquema representando el diseño de muestreo de cuadratas entre suelos hozados y no hozados. ■ = cuadratas.

-EFECTOS A LARGO PLAZO

A fin de analizar los cambios en la vegetación a lo largo del tiempo luego del disturbio generado por el jabalí, en el año 2006 se establecieron 10 pares de clausuras permanentes de 1 x 2 m. Cada par consistió de una clausura en suelo perturbado y la otra en suelo no perturbado (control), separadas entre sí por una distancia de entre 3 y 5 m para garantizar las mismas condiciones de vegetación y suelo (Cushman *et al.*, 2004). Luego en el año 2008 se agregaron 4 sitios más, generando un total de 14 sitios con 2 clausuras cada uno (Fig. 4.3). En cada periodo húmedo y seco de cada año se cuantificó dentro de cada clausura la composición específica de plantas (riqueza), el porcentaje de cobertura vegetal por especie y se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener. Para ello se aplicó un MANOVA de Medidas Repetidas, usando como variables dependientes los porcentajes de cobertura de las distintas categorías de plantas (herbáceas, gramíneas, arbustos, árboles) en las diferentes estaciones. De modo que como factor de medidas repetidas se usó el tiempo (2006-2011) y como factor entre grupos, los tratamientos (perturbado, no perturbado). Las proporciones fueron transformadas a priori usando arcoseno (Zar, 1999). Se aplicó un ANOVA de medidas repetidas para cada variable (riqueza y el índice de diversidad) para determinar su variación a lo largo del tiempo, usando los mismos factores entre y dentro de los grupos, pero las variables dependientes en este caso fueron la riqueza y la diversidad. En aquellos casos en que la interacción fue significativa, se aplicó la probabilidad corregida de Greenhouse-Geisser (G-G). Si bien este experimento impide el ingreso de otros herbívoros como la Mara (*Dolichotis patagonum*) y la liebre (*Lepus europaeus*), la idea de clausurar el sitio control permite que se pueda estimar con mayor precisión el impacto del jabalí.



Figura 4.3: Foto de una clausura para medir el impacto a largo plazo del jabalí sobre la vegetación en la Reserva Biosfera de Ñacuñán.

Resultados

EFFECTOS SOBRE LAS PROPIEDADES DEL SUELO

A partir de las mediciones tomadas a todas las hozadas encontradas, ya sea durante las transectas de uso de hábitat (Capítulo 2) como en los caminos, se calculó el porcentaje de suelo removido por jabalí. La figura 4.4 muestra el número de hozadas registradas para cada estación en los dos años de muestreo, y el área (en m²) que corresponde al total de esas hozadas por estación. Se observa que para el primer año de muestreo el número fue altamente superior y similar entre estaciones, comparado con el segundo año de muestreo. Se observa también que dentro del primer año, a pesar de encontrar casi la misma cantidad de hozadas, varió la cantidad de suelo removido, siendo mayor en la estación húmeda. Esto indica que durante la estación húmeda del primer año, las hozadas fueron de mayor tamaño que aquellas encontradas en la estación seca del mismo año. Para el caso del segundo año de muestreo, tanto el número de hozadas como el área (en m²) removida por el jabalí fue similar entre estaciones.

La figura 4.5 muestra cómo varía el porcentaje de suelo removido durante los 2 años de muestreo. Si bien la cantidad de suelo removido aumenta a lo largo del tiempo debido a que cada vez hay más hozadas presentes en la reserva, durante el segundo año el porcentaje de suelo removido disminuyó considerablemente.

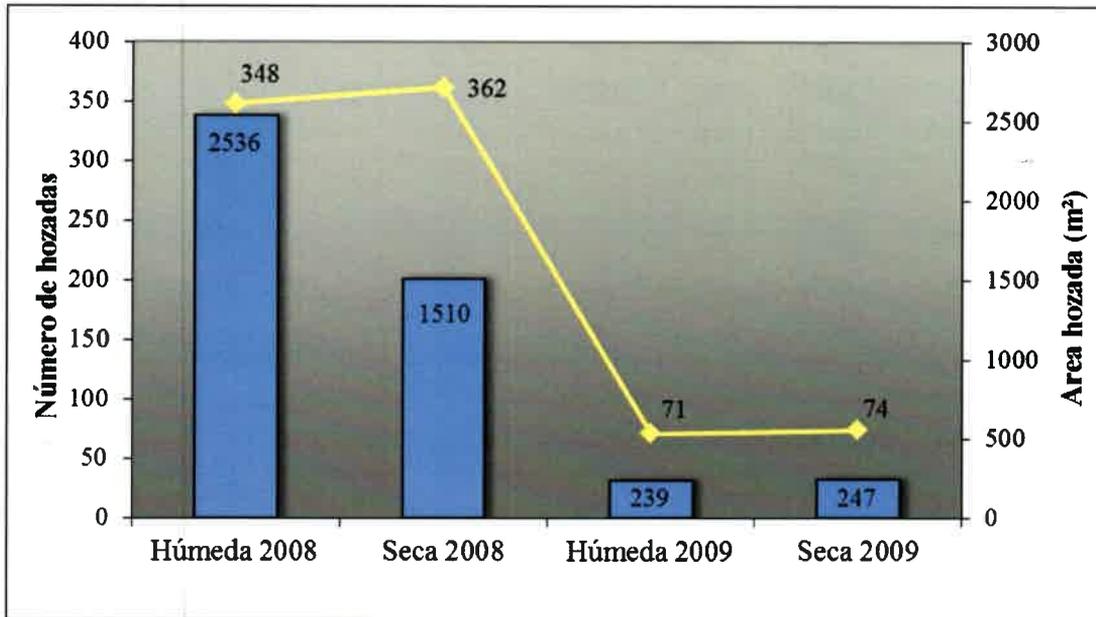


Figura 4.4: Número de hozadas (barras) y área total de suelo removido (línea) por el jabali para cada estación durante todo el periodo de muestreo (2008-2009) en la Reserva Biosfera de Ñacuñán.

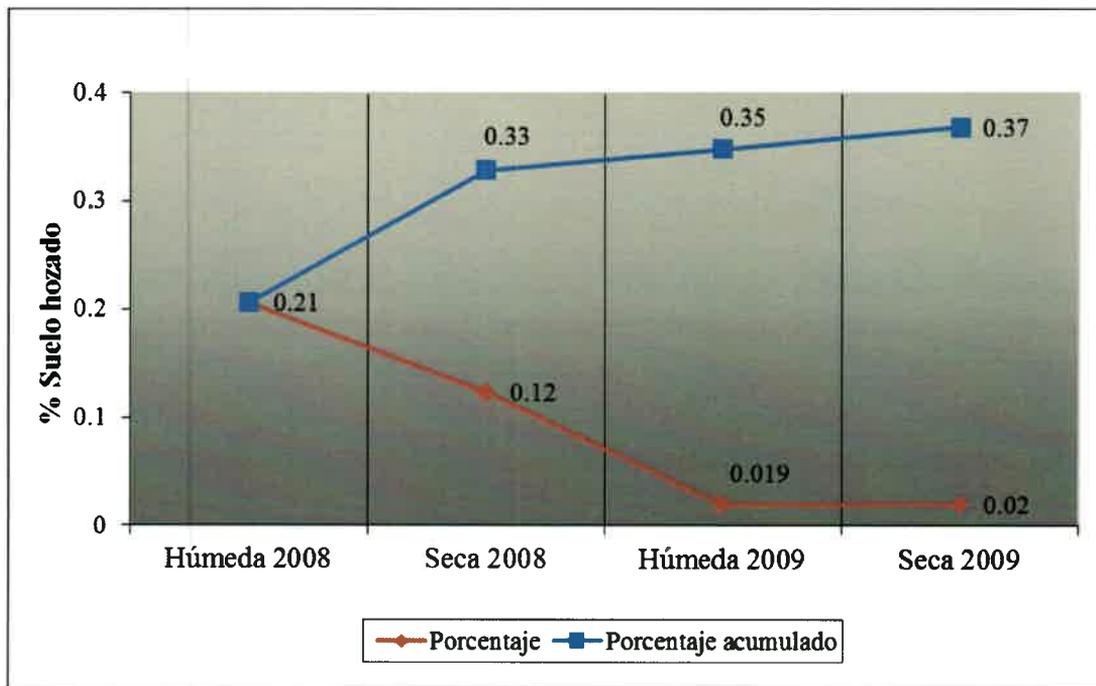


Figura 4.5: Porcentaje de suelo removido por jabalí durante 2008 y 2009 en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán.

PROPIEDADES FÍSICAS

Durante la estación húmeda de 2008 (n=14), los parches perturbados (P) presentaron una menor dureza del suelo en las 3 profundidades medidas (5, 10 y 15 cm de profundidad; $p < 0,001$ en los 3 casos; Tabla 4.1; Fig. 4.6) y un mayor porcentaje de humedad ($p = 0,009$; Tabla 4.1; Fig. 4.7). Durante la estación seca del mismo año (n=15), los parches perturbados también mostraron una menor dureza del suelo en las 3 profundidades medidas (5, 10 y 15 cm de profundidad; $p < 0,001$ en los 3 casos; Fig. 4.6), pero no se encontraron diferencias significativas en cuanto al porcentaje de humedad entre parches ($p = 0,76$; Tabla 4.1; Fig. 4.7).

Tabla 4.1: Propiedades físicas (media \pm EE) en parches perturbados (P) por jabalí y no perturbados (NP) durante las estaciones húmeda y seca en el año 2008 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita, los parámetros que mostraron diferencias significativas.

Propiedades Físicas		Estación Húmeda			Estación Seca		
		P	NP	<i>p</i>	P	NP	<i>p</i>
Dureza del suelo (N° de golpes)	5cm	2,42 (0,17)	2,82 (0,14)	0,0001	0,94 (0,07)	1,99 (0,09)	<0,0001
	10cm	5,86 (0,43)	9,61 (0,50)	<0,0001	3,84 (0,31)	7,09 (0,34)	<0,0001
	15cm	10,87 (0,70)	18,46 (1,12)	<0,0001	9,92 (0,69)	15,52 (0,76)	<0,0001
Humedad (%)		10,72 (1,20)	7,54 (0,67)	<0,01	10,04 (0,61)	9,66 (1,09)	0,75

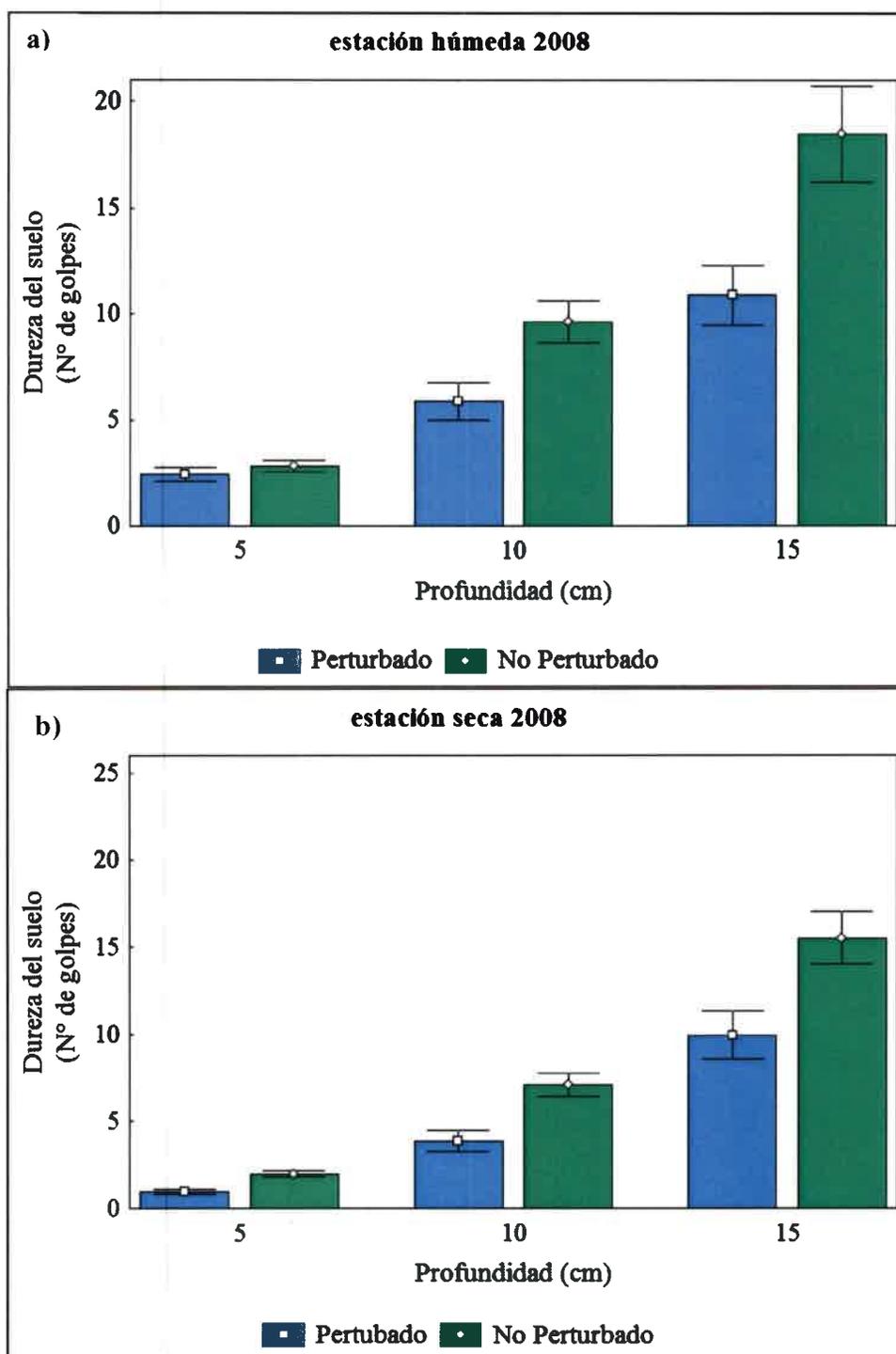


Figura 4.6: Dureza del suelo (media \pm 2 EE) a 3 profundidades (5, 10 y 15 cm) entre parches perturbados por jabalí y no perturbados en el año 2008 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. a) estación húmeda, b) estación seca.

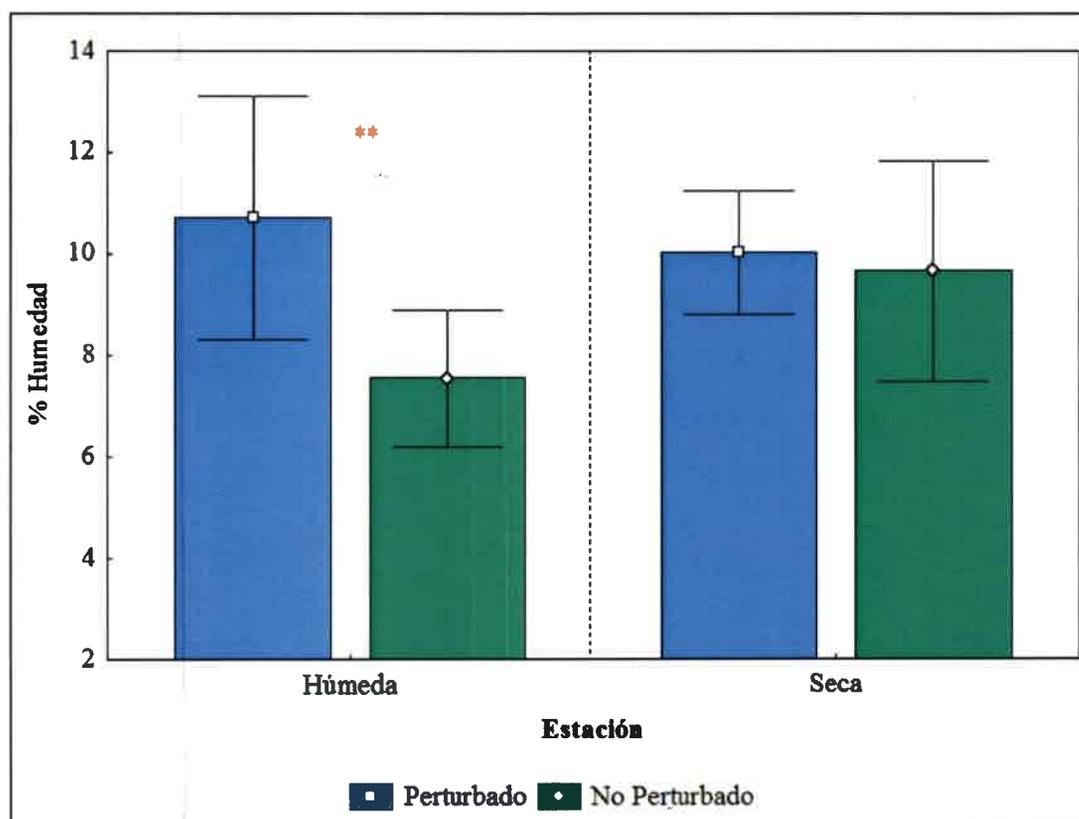


Figura 4.7: Porcentaje de humedad (media \pm 2 EE) entre parches perturbados por jabalí y no perturbados en estación húmeda y seca del 2008 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. ** = dif. Significativas con $p < 0,01$.

Durante la estación húmeda de 2009 ($n=15$), la dureza del suelo fue menor en parches perturbados para las 3 profundidades ($p < 0,001$ para los 3 casos; Fig. 4.8; Tabla 4.2). La humedad resultó significativamente mayor en parches perturbados ($p=0,002$; Fig. 4.9). En cuanto a la textura (% arcilla, % limo internacional y % arena), se encontró diferencias significativas entre parches perturbados (P) y no perturbados (NP), siendo los porcentajes de arcilla y limo mayores en parches no perturbados (media P= 11,75; media NP=14; $p=0,01$ y media P=19,04; media NP=22,5; $p=0,008$ respectivamente) y el porcentaje de arena mayor en parches perturbados (media P=69,17; media NP=63,42; $p=0,002$).

Durante la estación seca de 2009 ($n=13$), los suelos perturbados también presentaron significativamente menor dureza de suelo a las 3 profundidades analizadas

($p < 0,0001$ para los 3 casos; Fig. 4.8; Tabla 4.2). La humedad no presentó diferencias significativas para esta estación (Tabla 4.2; Fig. 4.9).

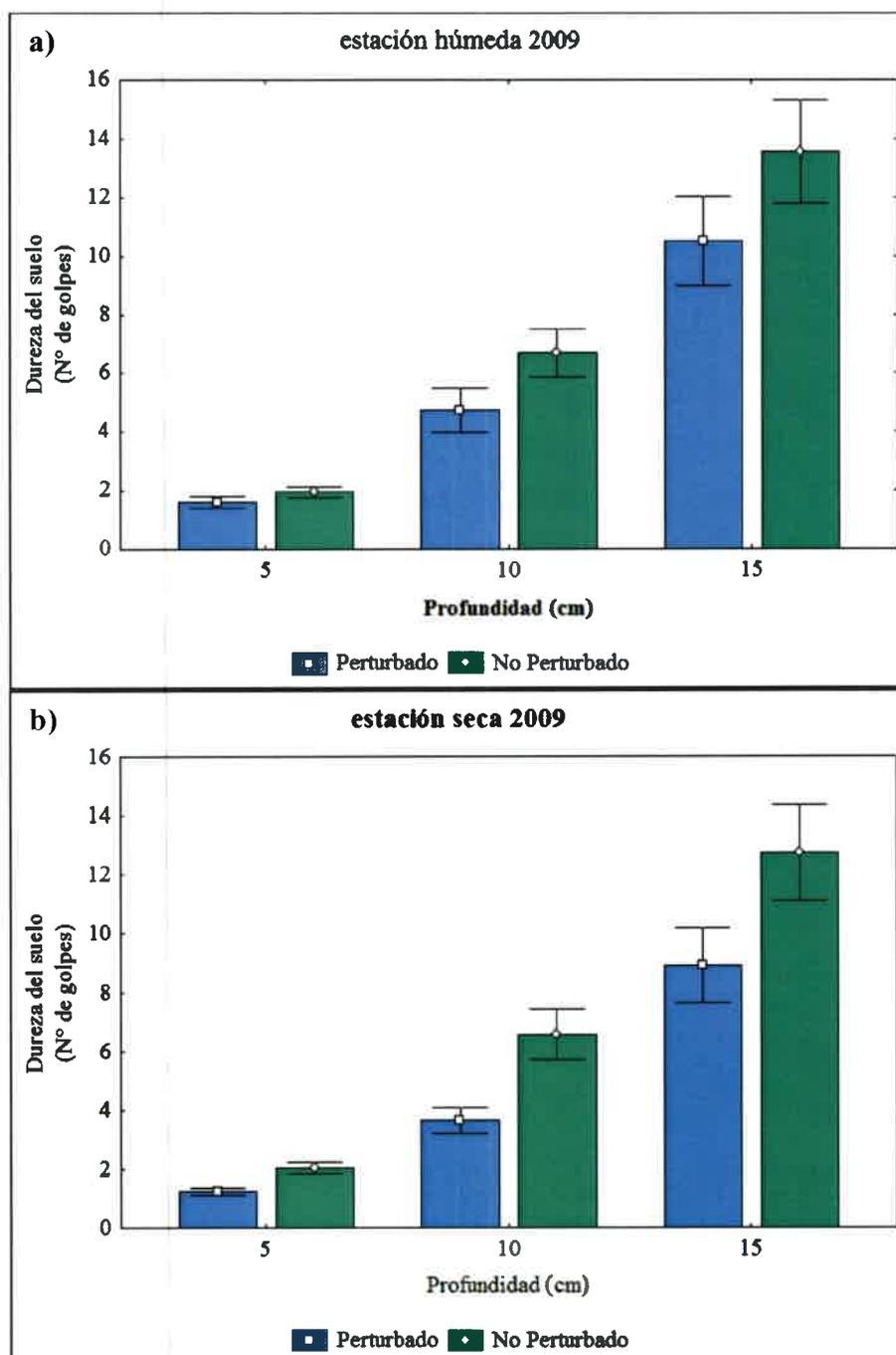


Figura 4.8: Dureza del suelo (media \pm 2 EE) a 3 profundidades (5, 10 y 15 cm) entre parches perturbados por jabalí y no perturbados durante el año 2009 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. a) estación húmeda, b) estación seca.

Tabla 4.2: Propiedades físicas (media \pm EE) en parches perturbados por jabalí (P) y no perturbados (NP) durante las estaciones húmeda y seca en el año 2009 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita, los parámetros que mostraron diferencias significativas.

Propiedades Físicas		Estación Húmeda			Estación Seca		
		P	NP	<i>p</i>	P	NP	<i>p</i>
Dureza del suelo (N° de golpes)	5cm	2,42 (0,17)	2,82 (0,14)	0,0001	0,94 (0,07)	1,99 (0,09)	<0,0001
	10cm	5,86 (0,43)	9,61 (0,50)	<0,0001	3,84 (0,31)	7,09 (0,34)	<0,0001
	15cm	10,87 (0,70)	18,46 (1,12)	<0,0001	9,92 (0,69)	15,52 (0,76)	<0,0001
Humedad (%)		10,72 (1,20)	7,54 (0,67)	<0,01	10,04 (0,61)	9,66 (1,09)	0,75
Textura (g%/g)	Limo	19,04 (1,34)	22,53 (1,27)	0,004	21,08 (1,32)	22,08 (1,79)	0,53
	Arcilla	11,75 (0,86)	14,00 (0,82)	0,006	13,15 (0,88)	13,77 (1,17)	0,65
	Arena	69,17 (2,20)	63,42 (2,09)	0,004	64,23 (2,95)	65,77 (2,19)	0,3

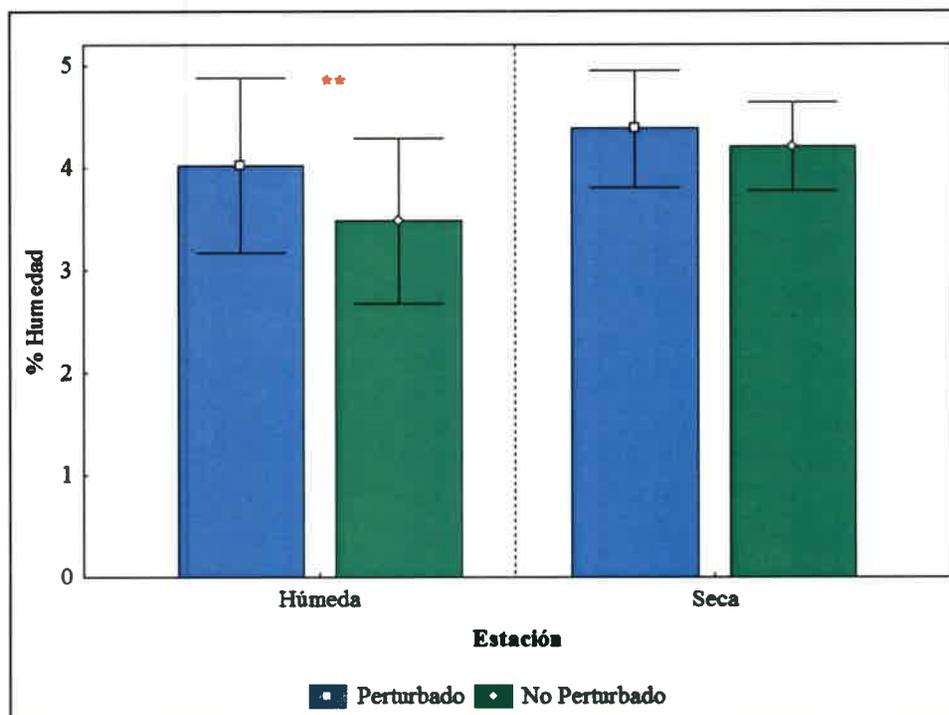


Figura 4.9: Porcentaje de humedad (media \pm 2 EE) entre parches perturbados por jabalí y no perturbados en estación húmeda y seca del 2009 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. * = dif. Significativas con $p < 0,001$.

PROPIEDADES QUÍMICAS

Durante la estación húmeda (n=15) sólo se encontró diferencia significativa para la relación C/N (carbono/nitrógeno), la cual fue mayor en parches perturbados (media P=11,1; media NP=9,64; p=0,042; Tabla 4.3).

Tabla 4.3: Propiedades Químicas y Microbiológicas (media ± EE) en parches perturbados por jabalí (P) y no perturbados (NP) durante la estación húmeda del año 2009 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita, aquellos parámetros que mostraron diferencias significativas.

Propiedades del Suelo		Estación Húmeda		
		P	NP	<i>p</i>
Químicas	Nitrógeno Total (mg kg ⁻¹)	742,9 (34,0)	850,3 (53,3)	0,23
	Nitrógeno Mineral (mg kg ⁻¹)	32,8 (1,90)	28,7 (2,47)	0,18
	Nitratos + Nitritos (mg kg ⁻¹)	16,1 (1,29)	13,6 (1,33)	0,32
	NH ₄ (mg kg ⁻¹)	16,7 (1,02)	15,0 (1,27)	0,26
	Carbono Orgánico (%)	0,8 (0,04)	0,8 (0,06)	>0,99
	Relación C/N	11,1 (0,43)	9,6 (0,35)	0,042
	Materia Orgánica	1,4 (0,07)	1,4 (0,10)	>0,99
	pH	7,9 (0,03)	8,0 (0,04)	0,54
Microbiológicas	Respiración del suelo (mg CO ₂ 7 d ⁻¹ g ⁻¹)	0,2 (0,02)	0,3 (0,03)	0,048
	Amonificadores (log g ⁻¹)	7,9 (0,63)	8,2 (0,49)	0,72
	Celulolíticos (log g ⁻¹)	6,2 (0,33)	6,5 (0,43)	0,48
	Fijadores de N (log g ⁻¹)	6,9 (0,12)	7,1 (0,06)	0,12
	Nitrificadores (log g ⁻¹)	2,2 (0,37)	1,7 (0,47)	0,5

Durante la estación seca (n=13), se encontró que los nitritos+nitratos, el nitrógeno mineral y la relación C/N fueron significativamente mayores en suelos perturbados (media P=16,32; media NP=6,7; p < 0,0001 y media P=25,17; media NP=13,95; p=0,004 y media P=9,66; media NP=8,96; p=0,02 respectivamente; Tabla 4.4).

Tabla 4.4: Propiedades Químicas y Microbiológicas (media \pm EE) en parches perturbados por jabalí (P) y no perturbados (NP) para la estación seca del año 2009 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita, aquellos parámetros que mostraron diferencias significativas.

Propiedades del Suelo		Estación Seca		
		P	NP	<i>p</i>
Químicas	Nitrógeno Total (mg kg ⁻¹)	725,8 (98,2)	686 (68,27)	0,98
	Nitrógeno Mineral (mg kg ⁻¹)	25,2 (3,56)	13,9 (1,87)	0,0016
	Nitratos + Nitritos (mg kg ⁻¹)	16,3 (3,37)	6,7 (1,09)	<0,0001
	NH ₄ (mg kg ⁻¹)	8,9 (1,40)	7,2 (1,13)	0,27
	Carbono Orgánico (%)	0,7 (0,07)	0,7 (0,09)	0,95
	Relación C/N	9,7 (0,27)	8,9 (0,20)	0,029
	Materia Orgánica	1,1 (0,11)	1,1 (0,16)	>0,99
	pH	7,9 (0,03)	7,9 (0,02)	0,79
Microbiológicas	Respiración del suelo (mg CO ₂ 7 d ⁻¹ g ⁻¹)	0,1 (0,02)	0,2 (0,04)	0,33
	Amonificadores (log g ⁻¹)	7,4 (0,33)	6,9 (0,10)	0,23
	Celulolíticos (log g ⁻¹)	7,7 (0,90)	7,4 (0,94)	0,78
	Fijadores de N (log g ⁻¹)	6,4 (0,18)	6,3 (0,11)	0,56
	Nitrificadores (log g ⁻¹)	0,8 (0,41)	0,7 (0,38)	0,91

PROPIEDADES MICROBIOLÓGICAS

Durante la estación húmeda (n=10), sólo se encontró diferencia significativa en la actividad microbiana total o respiración del suelo calculada a partir de la concentración de CO₂, siendo ésta mayor en parches no perturbados (media P=0,25; media NP=0,31; p=0,048; Tabla 4.3). Durante la estación seca (n=10) no se encontraron diferencias significativas en ningún parámetro microbiológico analizado (Tabla 4.4).

EFFECTOS SOBRE LA VEGETACIÓN

-EFECTO A CORTO PLAZO

Durante la estación húmeda de 2008 (n=12), del total de especies de plantas analizadas (37) sólo se encontraron diferencias significativas en cuanto al porcentaje de cobertura de ocho especies entre parches perturbados (P) y no perturbados (NP) (Tabla 4.5). Todas estas especies se encontraron en mayor proporción en suelos no perturbados, con la excepción de la “papilla del chancho”, *Pitraea cuneato-ovata* (Verbenaceae), la cual presentó mayor cobertura en suelos perturbados en todos los sitios (p= 0,016). El índice de diversidad de Shannon Wiener mostró diferencias significativas entre parches, siendo los suelos no perturbados (NP) más diversos que los perturbados por el jabalí (P) (media P=0,5 y media NP=0,66; p < 0,001). La riqueza de especies fue significativamente mayor en suelos no perturbados (media P=7,75 y media NP= 9,83; p=0,03).

Tabla 4.5: Especies de plantas significativamente diferentes entre sitios perturbados por jabalí (P) y no perturbados (NP) en la estación húmeda de 2008 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita se destaca la especie de planta que resultó más abundante en suelos perturbados.

	Especies	Media (P)	Media (NP)	Bt p (2 colas)	EE (P)	EE (NP)
Herbácea	<i>Conyza</i> sp.	0,10	0,52	0,002	0,07	0,26
	<i>Gladularia mendocina</i>	1,15	6,88	0,028	0,39	1,17
	<i>Heliotropium mendocinum</i>	0,03	0,37	0,002	0,03	0,22
	<i>Pitraea cuneato-ovata</i>	15,06	2,92	0,016	2,95	0,75
	<i>Sphaeralcea miniata</i>	0,33	1,98	0,0001	0,21	0,81
Gramínea	<i>Stipa</i> sp.	1,43	4,93	0,028	0,68	1,97
	<i>Trichloris crinita</i>	0	0,14	<0,0001	0	0,09
Arbusto	<i>Lycium</i> sp.	0,21	1,46	<0,0001	0,21	0,76

Durante la estación seca de 2008 (n=14), se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de cobertura de diez especies de plantas (de un total de 29 especies de plantas analizadas), siendo sus abundancias mayores en suelos no perturbados (Tabla 4.6). A su vez, estos suelos presentaron mayor riqueza de especies y mayor índice de diversidad que los suelos perturbados (media P= 4,64; media NP=8,14; p = 0,004 y media P=0,44; media NP=0,63; p = 0,0004 respectivamente).

Tabla 4.6.: Especies de plantas significativamente diferentes entre parches perturbados por jabalí (P) y no perturbados (NP) en la estación seca 2008 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán.

	Especies	Media (P)	Media (NP)	Bt p (2 colas)	EE (P)	EE (NP)
Herbácea	<i>Baccharis angulata</i>	0,01	0,62	<0,0001	0,01	0,28
	<i>Gladularia mendocina</i>	0,78	1,26	0,032	0,33	0,33
	<i>Plantago patagonica</i>	0	0,12	<0,0001	0	0,05
Gramínea	<i>Digitaria californica</i>	0,01	0,49	<0,0001	0,01	0,38
	<i>Pappophorum</i> sp.	0,46	8,58	<0,0001	0,17	2,44
	<i>Setaria</i> sp.	0,15	0,37	<0,0001	0,11	0,20
	<i>Stipa</i> sp.	0,53	7,86	<0,0001	0,16	1,92
	<i>Trichloris crinita</i>	0,17	0,50	<0,0001	0,14	0,23
Arbusto	<i>Larrea cuneifolia</i>	1,84	3,41	0,024	0,73	0,91
	<i>Lycium</i> sp.	0,06	2,76	0,002	0,03	1,33
Mantillo		7,84	32,57	<0,0001	1,23	4,68

Durante la estación húmeda 2009 (n=10), de 29 especies de plantas analizadas, sólo se encontraron diferencias significativas en ocho de ellas (Tabla 4.7), siendo todas más abundantes en suelos no perturbados. El índice de diversidad de Shannon Wiener mostró diferencias significativas entre suelos siendo los parches no perturbados más diversos que los perturbados por el jabalí (media P= 0,55; media NP=0,72; p = 0,04). La riqueza de especies fue significativamente mayor en suelos no perturbados (media P= 7,6; media NP=10; p = 0,016).

Tabla 4.7: Especies de plantas significativamente diferentes entre sitios perturbados por el jabalí (P) y no perturbados (NP) en la estación húmeda 2009 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán.

	Especies	Media (P)	Media (NP)	Bt p(2 colas)	EE (P)	EE (NP)
Herbácea	<i>Baccharis angulata</i>	1,06	2,37	0,006	0,63	0,91
	<i>Gladularia mendocina</i>	0,02	0,16	0,002	0,01	0,13
Gramínea	<i>Digitaria californica</i>	0,17	0,58	0,002	0,10	0,26
	<i>Pappophorum</i> sp.	0,80	6,48	< 0,0001	0,31	1,56
	<i>Setaria</i> sp.	0,33	1,09	0,008	0,19	0,40
	<i>Sporobolus criptandrus</i>	0,01	2,37	< 0,0001	0,01	0,91
	<i>Stipa</i> sp.	0,51	7,46	0,004	0,22	2,37
Arbusto	<i>Lycium</i> sp.	0,08	2,70	0,002	0,06	0,99
Mantillo		9,55	33,18	0,0012	1,18	4,41

Durante la estación seca de 2009 (n=13), se encontraron diferencias significativas en cuanto al porcentaje de cobertura de siete especies de plantas (de un total de 21 especies). Todas fueron más abundantes en suelos no perturbados (Tabla 4.8). Tanto el índice de diversidad como la riqueza de especies fueron significativamente mayores en suelos no perturbados (media P= 0,43; media NP=0,58; p = 0,02 y media P=5,46; media NP=7,69; p = 0,02 respectivamente).

Tabla 4.8: Especies de plantas significativamente diferentes entre parches perturbados (P) por el jabalí y no perturbados (NP) en la estación seca 2009 en la Reserva Biosfera de Ñacuñán.

	Especies	Media (P)	Media (NP)	Bt p (2 colas)	EE (P)	EE (NP)
Gramínea	<i>Digitaria californica</i>	0,11	0,91	<0,0001	0,10	0,60
	<i>Sporobolium criptandrus</i>	0,06	0,65	0,005	0,05	0,25
	<i>Trichloris crinita</i>	0,02	0,77	<0,0001	0,02	0,17
	<i>Pappophorum</i> sp.	0,31	4,96	0,0012	0,13	1,13
	<i>Stipa</i> sp.	0,45	7,12	0,0004	0,28	2,15
Arbusto	<i>Atriplex lampa</i>	0	0,04	<0,0001	0	0,14
	<i>Acantolippia seriphioides</i>	0,04	0,25	<0,0001	0,04	0,17
Mantillo		8,79	32,82	0,004	1,76	3,70

El porcentaje de cobertura del mantillo fue significativamente mayor en parches no perturbados en tres de las cuatro estaciones (Tablas 4.6, 4.7 y 4.8). Si bien las especies afectadas por la remoción del jabalí son herbáceas, gramíneas y arbustos, la principal diferencia entre las distintas estaciones y entre los dos años de estudio fue la identidad de las especies.

-EFECTO A LARGO PLAZO

El MANOVA de medidas repetidas para analizar el impacto a lo largo del tiempo mostró que las diferentes categorías de vegetación (herbáceas, gramíneas, arbustos, árboles) variaron significativamente a lo largo del periodo estudiado (2006-2011). Además, se vio que estas categorías variaron significativamente entre tratamientos y también la interacción “Tiempo*Tratamientos*Categorías” (Tabla 4.9). La figura 4.10 muestra los cambios en las coberturas de las diferentes categorías de vegetación a lo largo del estudio. El tiempo cero indica el momento inicial de la perturbación (hozadas frescas), y los sucesivos números representan las mediciones realizadas cada 6 meses. Se puede observar que al inicio de la perturbación (tiempo=0) la cobertura de las gramíneas, arbustos y árboles fue menor en suelos perturbados por el jabalí. Para el caso de las herbáceas, éstas presentaron mayores porcentajes de coberturas en suelos perturbados. A medida que transcurrió el tiempo, la cobertura de

gramíneas aumentó de manera gradual y recién a los 2 años y medio de generada la perturbación, alcanzó la cobertura inicial de gramíneas que presentaba la clausura control. En general, para las herbáceas, los picos y valles en la curva representan las diferencias estacional marcada (estación húmeda y seca respectivamente). La cobertura de árboles y arbustos comenzó a aparecer luego de 3 años de la perturbación. En el caso de los sitios no perturbados, las gramíneas y las herbáceas muestran una tendencia similar (aumento leve) en comparación a los sitios perturbados. En este caso el pico que se observa en las herbáceas corresponde a la estación húmeda de 2008, el cual fue el periodo más húmedo de todo el muestreo. La diferencia entre sitios se debe a que los suelos no perturbados presentaron una mayor cobertura de gramíneas, pero una menor cobertura de herbáceas, que los sitios perturbados. En cuanto a los árboles y arbustos, las coberturas fueron bajas y constantes a lo largo del tiempo. Los arbustos mostraron un aumento de cobertura a partir de la estación húmeda de 2008.

Tabla 4.9: Cambios de la vegetación a lo largo del tiempo (2006-2011) entre los sitios perturbados por jabalí y no perturbados (control) y entre las categorías de vegetación (herbáceas, gramíneas, arbustos, árboles y mantillo) en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita, aquellas variables que mostraron diferencias significativas. Ajuste G-G es el ajuste Greenhouse-Geisser.

Análisis Multivariado de la Varianza de Medidas Repetidas						
Sigma-restricted parameterization - Effective hypothesis decomposition						
Efecto	SS	GL	MS	F	<i>p</i>	Ajuste G-G
Intercept	98982,8	1	98982,82	96,25	<0,0001	
Tratamiento	258,3	1	258,34	0,25	0,62	
Categorías	138483,7	3	46161,25	44,89	<0,0001	
Tratamiento*Categorías	9148,5	3	3049,51	2,97	0,037	
Error	74043,8	72	1028,39			
Tiempo	7352,5	11	668,41	6,29	<0,0001	<0,0001
Tiempo*Tratamiento	1203,6	11	109,41	1,03	0,42	0,39
Tiempo*Categorías	15798,6	33	478,75	4,51	<0,0001	<0,0001
Tiempo*Tratamiento*Categorías	9279,5	33	281,20	2,65	<0,0001	0,0012
Error	84108,7	792	106,20			

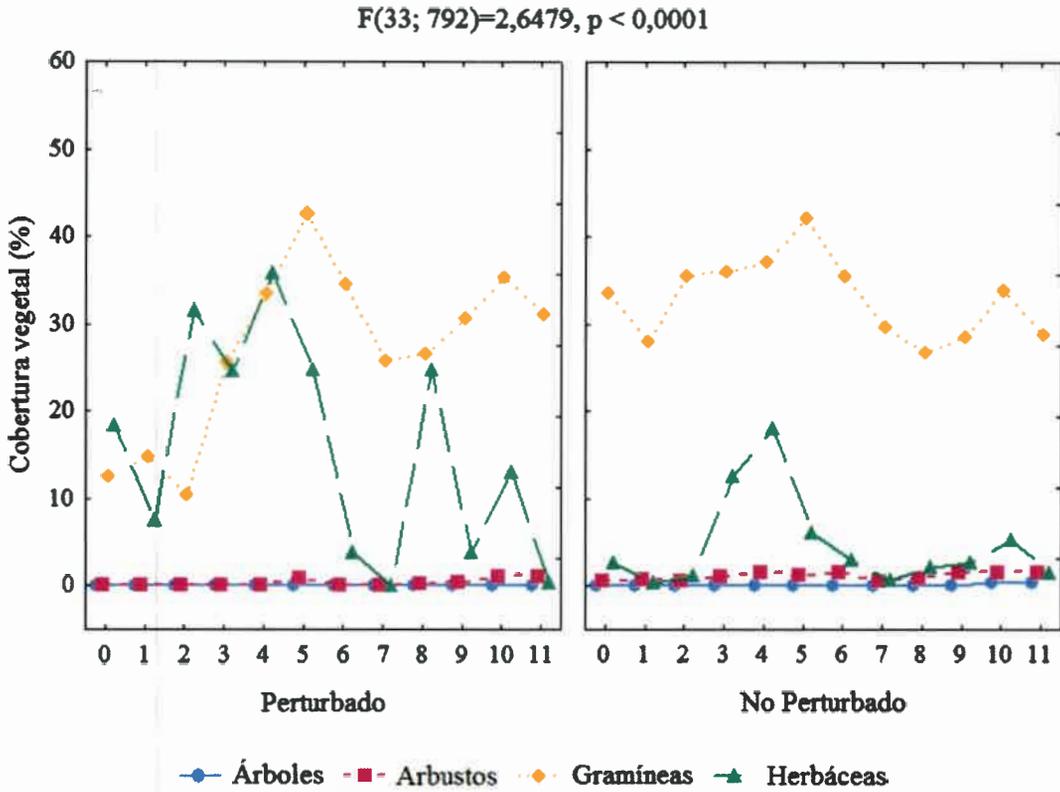


Figura 4.10: Variación temporal y entre tratamientos de los porcentajes de cobertura de las distintas categorías de vegetación entre 2006 y 2011 en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán.

Para el caso de la riqueza y el índice de diversidad de Shannon-Wiener, se encontraron diferencias significativas para estas variables a lo largo del tiempo, pero no hubo diferencias entre tratamientos (perturbado-control; Tabla 4.10, Tabla 4.11 y Fig. 4.11)

Tabla 4.10: Cambios de la riqueza a lo largo del tiempo (2006-2011) entre los sitios perturbados por jabalí y no perturbados (control) en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita, aquellas variables que mostraron diferencias significativas.

Análisis Multivariado de la Varianza de Medidas repetidas					
Sigma-restricted parameterization - Effective hypothesis decomposition					
Effect	SS	GL	MS	F	<i>p</i>
Intercept	2312,8	1	2312,8	135,6	<0,0001
Tratamiento	35,1	1	35,12	2,06	0,16
Error	443,4	26	17,05		
Tiempo	130,8	10	13,1	5,06	<0,0001
Tiempo*Tratamiento	8,03	10	0,8	0,3	0,97
Error	671,9	260	2,6		

Tabla 4.11: Cambios del índice de Diversidad (H') a lo largo del tiempo (2006-2011) entre los sitios perturbados por jabalí y no perturbados (control) en la Reserva Biosfera de Ñacuñán. En negrita, aquellas variables que mostraron diferencias significativas.

Análisis Multivariado de la Varianza de Medidas repetidas					
Sigma-restricted parameterization - Effective hypothesis decomposition					
Effect	SS	GL	MS	F	<i>p</i>
Intercept	21,7	1	21,7	82,9	<0,0001
Tratamiento	0,31	1	0,31	1,2	0,28
Error	6,8	26	0,26		
Tiempo	1,03	10	0,1	3,1	<0,0001
Tiempo*Tratamiento	0,09	10	0,009	0,3	0,98
Error	8,7	260	0,03		

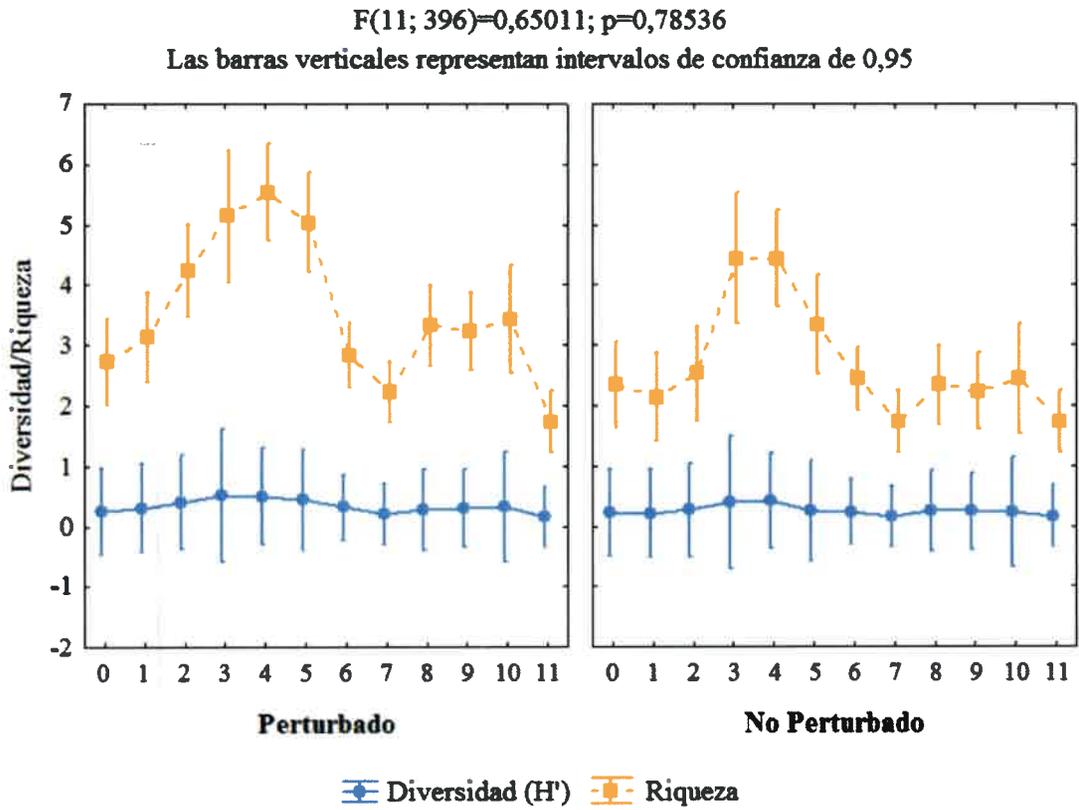


Figura 4.11: Variación temporal y entre tratamientos de la riqueza de especies y el índice de diversidad Shanna-Wiener entre los años 2006 y 2011 en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán.

Discusión

Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis que la remoción del suelo por parte del jabalí tiene un importante impacto en la composición y cobertura de la vegetación, así como también, en las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo en el Desierto del Monte. Los parches no perturbados presentaron una mayor cobertura de especies de plantas, lo cual sugiere que la acción del jabalí, tiene un efecto negativo a corto plazo sobre la cobertura de gramíneas perennes, arbustos y herbáceas anuales. Sólo la cobertura de la herbácea anual *Pitraea cuneato-ovata* fue mayor en parches perturbados durante la estación húmeda. Esto previamente también fue reportado por Cuevas *et al.* (2010). Esta especie fue identificada como la única especie beneficiada por el disturbio del jabalí. Una razón para esto es que *P. cuneato-ovata* es una especie exigente en cuanto a sus requerimientos hídricos, creciendo principalmente en áreas bajas y anegadizas donde forma sus colonias. La instalación de las mismas es a través de semillas, pero su crecimiento está dirigido por sus raíces gemíferas (Roig, 1971; Stasi y Medero, 1983). El éxito de esta especie en los parches perturbados puede deberse a las características físicas modificadas por los jabalíes, tales como una disminución en la dureza del suelo y un aumento de humedad en esos sitios. Ésto sólo ocurrió en la estación húmeda, ya que durante la estación seca, la humedad del suelo no presentó diferencias significativas entre parches.

Trabajos previos han mostrado que el principal grupo afectado por la acción del jabalí son las gramíneas y las herbáceas (Bratton, 1974, 1975; Campbell y Rudge, 1984; Cushman *et al.*, 2004). En este trabajo se encontraron seis especies de gramíneas (*Digitaria californica*, *Pappophorum* sp., *Stipa* sp., *Setaria* sp., *Trichloris crinita* y *Sporobolus criptandrus*), siete especies de herbáceas anuales (*Baccharis angulata*, *Conyza* sp., *Glandularia mendocina*, *Heliotropium mendocinum*, *Sphaeralcea miniata* y *Plantago patagonica*) y tres especies de arbustos (*Acantolippia seriphioides*, *Larrea cuneifolia* y *Lycium* sp.) que fueron negativamente afectados por el disturbio generado por el jabalí; lo cual parece ser responsable de la disminución de riqueza y de la diversidad de plantas inmediatamente después del disturbio. Todas las especies de plantas encontradas en los sitios de muestreo fueron especies nativas. La única especie exótica presente en la reserva es *Salsola kali*, pero no se registró actividad del jabalí

cerca de esta especie, por lo que en este caso no se pudo registrar si existe o no alguna interacción entre estas dos especies exóticas. Kotanen (1995) y Cushman *et al.* (2004), también encontraron que la riqueza y la diversidad de especies de plantas disminuyó inmediatamente después del disturbio, pero que unos años después (10 años) estos parámetros aumentaron en aquellos sitios que fueron removidos por el jabalí. Para el caso de la riqueza de especies nativas, la cobertura aumentó lentamente pero de manera continua a lo largo del tiempo, mientras que la riqueza de especies exóticas se recuperó mucho más rápido. Arrington *et al.* (1999) encontró un aumento de la riqueza y de la diversidad de especies de plantas luego de 10 meses de la perturbación. En este trabajo, el efecto a largo plazo de la perturbación generada por el jabalí mostró que la recuperación de la cobertura de gramíneas fue más rápida que en el resto de los grupos, alcanzando la cobertura del tratamiento control luego de 2 años y medio. Para el caso de la cobertura de herbáceas, ésta fue siempre mayor en suelos perturbados; mientras que las especies de arbustos y árboles mostraron una recuperación mucho más lenta, siendo ésta de 3 años. En cuanto a la riqueza y al índice de diversidad, aunque mostraron diferencias a lo largo del tiempo, no se encontraron diferencias entre tratamientos.

Aunque la interacción entre los disturbios generados en el suelo y la fuente de propágulos juega un papel importante en el control de los estadios tempranos de una sucesión cuando se crean nuevos “vacíos o gaps” (Kotanen, 1996), este estudio sugiere que el efecto negativo sobre la cobertura de las especies de plantas antes mencionadas puede deberse a: 1) acción de forrajeo, ya que muchas de las especies afectadas se encuentran en la dieta del jabalí, tales como: *P. cuneato-ovata*, *Sphaeralcea miniata*, *Conyza* sp., *Plantago patagonica*, *Pappophorum* sp., *Stipa* sp. y *Lycium* sp. (Cuevas *et al.*, 2010; Capítulo 2); y 2) acción mecánica, ya que si bien no son especies consumidas por el jabalí, la acción mecánica de la remoción deja muchas plantas con sus raíces expuestas, las que terminan por secarse y morir.

En relación a las propiedades físicas del suelo, el aumento de la humedad en parches perturbados puede ser explicado debido a que la capilaridad del suelo se rompe, y por ende la evaporación del agua es menor. Este efecto puede estar relacionado a la aireación de la capa superficial del suelo por la acción de remoción del jabalí (Moody y Jones, 2000). La menor cantidad de arcilla y limo en suelos perturbados puede deberse a

la remoción de estas partículas por el viento, ya que han sido desagregadas por la acción de remoción del jabalí. Otra explicación para esto puede ser una mezcla de los horizontes del suelo, resultante del disturbio generado por el jabalí, como se ha visto en otros estudios (Singer *et al.*, 1984; Mohr *et al.*, 2005). Sin embargo, la textura del suelo es una propiedad conservativa del mismo, la cual es importante para el crecimiento de las plantas, y es menos sensible a los cambios ambientales en cortos períodos de tiempo (Moody y Jones, 2000).

Por otro lado, en ambientes áridos la fertilidad del suelo es el resultado de una variabilidad climática estacional e inter-anual (Austin *et al.*, 2004). La disponibilidad del nitrógeno del suelo depende de la mineralización de la materia orgánica y de la actividad microbiana, las cuales son principalmente controladas por el ingreso de agua a partir de las precipitaciones (Carrera *et al.*, 2009). La tasa de mineralización puede ser modificada por la temperatura, la humedad del suelo y la oxigenación. La alta tasa de C/N encontrada en parches perturbados indica que la mineralización del nitrógeno fue más rápida en estos suelos que en los no perturbados. Esto puede deberse al aumento en la humedad del suelo y la oxigenación (menor dureza) en estos suelos, o, por la incorporación de mantillo en el mismo, el cual fue claramente menor en parches perturbados. También se encontró un alto contenido de nitrógeno mineral, en forma de nitratos y nitritos, en parches perturbados. Esto es consistente con la alta tasa de mineralización encontrada en estos suelos. Cuanto mayor es el lapso de tiempo entre los procesos de mineralización y los requisitos de la nueva vegetación, menor es la eficiencia de absorción de nutrientes y su uso. Por eso, cuando el nitrógeno mineral es liberado durante periodos sin vegetación, éste queda sujeto a pérdidas por lixiviación o por volatilización (Abril, 2002). Así, el alto contenido de nitrógeno mineral encontrado en suelos perturbados puede ser perdido a través de las lluvias, dejando al suelo sin los nutrientes necesarios para el futuro crecimiento vegetal. Los resultados de este trabajo apoyan las observaciones de Singer *et al.* (1984), pero difieren de aquellas presentadas por Cushman y colaboradores (2004) en que estos últimos no encontraron diferencias en las tasas de mineralización entre tipos de parches. Contrariamente a los resultados encontrados por Risch *et al.* (2010), en este estudio se encontró que la respiración del suelo fue menor en parches perturbados. Los resultados encontrados por Risch *et al.*

(2010) son atribuidos al ingreso del mantillo al suelo, lo cual aumenta la cantidad de carbono disponible para las redes tróficas de los descomponedores del suelo.

En resumen, este trabajo muestra que el efecto a corto plazo de la remoción generada por el jabalí produce una disminución en la cobertura vegetal y que además, modifica la composición y/o cobertura de especies de plantas en el Monte. Sólo el grupo de las herbáceas se vio favorecido por la perturbación a largo plazo. Aunque el impacto del jabalí es a nivel de micro-sitio, la degradación física del suelo por la acción de esta especie tiene consecuencias directas sobre las propiedades químicas del suelo. Estas nuevas características del suelo pueden ser responsables de una reducción de la cobertura vegetal y de la densidad aparente del suelo, lo cual incrementa la degradación del suelo a través de la erosión eólica. Por lo tanto, el disturbio generado por el jabalí puede ser otro factor contribuyente a acelerar el proceso de desertificación en el Desierto del Monte.

CAPÍTULO 5

Discusión general y Perspectivas

A nivel mundial, las especies invasoras tienen un efecto significativo tanto económico como ambiental (Vitousek *et al.*, 1997). En muchos países las pérdidas económicas a causa de las invasiones biológicas han sido y siguen siendo millonarias (Pimentel *et al.*, 2001). A nivel ecológico, el ingreso de nuevas especies a nuevos ambientes ha generado importantes cambios en la composición de las comunidades como en el funcionamiento de los ecosistemas, generando en muchos casos la desaparición de especies autóctonas por depredación, la competencia por recursos, el contagio de enfermedades, la alteración de la diversidad genética, la destrucción de hábitat, la alteración de los ciclos de los nutrientes, el aumento de erosión del suelo, la alteración hidrológica, la alteración de regímenes del suelo, etc. (Brown, 1989; Mack y D'Antonio, 1998; Byers *et al.*, 2002; Vázquez, 2002; Lockwood *et al.*, 2007). Es por esto que el estudio de las especies exóticas en esos nuevos ambientes es necesario no sólo como una buena oportunidad para abordar temas como: procesos básicos en ecología, procesos de invasión y, estructura y función de los ecosistemas frente a una nueva perturbación (Sax *et al.*, 2007), sino también para evaluar un plan de manejo de las mismas y así lograr disminuir sus poblaciones. Para llevar a cabo la elaboración de un plan de manejo, es necesario conocer no sólo el impacto que este tipo de especie genera sobre la biota nativa y el ambiente, sino también poder evaluar aspectos ecológicos básicos para lograr un mejor entendimiento de la misma en esos nuevos sistemas (Simberloff *et al.*, 2005).

En Argentina existe un número elevado de mamíferos exóticos (23; Long, 2003), entre ellos el jabalí (*Sus scrofa*), que es una especie originaria de Eurasia y norte de África (Olver *et al.*, 1993) introducida en Argentina a principios del siglo XX (Daciuk, 1978) y que fue vista por primera vez en el Desierto de Monte en la década del 80. Por sus características endógenas, de buen invasor (omnívoro, alta tasa reproductiva, etc.; ver Capítulo 1), en poco tiempo colonizó gran parte del territorio Argentino (Navas, 1987). Dada su relativamente reciente introducción e ingreso a las zonas áridas de nuestro país, poco se conoce sobre su ecología como especie exótica y, en particular, el efecto que ésta genera sobre las comunidades nativas y el ecosistema en general. Esta tesis reporta la primera investigación sobre la ecología del jabalí y su impacto en el Desierto del Monte central. Este trabajo se ha enmarcado en las siguientes preguntas:

1-¿Qué variables ambientales (vegetación), antrópicas o climáticas determinan la presencia del jabalí en la Reserva de Ñacuñán?; ¿La variación en la escala espacial y temporal influye sobre el uso que el jabalí hace del hábitat?

2-¿De qué modo esta especie hace uso de los recursos alimenticios en este ambiente invadido?

3-¿De qué modo el jabalí modifica las propiedades del suelo a partir de la remoción (hozadas) que genera al forrajear?; ¿Cómo repercute la remoción del suelo sobre la vegetación, a corto y largo plazo?

Al intentar responder estas incógnitas, podremos observar de qué modo el jabalí sobrevive a los sistemas semiáridos del Monte.

EL JABALÍ EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Los desiertos se caracterizan por poseer altas temperaturas, restricción hídrica durante la mayor parte del año y baja productividad (Cloudsley-Thompson, 1975). Son ambientes estresantes, donde la pérdida de agua por evapotranspiración puede exceder la que ganan por precipitación (Polis, 1995). Esto ha sugerido que las comunidades del desierto estén esencialmente estructuradas por factores abióticos, principalmente por la disponibilidad de agua (Polis, 1995). Esta combinación de altas temperaturas con escasez de agua (aridez), originan un gran desafío para la supervivencia de los animales en los desiertos.

El Desierto del Monte central está dominado por condiciones semiáridas. Este bioma presenta un gradiente estacional de precipitaciones, habiendo una concentración de lluvias en la época estival (70%). Las temperaturas máximas y mínimas absolutas registradas son de 48°C y -17°C respectivamente (Labraga y Villalba, 2009). La figura 5.1 muestra la variación estacional promedio de temperatura y precipitación de los últimos 37 años para el sitio de estudio.

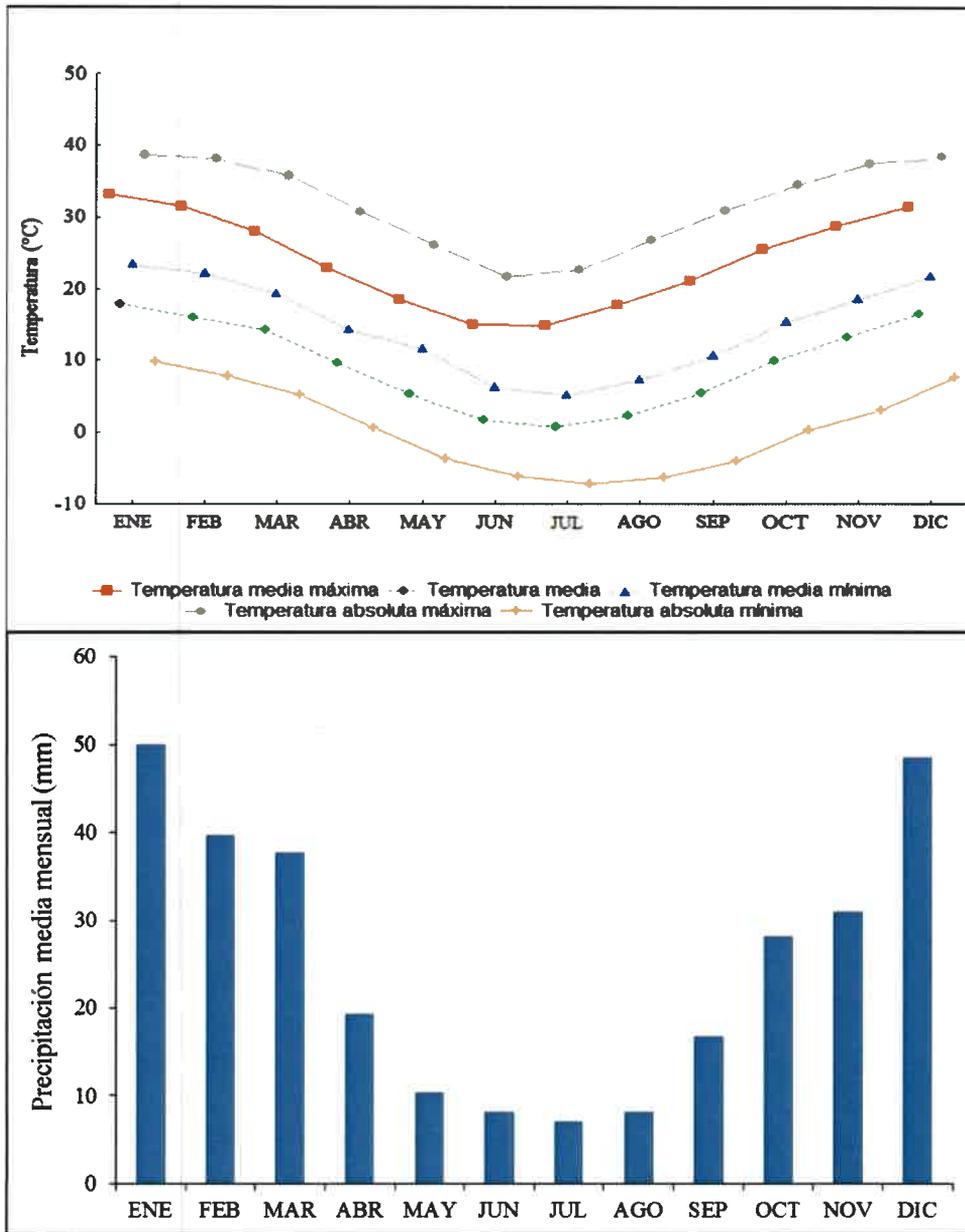


Figura 5.1: Período 1972-2009. a) Temperaturas medias y absolutas registradas, b) Precipitación media mensual.

El jabalí es una especie que no está adaptada fisiológicamente a ambientes áridos (Rosell *et al.*, 2001). Por lo que responder a las preguntas planteadas anteriormente (1 y 2), estarían aportando al conocimiento sobre el uso espacial y temporal del hábitat y de los recursos alimenticios, y nos ayudaría a comprender mejor cómo el jabalí responde a este ecosistema árido. Como vimos en el capítulo 2 y 3, el

jabalí mostró una fuerte selección a escala amplia por los jarillales como sitios de forrajeo durante ambas estaciones del año y ambos años de estudio, mientras que a escala fina, no se encontró un patrón marcado de selección de hábitat. Esto sugiere que las variables ambientales (de vegetación) y antrópicas (distancias a establecimientos humanos, caminos y represas) son las que determinarían la presencia de signos de jabalí, y que a su vez, variaron entre estaciones y entre años.

Si bien a escala fina no se observaron resultados marcados, se pudo observar que como los jarillales están asociados a la cobertura de herbáceas, y que a su vez este grupo de plantas forman parte fundamental de la dieta del jabalí, es que esta especie está seleccionando el tipo de hábitat en función de los recursos necesarios para su alimentación. Además, las herbáceas fueron la única categoría alimenticia que fue seleccionada positivamente por el jabalí para alimentarse en ambas estaciones del año.

A pesar de que el jabalí es considerado una especie generalista en muchos aspectos ecológicos (dieta, uso de hábitat) (Rosell *et al.*, 2001), en el ambiente semiárido del Desierto del Monte central, el jabalí aparece como una especie que selecciona tanto el espacio (uso de hábitat) como la alimentación (herbáceas). Y ambos están relacionados, ya que al preferir las herbáceas en la dieta, está seleccionando positivamente los jarillales para su búsqueda. Si bien los resultados sobre la amplitud de nicho trófico demostraron que en la estación húmeda la amplitud es mayor (esto quiere decir que el jabalí consume una mayor variedad de recursos cuando éstos se encuentran en mayor variedad disponibles en el ambiente), el jabalí muestra una preferencia por aquellos que son de un alto valor forrajero (*Sphaeralcea miniata*, *Pitreaa cuneato-ovata*). Además, el jabalí incluye en su dieta en mayor frecuencia ítems con una gran cantidad de carbohidratos, los cuales son ricos en energía y necesarios para el mantenimiento del organismo, tales como *S. miniata*, bulbos de *P. cuneato-ovata* y frutos de *Prosopis flexuosa*.

En el caso del género *Prosopis*, éste juega un papel importante en la organización de las comunidades de plantas y animales (Mares *et al.*, 1977). En el desierto del Monte, la especie *Prosopis flexuosa* ayuda en el mantenimiento de la complejidad del sistema, siendo un recurso importante tanto espacial (refugio, sombra) como de alimento para los animales de la región (Campos y Ojeda, 1997). Existen

numerosas especies de mamíferos que son considerados importantes dispersores de esta especie, entre ellas Zorro gris (*Lycalopex griseus*), Mara patagónica (*Dolichotis patagonum*), Vizcacha (*Lagostomus maximus*) y animales domésticos como vaca y caballo (Campos y Ojeda, 1997). Las semillas de *P. flexuosa* presentan dormancia física debido a la cubierta impermeable que poseen (Álvarez y Villagra, 2009). Esta cubierta, sumada al mesocarpo nutritivo, constituye una adaptación a la dispersión endozoócora de las semillas (Campos y Ojeda, 1997). Dicha cubierta rígida retarda la germinación y le permite resistir los jugos gástricos de los individuos que la consumen (Solbrig y Cantino, 1975). Según el estudio de Campos y Ojeda (1997) se encontró que el jabalí destruye por masticación casi el 100% de las especies ingeridas, lo que indicaría que esta especie no dispersa las semillas, sino que las depreda. Pero en una prueba realizada posteriormente a ese estudio, se observó que de un total de 1618 semillas (39 muestras de heces), el 30% tenían los artejos sanos (aparentemente sanas) y el 70% restante dañadas, ya sea por masticación (17,3%), por insectos de la familia *Bruchidae* (31,7%) u otros (21%) (Observaciones personales). Del total de semillas “sanas”, se pusieron a germinar 250. Al cabo de un mes y medio, sólo germinó una. Esta prueba podría indicar que aquellas semillas que llegan intactas a las heces, podrían permanecer viables. En otro estudio, Lynes y Campbell (2000) reportaron una germinación del 70% de las semillas viables de *Prosopis pallida*, que fueron ingeridas y excretadas por el jabalí. Estudios futuros sobre viabilidad y germinación de semillas de *P. flexuosa* encontradas en las heces del jabalí podrían ayudar a determinar el rol del jabalí en el reclutamiento de semillas de esta especie en el Desierto del Monte.

Por otro lado, el jabalí mostró una asociación positiva con el número de días con bajas temperaturas ($< 10^{\circ}\text{C}$). Por lo que, según estudios previos en otros sistemas áridos (Barrett, 1978; Baber y Coblenz, 1987; Dexter, 1998 y 2003), el jabalí reduce su actividad diaria cuando la temperatura es elevada. En este trabajo, ello se vio reflejado en el menor número de signos de jabalí en los meses de mayor temperatura (primavera-verano). Por esta razón, se hubiera esperado una mayor amplitud del nicho trófico en la estación en la que los movimientos diarios fueran mayores (otoño-invierno). El hecho que esto no haya ocurrido podría explicarse en base a la productividad del ambiente. Dicha productividad en el Desierto del Monte está limitada por la disponibilidad de agua, que controla el crecimiento vegetativo de la mayoría de las especies leñosas y la

germinación de hierbas anuales y gramíneas (Rundel *et al.*, 2007). Por lo tanto, la disponibilidad de frutos y de especies anuales como, *Doniophyton patagonicum*, *Gomphrena* sp, *Chenopodium* sp, *Lecanophora* sp, *Descurainia* sp y *Verbena* sp, es mayor durante la estación húmeda. Por lo que, a pesar de que el jabalí presenta una mayor movilidad en épocas de baja temperatura, dicha época se corresponde con la estación seca (en donde la disponibilidad de los recursos alimenticios es menor), lo cual se ve reflejado en la menor amplitud del nicho trófico (dieta). Por otro lado, un menor movimiento del jabalí durante la época de altas temperaturas (la cual se corresponde con la estación húmeda y de mayor productividad en el ambiente), podría implicar que al tener mayor disponibilidad de recursos no le es necesario moverse a mayores distancias para encontrar alimento. En cuanto a las herbáceas, grupo preferido por el jabalí en ambas estaciones, *S. miniata* fue la más frecuente. Dicha especie es perenne y su fructificación es a principios de la primavera (Candia, 1980). La diferencia entre estaciones es la parte de la planta que es consumida, es decir, durante la estación húmeda el 28,15% correspondió a semillas y el 2% a hojas; mientras que en la estación seca el 56,96% fue de hojas y sólo el 0,96% semillas. En el caso de las partes subterráneas (como es el caso de los bulbos de *P. cuneato-ovata*) no hubo diferencias entre estaciones ya que es un ítem que se encuentra disponible a lo largo de todo el año.

Dado que la Reserva de Ñacuñán no cuenta con una fuente de agua permanente, es probable que el jabalí esté usando menos la Reserva cuando la temperatura aumenta y eso se ve reflejado también en el menor número de signos durante la primavera y verano (estación húmeda).

EL JABALÍ Y SU IMPACTO SOBRE EL FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

El jabalí es uno de los mamíferos exóticos con mayor rango de distribución en el mundo (Oliver *et al.*, 1993). A nivel mundial es conocido por el daño que causa no sólo en los sistemas agrícolas (Seward *et al.*, 2004; Wilson, 2004), sino también sobre los sistemas naturales (Bratton, 1975; Singer *et al.*, 1984; Arrington *et al.*, 1999; Hone, 2002; Cushman *et al.*, 2004; Tierney y Cushman, 2006; Gómez y Hódar, 2008). A

través de la perturbación que produce, el jabalí crea nuevas condiciones en los componentes bióticos y/o abióticos, por lo que es considerado un ingeniero del ecosistema (Crooks, 2002). Debido a que en Argentina hay pocos estudios que evalúan el impacto del jabalí sobre el ecosistema, es por eso que para el Desierto del Monte se intentó responder a la tercera pregunta planteada al principio de este capítulo.

El Desierto del Monte presenta un grado de desertificación moderado a severo (Villagra *et al.*, 2009). Como vimos anteriormente (capítulo 4), la perturbación generada por el jabalí a través de sus hozadas produce cambios importantes en la composición y porcentaje de cobertura de la vegetación y en el funcionamiento del suelo. La remoción del suelo por el jabalí genera una disminución en la dureza del suelo y un aumento en la humedad del mismo. Esto último es debido a que la capilaridad del suelo se rompe por la acción mecánica del jabalí y entonces la evaporación del agua es menor. A nivel químico del suelo, se produce una modificación en la tasa de mineralización del nitrógeno. De modo que el nitrógeno disponible para el crecimiento de la vegetación se pierde por lixiviación o por volatilización antes de que el mismo pueda ser utilizado por las plantas para colonizar estos espacios vacíos. Este impacto a nivel del suelo se ve reflejado en cambios de riqueza y diversidad vegetal, siendo ambos componentes menores en suelos perturbados. La remoción del suelo por parte del jabalí generó un efecto negativo (es decir, menor cobertura) sobre especies de herbáceas, gramíneas y arbustos tales como *Digitaria californica*, *Pappophorum* sp., *Stipa* sp., *Setaria* sp., *Baccharis angulata*, *Conyza* sp., *Glandularia mendocina*, *Sphaeralcea miniata*, *Acantolippia seriphioides*, *Larrea cuneifolia* y *Lycium* sp. Si bien este impacto fue a corto plazo y a nivel de micrositio, la modificación de las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo, y sus consecuencias en la vegetación, incrementan la degradación del suelo a través de la erosión eólica. Por lo que, estas modificaciones en el sistema generadas por la acción de remoción del jabalí pueden contribuir en la aceleración del proceso de degradación en el Desierto del Monte.

En cuanto al impacto del jabalí a largo plazo (5 años), la perturbación del jabalí favoreció al grupo de las herbáceas, siendo afectadas negativamente las especies de gramíneas, arbustos y árboles.

Debido a que el impacto generado por las especies invasoras es muy variado y está influenciado por un amplio rango de factores (Williamson, 1996), es importante formular estudios que nos ayuden a entender cómo estas especies interactúan con el nuevo ambiente. Esto proveerá de una fuerte base científica en el diseño de estrategias de manejo de especies invasoras y de los ecosistemas invadidos. Es por esto que sería muy importante profundizar en estudios a largo plazo y así determinar si los efectos de las actividades del jabalí permanecen en el tiempo.

El equivalente ecológico nativo: El Pecarí de Collar (*Pecari tajacu*)

Pecari tajacu (Arthiodactyla: Tayassuidae) es la especie de pecarí más ampliamente distribuida de las 3 especies de la familia, y es la que más tolera las diferentes condiciones climáticas (Grubb y Groves, 1993). El pecarí de collar abarca diferentes tipos de ambientes que van desde bosques tropicales donde las temperaturas rondan los 27° C y las precipitaciones exceden los 2000 mm anuales, a aquellos ambientes desérticos en donde las temperaturas alcanzan los 45° C y las precipitaciones no superan los 250 mm anuales (Grubb y Groves, 1993). Según Barquez et al. (2006) la distribución del pecarí de collar ocupa desde el sudoeste de los Estados Unidos hasta el centro de Argentina, abarcando las provincias de Salta, Tucumán, Formosa, Chaco, Santiago del Estero, sur de Catamarca, La Rioja y San Juan, norte de Santa Fe, Córdoba, San Luis y Mendoza, y Misiones. En la actualidad se ha visto al pecarí de collar en la reserva de Ñacuñán. Según puesteros de campos aledaños a la misma, la llegada de esta especie a la región fue hace alrededor de 10 años, pero no es una especie común; por lo que su distribución actual es desconocida.

Es una especie que también puede ser considerada como un ingeniero en el ecosistema, ya que a través de sus hozadas remueve el mantillo (y por ende, el banco de semillas), y de este modo se crean nuevos hábitats que permiten el establecimiento de especies dependientes del mantillo y de nuevos “vacíos” (Beck, 2005).

Los estudios sobre la ecología del pecarí en zonas áridas son pocos y corresponden en su mayoría a las décadas del 80 y 90. Estos trabajos ocurrieron

principalmente en Texas y Arizona, Estados Unidos (Bigler, 1974; Byers y Bekoff, 1981; Byers, 1983; Corn y Warren, 1985; Ilse y Hellgren, 1995; Gabor *et al.*, 1997; Gabor y Hellgren, 2000; Green *et al.*, 2001; Albert *et al.*, 2004). Existe sólo un trabajo en Argentina que estudió la abundancia relativa y distribución de las 3 especies de pecarí en la Provincia de Chaco (Altricher y Boaglio, 2004).

El Pecarí de Collar es una especie altamente social que forma grupos que pueden alcanzar los 50 individuos (Byers y Beckoff, 1981; Oldelburg *et al.*, 1985; Beck, 2005), pero en zonas áridas como el sur de Texas el promedio por grupo es de 5,47 individuos (Green *et al.*, 2001). Sus hábitos son diurnos a crepusculares. Pero al igual que el jabalí, en zonas áridas el pecarí de collar modifica sus hábitos a crepusculares, descansando principalmente en los horarios de luz (Bigler, 1974).

Al igual que el jabalí, el pecarí de collar es omnívoro y se alimenta principalmente de frutos y semillas, pero incluye en su dieta raíces, bulbos, invertebrados y pequeños vertebrados (Corn y Warren, 1985; Robinson y Eisenberg, 1985; Vieira Fragoso, 1999; Beck, 2005).

A diferencia del jabalí, el pecarí de collar posee riñones especializados para concentrar la orina y conservar mejor el agua en ambientes semi-áridos y de altas temperaturas (Gabor *et al.*, 1997).

En cuanto a la selección de hábitat, el pecarí de collar prefiere ambientes arbustivos y bosques compuestos principalmente por robles (*Quercus* sp.) y cedros (*Juniperus coahuilensis*) (Green *et al.*, 2001). Ilse y Hellgren (1995) evaluaron el uso de recursos como espacio, tiempo y dieta entre el pecarí de collar y el jabalí en el sur de Texas. Ellos determinaron que a nivel de selección de hábitat, el pecarí prefiere ambientes como el Chaparral (arbustal) y el jabalí los bosques de *Prosopis*. Este uso del espacio entre las especies se solapa mayormente en invierno, pero los patrones de actividad difieren entre especies. A nivel de dieta, el pecarí prefirió a lo largo de todo el año las herbáceas, mientras que el jabalí seleccionó positivamente las gramíneas en invierno, otoño y verano, ocurriendo en primavera un solapamiento dietario del 100%.

En Argentina no hay estudios que evalúen la interacción entre estas especies.

ESTRATEGIAS DE MANEJO DEL JABALÍ

Existen varias técnicas de control para la disminución de las poblaciones de jabalí. Entre ellas se han mencionado: caza, envenenamiento y trampeo (Coblentz y Baber, 1987; Mitchell, 1998; Campbell y Long, 2009). Estas técnicas no son 100% efectivas y en muchos casos es necesario aplicar más de una a la vez (Engeman *et al.*, 2007). A nivel mundial, el manejo y control del jabalí se lleva a cabo de manera más efectiva a través de la caza y el trampeo, ya que el envenenamiento muchas veces actúa también sobre otras especies (Campbell y Long, 2009). En muchos casos, la caza cooperativa y remunerativa ha llevado a un proceso efectivo de manejo de especies exóticas (Mack, 2000).

La elaboración de un plan de manejo adecuado, implica un conocimiento previo de la dinámica poblacional de la especie, así como también de su ecología y el impacto que ésta produce sobre la biota y el ecosistema (Engeman *et al.*, 2007; Campbell y Long, 2009). Muchas veces el conocimiento previo de la especie a tratar es escaso, por lo que el tiempo para obtener información requerida para diseñar una estrategia de manejo poblacional se contrapone con la necesidad de disponer de respuestas inmediatas para resolver problemas de conservación (Sinclair, 2001). Una forma de obtener información sobre la población y a su vez, aplicar un plan de acción, es ver al manejo como un proceso adaptativo en el cual las acciones reguladoras y de mejoramiento son tratadas como experimentos deliberados con resultados inciertos (Walters, 1986). Este manejo adaptativo involucra 3 etapas: 1) Construcción de modelos predictivos de la población de la especie a tratar; 2) Uso de las técnicas de manejo; y 3) Diseño e implementación de programas de monitoreo (Walters, 1986). De modo que la implementación de un plan de manejo adecuado requerirá de un seguimiento a lo largo del tiempo, es decir, que es necesario monitorear el impacto antes y después de aplicar las técnicas de manejo, de modo que a lo largo del mismo se puedan manipular estas técnicas para lograr mayor efectividad (Campbell y Long, 2009). Además, para lograr esto es necesario incluir datos de la productividad del ambiente como producción de frutos o pulsos de recursos (Bieber y Ruf, 2005). Un ejemplo de ello es el trabajo de

Bieber y Ruf (2005) en Europa, en donde el control del jabalí a través de la caza dependió de la productividad del ambiente. Si dicha productividad era buena (alta disponibilidad de recursos alimenticios), la cacería se centraba sobre los individuos juveniles reduciendo así su supervivencia para tener un mayor efecto sobre el crecimiento poblacional. Mientras que si los recursos eran escasos para tener un mayor efecto sobre el crecimiento poblacional, la caza se centraba en individuos adultos, particularmente sobre las hembras.

En Argentina existen a nivel nacional leyes (Ley Nacional 22.421/81 de Conservación de la Fauna Silvestre – Art. 6° y Ley Nacional 24.375/92 Aprobación de un convenio sobre la diversidad biológica – Art. 8° inciso h) y resoluciones (Resolución 157/91 de la Administración de Parques Nacionales - Capítulo I - Art. 6° inciso b y Resolución 376/97 de la Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable - Art. 1° y 4°) que impiden la introducción de nuevas especies, y que fomentan el control y erradicación de las especies exóticas ya establecidas.

Además de los cotos de caza dispersos en gran parte del país, existen 2 parques nacionales que han implementado un manejo de las especies exóticas, en particular del jabalí. Uno de ellos es el Parque Nacional El Palmar, ubicado en la provincia de Entre Ríos 60 km al norte de Concordia. En las inmediaciones del parque existen numerosos pueblos, por lo que unos de los objetivos del mismo es la integración de la población local en las problemáticas del parque. En este sentido, el manejo del jabalí (mediante Ley N° 22.351 y Resoluciones P.D. N° 199/04 y P.D. N° 507/96) incluye la caza cooperativa de la especie y el uso de la carne por parte de cazadores y pobladores. Por otro lado, en el Parque Nacional Nahuel Huapi y P. N. Lanín, el manejo y control del jabalí (mediante Resolución 225/2002) representa un ingreso económico para el parque ya que la caza cumple una función deportiva. En este sentido, el jabalí puede ser utilizado como un recurso natural que integra intereses conservacionistas y productivos.

A nivel provincial, la caza del jabalí en Mendoza está permitida a lo largo de todo el año sin restricción en el sexo ni la edad del individuo cazado (Ley Provincial de adhesión N° 4602, su modificatoria Ley N° 7308, Decreto Reglamentario N° 1890/05 y Resolución N° 425). Si bien el plan de manejo no ha sido un objetivo en este estudio, se resume a continuación algunos aspectos que pueden ser de valor para elaboración de un

plan de manejo del jabalí. Como la Reserva de Ñacuñán no cuenta con un plan de manejo de especies exóticas, y considerando que: 1) la Reserva se encuentra incluida en el programa sobre el Hombre y la Biosfera (MaB) de UNESCO, que tiene por objetivo la integración del hombre como componente del sistema para realizar un uso sostenible de los recursos naturales; 2) las diferentes técnicas aplicadas en otros países y en el nuestro; y 3) la propuesta de un manejo adaptativo de Walters (1986) y de Bieber y Ruf (2005); es que se podría implementar un plan de manejo para el jabalí (*Sus scrofa*) en la Reserva. El manejo de esta especie podría incluir la caza cooperativa entre cazadores y pobladores, controlada por Guardaparques (presentes en la Reserva desde principios del año 2010). Además implementar un control bromatológico de la carne, ya sea para consumo de los que participan de la cacería como también para ser explotada como un recurso a través de productos para la venta. De este modo, los pobladores no sólo obtienen un recurso económico y alimenticio, sino que además participan en un plan de conservación de la Reserva de la que forman parte.

Como medidas necesarias a tener en cuenta frente a las especies invasoras:

- Impedir la introducción de una nueva especie
- Impedir la expansión de las especies ya introducidas
- Evitar nuevas liberaciones.
- Elaborar más estudios sobre la ecología y el impacto de las especies invasoras presentes.
- Monitoreo de sus poblaciones.
- Educación y transferencia.

LAS ESPECIES INVASORAS Y EL CAMBIO CLIMÁTICO

Se espera que el cambio climático altere substancialmente la biodiversidad, causando cambios en la fenología, composición genética y el rango de las especies, y

que de este modo afecte a su vez la interacción entre las especies y los procesos del ecosistema (Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Hellmann *et al.*, 2008). Varios autores han identificado 5 posibles consecuencias específicas del cambio climático sobre las especies invasoras. Cada una de estas consecuencias actúa sobre la especie exótica dependiendo del estadio del proceso de invasión (Capítulo 1; Fig. 1.1) en que se encuentre (Fig. 5.2). Siguiendo a Hellmann *et al.* (2008), dichas hipotéticas consecuencias son:

1- Alteración en los mecanismos de transporte e introducción: el cambio climático puede alterar los patrones de transporte del hombre, afectando así la presión de propágulo de la especie que puede convertirse en invasora. Dicha presión de propágulo puede crecer debido a nuevas o mayor abundancia de vías de transporte, o debido a una mayor supervivencia de los propágulos durante el transporte. En el primer caso, el cambio climático puede unir áreas geográficas previamente separadas, y en el segundo caso el cambio climático puede afectar el proceso biológico asociado con los eventos de transporte.

2- Modificación en las limitantes climáticas: el cambio climático podría facilitar el establecimiento de las especies no nativas si las nuevas condiciones climáticas se asemejan a las de su rango nativo. Además las relaciones mutualistas de las especies nativas se verían debilitadas y el fitness (adecuación biológica) y su habilidad competitiva se verían reducidas. Pocas especies invasoras cuentan con este tipo de interacción, por lo que ellas serían las menos afectadas. Por último, las especies invasoras presentan rasgos propios que le permiten adaptarse con mayor facilidad a cambios ambientales, entre ellos: amplia tolerancia a diferentes condiciones climáticas, periodos de estado de juvenil cortos, distancias de dispersión mayor.

3- Alteración en la distribución de las especies invasoras existentes: la expansión del rango de distribución de una especie es probable que siga cambios en las restricciones de temperatura que se producen por el calentamiento, o cambios en las restricciones hidrológicas como consecuencia de la alteración de los patrones de precipitación. Así por ejemplo, si la temperatura disminuye los límites del rango de distribución de las especies invasoras se reducirían a altitudes y latitudes menores. Lo contrario ocurre si la

temperatura aumenta, donde los límites del rango de distribución aumentarían, dado que las especies invasoras se expandirían a mayores altitudes y latitudes.

4- Modificación en el tipo e intensidad del impacto de la especie invasora existente: la densidad poblacional de algunas especies invasoras y por lo tanto su impacto sobre las especies nativas se vería alterado. El impacto per cápita de algunas especies invasoras se alteraría por los efectos sobre sus interacciones competitivas con las especies nativas. De modo que dicho impacto relativo de algunas especies invasoras se incrementaría cuando la abundancia de los recursos y de las especies nativas disminuya en respuesta al invasor.

5- Alteración en la efectividad de las estrategias de manejo de especies invasoras existentes: los mecanismos de control mecánico serían menos efectivos en aquellas especies invasoras que actualmente estaban limitadas por las heladas o bajas temperaturas. Los mecanismos de control químico también serían menos eficaces debido a que la tolerancia a pesticidas de muchas especies invasoras aumentará. Los mecanismos de control biológico se verían afectados debido a que la interacción entre el agente de biocontrol y la especie blanco se verá alterada.

Para poder evaluar estas posibles consecuencias se necesitarían mayor cantidad de monitoreos de las especies invasoras existentes, incorporando los cambios climáticos a los planes de manejo y en las investigaciones futuras (Hellmann *et al.*, 2008).

Las dos primeras consecuencias provienen directamente del cambio climático, mientras que el resto son emergentes debido a lo ocurrido en los pasos anteriores (Fig. 5.2). Estas consecuencias no son excluyentes entre sí, más de un resultado es probable.

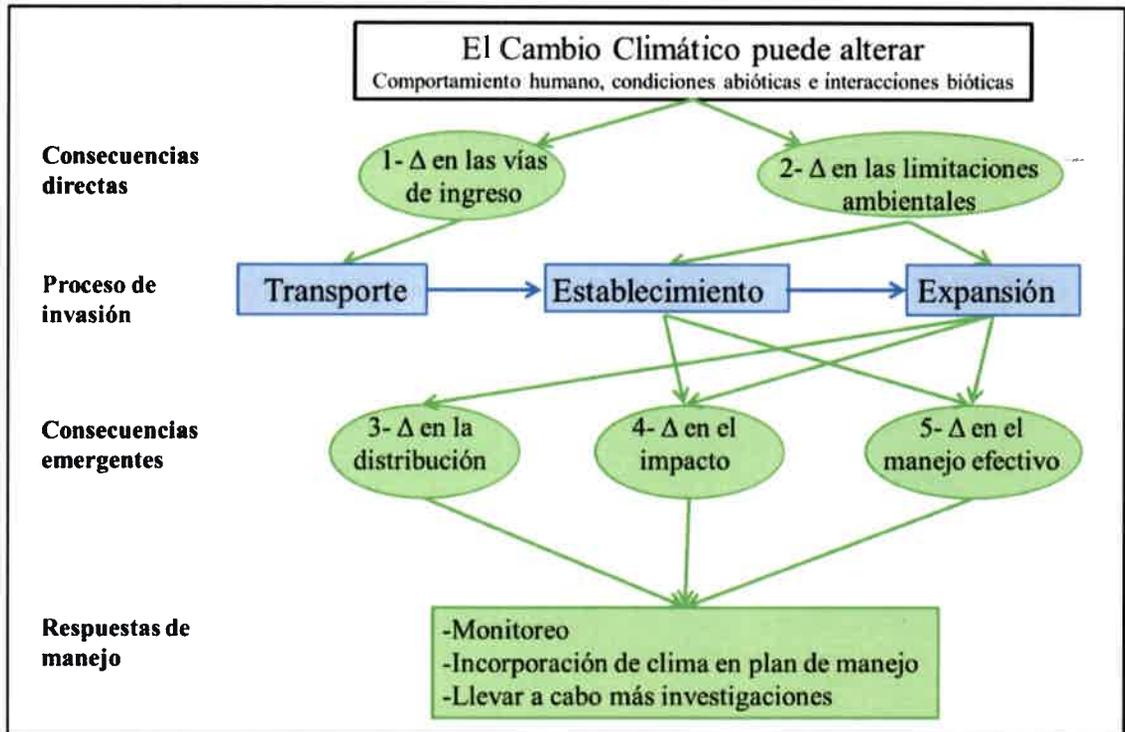


Figura 5.2: Relación entre el proceso de invasión y las consecuencias descritas para las especies invasoras bajo la influencia del cambio climático (Δ = cambio). Figura modificada de Hellmann *et al.* (2008).

Como hemos mencionado antes (capítulo 1), los ecosistemas áridos de Argentina, en particular el Desierto del Monte, están sufriendo una rápida conversión del hábitat por la deforestación, los incendios, la desertificación, etc. (Villagra *et al.*, 2009). En cuanto al contexto del cambio climático regional, la región central del Monte está experimentando un aumento en las precipitaciones y en la temperatura (Labraga y Villalba, 2009). Si este proceso continúa y teniendo en cuenta la ecología del jabalí en dicha región, se podrían hacer 2 consideraciones:

-En cuanto al uso de hábitat, el jabalí podría verse favorecido por un lado por el aumento de las precipitaciones, generando así lugares más húmedos o con mayor disponibilidad del recurso "agua", lo cual podría facilitar el ingreso del jabalí en nuevos ambientes, ampliando así su distribución. Pero por otro lado, el aumento de la temperatura podría implicar que el jabalí se mueva sólo en estaciones de baja

temperatura (invierno), o bien que esta especie esté más restringida a aquellos ambientes con menores temperaturas.

- En cuanto al impacto que esta especie genera a partir de las hozadas, la acción de remoción por jabalí podría conducir a una mayor rapidez en la lixiviación del nitrógeno mineral en aquellos parches perturbados. Es por esto que sería importante realizar estudios a largo plazo, no sólo sobre la vegetación, sino también sobre las características del suelo en estos sitios perturbados para así poder determinar si los patrones de remoción del jabalí se mantienen. Además, estos parches perturbados podrían volverse más homogéneos debido a que la única especie que se ve beneficiada es *P. cuneato-ovata*, por ser una especie demandante de agua.

PERSPECTIVAS

1- En este trabajo se vio de qué modo el jabalí utiliza los recursos espaciales y alimenticios del ambiente, y la calidad de los ítems en su dieta. Pero si consideramos que: 1) los requerimientos energéticos de un organismo dependen de la disponibilidad del alimento en el ambiente, y de la capacidad de forrajeo, digestión y obtención de nutrientes (McNab, 2002); 2) que en sitios o épocas de baja productividad, los herbívoros tienden a alimentarse de una dieta comparativamente más rica en fibra; 3) que para compensar una dieta de baja calidad, algunas especies realizan una combinación de mecanismos digestivos (entre ellos: pasaje lento del alimento, cambios de capacidad en el tracto digestivo, aumento del tamaño del colon y ciego, uso de coprofagia, etc.) (Sibly, 1981); y 4) que los grandes ungulados no rumiantes, dependen de las altas tasas de ingestión de forraje para compensar la calidad relativamente pobre de la dieta y así cumplir con los requisitos energéticos (Henley y Ward, 2006), podemos pensar que las especies que habitan en zonas áridas, deberían presentar atributos que les permitan enfrentar el reto de alimentos de baja calidad. En este sentido, el estudio de especies invasoras en estos ambientes es una interesante oportunidad para evaluar las estrategias que les permitirían evadir tales compromisos nutricionales y así, contribuir a explicar su invasividad. Dado que el jabalí en Argentina ocupa diferentes ambientes, desde los bosques patagónicos y la región pampeana hasta zonas áridas y semiáridas; un

estudio comparativo entre ambientes con diferente productividad permitiría entender qué mecanismos están operando para que esta especie ocupe zonas áridas. De aquí que se desprenden las siguientes preguntas:

¿Cuáles son los patrones de actividad del jabalí en zonas áridas versus zonas húmedas?

¿Cuál es la composición y calidad de la dieta del jabalí en ambientes con diferente productividad?

¿Cómo varía el tamaño del tracto digestivo en individuos que ocurren en ambientes húmedos y áridos?

2- Al responder las preguntas anteriores, podríamos tratar de definir cuáles son los límites (si es que existen) para que esta especie no se expanda, o para poder predecir la expansión a nuevos ambientes. Para ello, las siguientes preguntas deberían de contemplarse:

¿Cuál es la distribución actual del jabalí en Argentina?

¿Qué variables, a nivel regional, determinan la presencia del jabalí?

3- Otras preguntas que surgen de esta tesis están basadas en la función del jabalí en la interacción con especies como el Algarrobo (*P. flexuosa*) y el Pecarí de collar (*P. tajacu*). Por lo que las preguntas que se desprenden son:

*¿Es el jabalí un dispersor de semillas de *P. flexuosa*? ¿Qué porcentaje de semillas son viables? De ese porcentaje, ¿cuántas germinan?*

¿Cómo es la distribución espacial del jabalí y del pecarí en la reserva de Ñacuñán?

¿Cómo son sus patrones de actividad?

¿De qué se alimentan y cuál es su variación temporal a lo largo de las diferentes estaciones del año?

BIBLIOGRAFÍA

- ABAIGAR, T. 1993. Régimen alimentario del jabalí (*Sus scrofa*) en el sureste Ibérico. Doñana, Acta Vertebrata 20 (1): 35-48.
- ABAIGAR, T.; G. DEL BARRIO y J.R. VERICAD. 1994. Habitat preference of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in a Mediterranean environment. Indirect evaluation by signs. Mammalia 58 (2): 201-210.
- ABRAHAM, E.M. 2001. Geomorfología y suelos. Pp: 123-126. En: El desierto del Monte: La reserva de Biosfera de Ñacuñán. Claver, S y S. Roig-Juñent (eds.). Mendoza, Argentina.
- ABRIL, A. 2002. La microbiología del suelo: su relación con la agricultura sustentable. Pp: 129-150. En: Agroecología. El Camino hacia una Agricultura Sustentable. Sarandón, S.J. (ed.). Ediciones Científicas Americanas. La Plata, Argentina.
- ABRIL, A. 2003. ¿Son los microorganismos edáficos buenos indicadores de impacto productivo en los ecosistemas? Ecología Austral 13: 195-204.
- ACEVEDO, P.; M.A. ESCUDERO; R. MUÑOZ y C. GORTÁZAR. 2006. Factors affecting Wild Boar abundance across an environmental gradient in Spain. Acta Theriologica 51 (3): 327-436.
- ADKINS, R.N. y L.A. HARVESON. 2006. Summer diets of Feral Hogs in The Davis Mountains, Texas. The Southwestern Naturalist 51 (4): 578-580.
- AKHTAR, N.; H.S. BARGALI y N.P.S. CHAUHAN. 2004. Sloth bear habitat use in disturbed and unprotected areas of Madhya Pradesh, India. Ursus 15 (2): 203-211.
- ALBERT, S.; C.A. RAMOTNIK y C.G. SCHMITT. 2004. Collared peccary range expansion in Northwestern New Mexico. The Southwestern Naturalist. 49 (4): 524-538.
- ALTRICHTER, M. y G.I. BOAGLIO. 2004. Distribution and relative abundance of peccaries in the Argentine Chaco: associations with human factors. Biological Conservation 116: 217-225.

- ALVAREZ, J.A. y P.E. VILLAGRA. 2009. *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). Kurtziana 35 (1): 47-61.
- ANDERSON, C.B.; C.R. GRIFFITH; A.D. ROSEMOND; R. ROZZI y O. DOLLENZ. 2006. The effect of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile. Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? Biological Conservation 128: 467-474.
- APRILE, G. y D. CHICCO. 1999. Nueva especie exótica de mamífero en la Argentina: la ardilla de vientre rojo (*Callosciurus erythraeus*). Mastozoología Neotropical 6 (1): 7-14.
- ARRINGTON, D.A.; L.A. TOTH y J.W. JR. KOEBEL. 1999. Effects of rooting by Feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage. Wetlands 9: 535-544.
- AUSTIN, A.T.; L. YAHDJIAN; J.M. STARK; J. BELNAP; A. PORPORATO Y U. NORTON. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. Oecologia 141: 221-35.
- BABER, D.W. y B.E. COBLENTZ. 1986. Density, home range, habitat use, and reproduction in feral pigs on Santa Catalina Island. Journal of Mammalogy 67 (3): 512-525.
- BABER, D.W. y B.E. COBLENTZ. 1987. Diet, Nutrition, and Conception in Feral Pigs on Santa Catalina Island. The Journal of Wildlife Management 51(2): 306-317.
- BALME, G.A.; L.T.B. HUNTER y R. SLOTOW. 2009. Evaluating methods for counting cryptic carnivores. Journal of Wildlife Management 73 (3): 433-441.
- BARQUEZ, R.M.; M.M. DÍAZ y R.A. OJEDA. 2006. Mamíferos de Argentina. Sistemática y Distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Argentina. 359 pp.
- BARRETT, R.H. 1978. The Feral hogs on the Dye Creek Ranch, California. Hilgardia 46 (9): 281-346.

- BARRETT, R.H. 1982. Habitat preferences of Feral hogs, deer, and cattle on a Sierra Foothill Range. *Journal of Range Management* 35 (3): 342-346.
- BARRETO, G.R.; O.E. HERNANDEZ y J. OJASTI. 1997. Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology* 241, 279-284.
- BAUBET, E.T.; C. BONENFANT y S. BRANDT. 2004. Diet of the Wild boar in the French Alps. *Galemys* 16: 101-113.
- BECK, H. 2005. Seed predation and dispersal by Peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a Review and Synthesis. Pp: 77-115. En: *Seed Fate. Predation, dispersal and seedling establishment*. Forget, P.M.; J.E. Lambert; P.E. Hulme y S.B. Vander Wall (eds.). CABI Publishing, UK.
- BELDEN, R.C. y M.R. PELTON. 1975. European wild hogs rooting in the mountains of East Tennessee. *Proc. Southeast Assoc. Game and Fish Comm.* 29: 665-671.
- BERTOLOTTO, E. 2010. Behavioural ecology of Wild Boar (*Sus scrofa*) in an Apennine environment. Tesis doctoral, Univerisdad de Sassari, Italia.
- BIEBER, C. y T. RUFF. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: Ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology* 42: 1203-1213.
- BIGLER, W.J. 1974. Seasonal Movements and Activity Patterns of the Collared Peccary. *Journal of Mammalogy* 55 (4): 851-855.
- BISIGATO, A.J.; P.E. VILLAGRA; J.O. ARES y B.E. ROSSI. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73: 182-191.
- BOITANI, L.; L. MATTEI; D. NONIS y F. CORSI. 1994. Spatial and activity patterns of Wild boars in Tuscany, Italy. *Journal of Mammalogy* 75 (3): 600-612.
- BONINO, N. 1995. Introduced mammals in Patagonia, southern Argentina: Consequences, problems, and management considerations. Pp: 406-409. En:

- Integrating people and wildlife for a sustainable future. Bissonette, J.A. y P.R. Krausman (eds.). The Wildlife Society, Bethesda, Md, USA.
- BONINO, N.; A. SBRILLER; M.M. MANACORDA y F. LAROSA. 1997. Food partitioning between the Mara (*Dolichotis patagonum*) and the Introduced Hare (*Lepus europaeus*) in the Monte Desert, Argentina. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 32: 129-134.
- BONINO, N. y R.C. SORIGUER. 2004. Distribución actual y dispersión del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en Mendoza, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 11 (2): 237-241.
- BONINO, N. y L. BORRELLI. 2006. Variación estacional en la dieta del conejo silvestre europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en la región andina de Neuquén, Argentina. *Ecología Austral* 16: 7-13.
- BOWERS, M.A. 1995. Use of space and habitats by the eastern chipmunk, *Tamias stratus*. *Journal of Mammalogy*, 76: 12-21.
- BRAGG, C.J.; J.D. DONALDSON y P.G. RYAN. 2005. Density of Cape porcupines in a semi-arid environment and their impact on soil turnover and related ecosystem processes. *Journal of Arid Environments* 61: 261-275.
- BRATTON, S.P. 1974. The effect of the European Wild boar (*Sus scrofa*) on the high-elevation vernal flora in Great Smoky Mountains National Park. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 101 (4): 198-206.
- BRATTON, S.P. 1975. The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on Gray Beech Forest in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 56: 1356-1366.
- BRAUN, R.H. Y R.J. CANDIA. 1980. Poder calorífico y contenidos de nitrógeno y carbono de componentes del algarrobal de Ñacuñán, Mendoza. *Deserta* 6: 91-99.
- BRAZA, F.; F. ALVAREZ; R. GELDOF y H. BYLOO. 1984. Desplazamientos de ungulados silvestres a través de una zona de ecotono en Doñana. *Acta Vertebrata* 11 (2): 275-287.

- BROWN, J.H.; D. DAVIDSON y O.J. REICHMAN. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 210-227.
- BROWN, J.H. 1989. Patterns, models and extents of invasions by vertebrates. Pp: 85-109. En: *Biological Invasions: a Global Perspective*. SCOPE 37: Drake, J.A.; H. A. Mooney; F. di Castri; R.H. Groves; F.J. Kruger; M. Rejmánek y M. Williamsom (eds.). John Wiley and Sons Ltd. Chichester.
- BYERS, J.A. y M. BEKOFF. 1981. Social, spacing, and cooperative behavior of the Collared peccary, *Tayassu tajacu*. *Journal of Mammalogy* 62 (4): 767-785.
- BYERS, J.A. 1983. Social interactions of juvenile Collared peccaries, *Tayassu tajacu* (Mammalia: Artiodactyla). *Journal of Zoology, London* 201: 83-96.
- BYERS, C.R.; R.K. STEINHORST y P.R. KRAUSMAN. 1984. Clarification of a Technique for Analysis of Utilization-Availability Data. *Journal of Wildlife Management* 48 (3): 1050-1053.
- BYERS, J.E.; S. REICHARD; J.M. RANDALL; I.M. PARKER; C.S. SMITH; W.M. LONSDALE; I.A.E. ATKINSON; T.R. SEASTEDT; M. WILLIAMSON; E. CHORNESKY y D. HAYES. 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology* 16 (3): 630-640.
- CALEY, P. 1995. Movements, activity patterns and habitat use of Feral pigs (*Sus scrofa*) in a Tropical Habitat. *Wildlife Research* 24: 77-87.
- CAMPOS, C.M. y R.A. OJEDA. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35: 707-714.
- CAMPBELL, D.J. y M.R. RUDGE. 1984. Vegetation changes induced over ten years by goats and pigs at Port Ross, Auckland Islands (Subantartic). *New Zealand Journal of Ecology* 7: 103-118.
- CAMPBELL, T.A. y D.B. LONG. 2009. Feral swine damage and damage management in forested ecosystems. *Forest Ecology and Management* 257: 2319-2326.

- CANDIA, R.J. 1980. Aspectos ecológicos de *Sphaeralcea miniata* (Cav.) Spach. *Deserta* 6: 101-111.
- CARRERA, A.; M. MAZZARINO; M. BERTILLER; H. Del VALLE y E. CARRETERO. 2009. Plant impacts on nitrogen and carbon cycling in the Monte Phytogeographical Province, Argentina. *Journal of Arid Environment* 73: 192-201.
- CHANETON, E.J.; S.B. PERELMAN; M. OMACINI y R.J.C. LEON. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- CHEN, X.; C.R. DICKMAN y M.B. THOMPSON. 1998. Diet of Mulgara, *Dasyercus cristicauda* (Marsupialia: Dasyuridae), in the Simpson Desert, central Australia. *Wildlife Research* 25: 233-244.
- CHEW, M.K. 2006. Ending with Elton preludes to invasion biology. Tesis doctoral. Arizona State University. 324 pp.
- CHURCHFIELD, S. 1982. Food availability and diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain. *Journal of Animal Ecology* 51: 15-28.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. 1975. The desert as a habitat. . Pp: 1-14. En: Rodents in desert environments. Prakash, I. y P.K. Ghosh (eds.) Dr. W. Junk b.v. Publishers The Hague.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1988. Lifetime reproductive success. University of Chicago Press, Chicago.
- COBLENTZ, B.E. y D.W. BABER. 1987. Biology and control of Feral pigs on Isla Santiago, Galapagos, Ecuador. *Journal of Applied Ecology* 24 (2): 403-418.
- COLLINS, S.L. y S.C. BARBER. 1985. Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Vegetatio* 64: 87-94
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

- CORN, L.J. y R.J. WARREN. 1895. Seasonal food habits of the Collared peccary in South Texas. *Journal of Mammalogy* 66 (1): 155-159.
- CRAMER, M.J. y M.R. WILLIG. 2002. Habitat heterogeneity, habitat associations, and rodent species diversity in a sand-shinnery-oak landscape. *Journal of Mammalogy* 83: 743-753.
- CRAWLEY, M. J. 1993. *GLM for Ecologists*. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications. 379 pp.
- CROOKS, J. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.
- CUEVAS, M.F. ; A. NOVILLO; C. CAMPOS; M.A. DACAR y R.A. OJEDA. 2010. Food habits and impact of rooting behavior of the invasive Wild boar, *Sus scrofa*, in a protected area of the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environment* 74: 1582-1585.
- CUSHMAN, H.J.; T.A. TIERNEY y J.M. HINDS. 2004. Variable effects of feral pig disturbances on native and exotic plants in a California grassland. *Ecological Applications* 14 (6): 1746-1756.
- DACAR, M.A. y S.M. GIANNONI. 2001. A simple method for preparing reference slides of seed. *Journal of Range Management* 54:191-193.
- DACIUK, J. 1978. Estado actual de las especies de mamíferos introducidos en la Subregión Araucana (Rep. Argentina) y grado de coacción ejercido en algunos ecosistemas surcordilleranos. *Anales de Parques Nacionales* 14:105-130.
- DANELL, K.; R.BERGSTRÖM; P. DUNCAN y J. PASTOR. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press, UK.
- D'ANTONIO, C.M. y P.M. VITOUSEK. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87.

- DARDAILLON, M. 1986. Seasonal variations in habitat selection and spatial distribution of wild boar (*Sus scrofa*) in the Camargue, Southern France. *Behavioural Processes* 13: 251-268.
- DAVID, W.B. y D.J. SCHMIDLY. 1997. *The Mammals of Texas*. Online Edition. Texas tech University, USA.
- DE ANGELO, C.; A. PAVIOLO; Y. Di BLANCO y M. Di BITETTI. 2008. *Guía de Huellas de los mamíferos de Misiones y otras áreas del Subtrópico de Argentina*. Ediciones del Subtrópico, Argentina. 120 pp.
- DEXTER, N. 1998. The influence of pasture distribution and temperature on habitat selection by Feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 25:547-549.
- DEXTER, N. 2003. The influence of pasture distribution, and temperature on adult body weight of Feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 30: 75-79.
- DÖBEREINER, J. 1995. Isolation and identification of aerobic nitrogen fixing bacteria from soil and plants. Pp. 134-141. En: *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Alef, K. y P. Nannipieri (eds.), Academic Press, London, United Kingdom.
- DURIO, P.; D. FOGLIATO; A. PERRONE y N. TESSARIN. 1995. The autumn diet of the wild boar (*Sus scrofa*) in an Alpine valley. Preliminary results. *IBEX* 3: 180-183.
- EISENBERG, J.F. y M. LOCKHART. 1972. *An Ecological Reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon*. Smithsonian Contributions to Zoology 101: 1-118.
- ELTON, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by animals and plants*. The University of Chicago Press. Chapman & Hall. 181 pp.
- ENGEMAN, R.M.; B.U. CONSTANTIN; S.A. SHWIFF; H.T. SMITH; J. WOOLARD; J. ALLEN y J. DUNLAP. 2007. Adaptive and economic management methods for feral hog control in Florida. *Human-Wildlife Conflicts* 1 (2):178-185.

- ERIKSSON, O. y M. PETROV. 1995. Wild boars (*Sus scrofa* L.) around Chernobyl, Ukraine. Seasonal feed choice in an environment under transition. A baseline study. IBEX 3: 171-173.
- ESTRELLA, H.; J. BOSHOVEN y M. TOGNETTI. 2001. Características del clima regional y de la Reserva de Ñacuñán. Pp: 25-33. En: El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Claver, S. y S. Roig-Juñent (eds). IADIZA, MAB, UNESCO. Ed. Triunfar. Argentina.
- FALKENBERG, J.C. y J.A. CLARKE. 1998. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks. Journal of Mammalogy 79: 558–568.
- FERNÁNDEZ-LLARIO, P. 2004. Environmental correlates of nest site selection by wild boar *Sus scrofa*. Acta Theriologica 49 (3): 383–392.
- FERNÁNDEZ-LLARIO, P. y P. MATEOS-QUESADA. 2005. Influence of rainfall on the breeding biology of Wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean ecosystem. Folia Zool. – 54(3): 240–248.
- FINLAYSON, G.R.; E.M. VIEIRA; D. PRIDDEL; R. WHEELER; J. BENTLEY y C.R. DICKMAN. 2008. Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: A case study using medium-sized marsupials. Biological Conservation 141: 320-331.
- FONSECA, C. 2008. Winter habitat selection by Wild boar *Sus scrofa* in southeastern Poland. European Journal of Wildlife research 54: 361-366.
- FORDHAM, D.; A. GEORGES; B. COREY y B.W. BROOK. 2006. Feral pig predation threatens the indigenous harvest and local persistence of snake-necked turtles in northern Australia. Biological Conservation 133: 379-388.
- FOURNIER-CHAMBRILLON, Ch.; D. MAILLARD y P. FOURNIER. 1995. Diet of the Wild boar (*Sus scrofa* L.) inhabiting the Montpellier Garrigue. IBEX 3: 174-179.

- FREEMARK, K.; D. BERT y M. VILLARD. 2002. Patch-, Landscape-, and Regional-Scale effects on biota. Pp: 58-83. En: *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Gutzwiller, K.J. (ed.). Springer-Verlag, New York, USA.
- GABOR, T.M.; E.C. HELLGREN y N.J. SILVY. 1997. Renal morphology of sympatric suiforms implications for competition. *Journal of Mammalogy* 78 (4): 1089-1095.
- GARI-TOUSSAINT, M.; N. TIEULIE; J.L. BALDIN; J. DUPOUY-CAMET; P. DELAUNAY; J.G. FUZIBET; Y. Le FICHOUX; E. POZIO y P. MARTY. 2005. Human trichinellosis due to *Trichinella britovi* in southern France after consumption of frozen wild boar meat. *Eurosurveillance* 10: 117-8.
- GARSHELIS, D.L. 2000. Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection, and importance. Pp: 111-164. En: *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Boitani, L. y T.K. Fuller (eds.). Columbia University Press, New York.
- GEISSER, H. y H.U. REYER. 2005. The influence of food and temperature on population density of Wild boar *Sus scrofa* in the Thurgau (Switzerland). *Journal of Zoology (London)* 267: 89-96.
- GENARD, M. y F. LESCOURRET. 1985. Le sanglier (*Sus scrofa scrofa* L.) et les diaspores dans le Sud de la France. *Revue d'Ecologie : la Terre et la Vie* 40: 343-353.
- GETHÖFFER, F.; G. SODEIKAT y K. POHLMAYER. 2007. Reproductive parameters of wild boar (*Sus scrofa*) in three different parts of Germany. *European Journal of Wildlife Research* 53: 287-297.
- GIMÉNEZ-ANAYA, A.; J. HERRERO; C. ROSELL; S. COUTO y A. GARCÍA-SERRANO. 2008. Food habits of wild boars (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal wetland. *Wetlands* 28 (1): 197-203.
- GÓMEZ, J.M.; D. GARCÍA y R. ZAMORA. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling- predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.

- GOMPPER, M.E.; R.W. KAYS; J.C. RAY; S.D. LAPOINT; D.A. BOGAN y J.R. CRYAN. 2006. A comparison of noninvasive techniques to survey carnivore communities in Northeastern North America. *Wildlife Society Bulletin* 34 (4): 1142-1151.
- GREEN, M.C.; L.A. HARVESON y L.E. LOOMIS. 2001. Habitat selection by Collared peccaries in Trans-Pecos Texas. *The Southern Naturalist* 46 (2): 246-251.
- GRIGERA, D.E. y E.H. RAPOPORT. 1983. Status and distribution of the European hare in South America. *Journal of Mammalogy* 64 (1): 163-166.
- GRUBB, P. y C.P.GROVES. 1993. The Collared Peccary (*Tayassu tajacu*). Pp: 7-13. En: Pigs, Peccaries and Hippos. Status Survey and conservation Action Plan. Oliver, W.L.R. (ed.). IUCN/SSC Pigs and Peccaries Specialist Group and IUCN/SSC Hippo Specialist Group.
- GRUBB, P. 2005. Order Artiodactyla. Pp. 637-722. En: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. D.E. Wilson y D.M. Reeder (eds.). 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- GUEVARA, J.C.; O.R. ESTEVEZ; J.H. SILVA y A. MARCHI. 1991. Adequacy of native range grasses to meet protein and energy beef cow requirements in the plain of Mendoza, Argentina. Pp: 696-699. En: *Proceedings of the Fourth International Rangeland Congress*. Gaston, A.; M. Kernick y H.N. Le Houérou (eds). Montpellier, France CIRAD (SCIST).
- HAYES, R.; S. RIFFTELL; R. MINNIS y B. HOLDER. 2009. Survival and habitat use of feral hogs in Mississippi. *Southeastern Naturalist* 8 (3): 411-426.
- HEINKEN, T.; M. SCHMIDTB; G. VON OHEIMBC; W. KRIEBITZSCHD y H. ELLENBERGD. 2006. Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic and Applied Ecology* 7: 31-44.
- HENLEY, S.R. y D. WARD. 2006. An evaluation of diet quality in two desert ungulates exposed to hyper-arid conditions. *African Journal of Range and Forage Science* 23(3): 185-190.

- HELLMANN, J.J.; J.E. BYERS; B.G. BIERWAGEN y J.S. DUKES. 2008. Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conservation Biology* 22 (3): 534-543.
- HERRERO, J.; A. GARCÍA-SERRANO; S. COUTO; V.M. ORTUÑO y R. GARCÍA-GONZÁLEZ. 2006. Diet of Wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *European Journal of Wildlife Research* 52: 245-250.
- HERRERO, J.; A. GARCÍA-SERRANO y R. GARCÍA-GONZÁLEZ. 2008. Reproductive and demographic parameters in two Iberian wild boar *Sus scrofa* populations. *Acta Theriologica* 53 (4): 355-364.
- HERRICK, J.E.; J.W. VAN ZEE; K.M. HAVSTAD; L.M. BURKETT y W.G. WHITFORD. 2005. Monitoring manual for grassland, shrubland, and savanna ecosystems. Volume II: Design, supplementary methods, and interpretation. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- HOBBS, R.J. y L.F. HUENNEKE. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- HOBBS, R.J. 2001. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in Southwestern Australia. *Conservation Biology* 15 (6): 1522-1528.
- HOLMGREN, M. 2002. Exotic herbivores as drivers of plant invasion and switch to ecosystem alternative status. *Biological invasions* 4: 25-33.
- HOLECHEK, J.L. y B.D. GROSS. 1982. Evaluation of different calculation procedures for microhistological analysis. *Journal of Range Management* 35: 721-3.
- HONDA, T. 2009. Environmental factors affecting the distribution of the wild boar, sika deer, Asiatic black bear and Japanese macaque in central Japan, with implications for human-wildlife conflict. *Mammal study* 34: 107-116.
- HONE, J. 1988. Feral pig rooting in a mountain forest and woodland: Distribution, abundance and relationships with environmental. *Australian Journal of Ecology* 13: 393-400.

- HOWE, T.D. y S.P. BRATTON. 1976. Winter rooting activity of the European Wild Boar in the Great Smoky Mountains National Park. *Castanea* 41 (3): 256-264.
- HOWE, T.D.; F.J. SINGER y B.B. ACKERMAN. 1981. Forage relationships of European Wild boar invading northern hardwood forest. *Journal of Wildlife Management* 45 (3): 748-754.
- HUSTON, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- HUTCHESON, K. 1970. A test comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal Theoretical Biology* 29: 151-154.
- IACOLINA, L.; M. SCNADURA; P. BONGI y M. APOLLONIO. 2009. Nonkin associations in wild boar social units. *Journal of Mammalogy* 90 (3): 666-674.
- ICKES, K.; S.J. DEWALT y S. APPANAH. 2001. Effects of native pigs (*Sus scrofa*) on woody understory vegetation in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 191-206.
- ICKES, K.; C.J. PACIOREK y S.C. THOMAS. 2005. Impacts of nest construction by native pigs (*Sus scrofa*) on Lowland Malaysian Rain Forest Saplings. *Ecology* 86 (6): 1540-1547.
- ILSE, L.M. y E.C. HELLGREN. 1995. Resource partitioning in sympatric populations of Collared peccaries and Feral hogs in Southern Texas. *Journal of Mammalogy* 76 (3): 784-799.
- IRIZAR, I.; N.A. LASKURAIN y J. HERRERO. 2004. Wild boar frugivory in the Atlantic Basque country. *Galemys* 16: 125-133.
- JAKSIC, F.M. 1998. Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1427-1445.
- JAKSIC, F.M.; J.A. IRIARTE; J.E. JIMENEZ y D.R. MARTINEZ. 2002. Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. *Biological Invasions* 4: 157-173.

- JEDRZEJEWSKA, B.; W. JEDRZEJEWSKI; A.N. BUNEVICH; L. MILKOWSKI y Z.A. KRASINSKI. 1997. Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. *Acta Theriologica* 42 (4): 399-451.
- JESCHKE, J.M. y D.L. STRAYER. 2005. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *PNAS* 102 (20): 7198-7202.
- JETZ, W.; C. CARBONE; J. FULFORD y J.H. BROWN. 2004. The scaling of animal space use. *Science* 36: 266-268.
- JOHNSON, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61 (1): 65-71.
- JONES, C.G.; J.H. LAWTON y M. SHACHAK. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *OIKOS* 69:373-386.
- KEENEY, D. y D. NELSON. 1982. Nitrogen inorganic forms. Pp: 643-698. En: *Methods of soil analysis. Chemical and microbiological properties, vol. 2.* Page, A.L.; R. Miller y D. Keeney (eds.). American Society of Agronomy and Soil Science, Madison, WI.
- KOTANEN, P. 1995. Responses of vegetation to a changing regime of disturbance: effects of feral pigs in a Californian coastal prairie. *Ecography* 18: 190-199.
- KOTANEN, P. 1996. Revegetation following soil disturbance in a California meadow: the role of propagule supply. *Oecologia* 108: 652-662.
- KRUUK, H. y T. PARISH. 1981. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 50: 773-788.
- LABRAGA, J.C. y R. VILLALBA. 2009. Climate in the Monte Desert: Past trends, present conditions and future projections. *Journal of Arid Environments* 73: 154-163.

- LAW, B.S. 2001. The diet of the Common Blossom Bat (*Syconycteris australis*) in upland tropical rainforest and the importance of riparian areas. *Wildlife Research* 28: 619-626.
- LEINER, N.O. y W.R. SILVA. 2007. Seasonal variation in the diet of Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 88: 158-164.
- LIZARRALDE, M.S. y J.M. ESCOBAR. 2000. Mamíferos exóticos en la Tierra del Fuego. *Ciencia Hoy* 10 (56): 52-63.
- LONG, J.L. 2003. Introduced mammals of the world: Their history, distribution and influence. CABI Publishing, United Kingdom. CSIRO Publishing, Australia. 589 pp.
- LOCKWOOD, J.L.; M.F. HOOPES y M.P. MARCHETTI. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford. 304 pp.
- LÓPEZ-CORTÉS, F.; A. CORTÉS; E. MIRANDA y J.R. RAU. 2007. Dietas de *Abrothrix andinus*, *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) y *Lepus europaeus* (Lagomorpha) en un ambiente altoandino de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 3-12.
- LORCH, H.J.; G. BENCKIESER y J.C.G. OTTOW. 1995. Basic methods for counting microorganisms in soil and water. Pp. 146-161. En: *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Alef, K. y P. Nannipieri (eds.). Academic Press, London, United Kingdom.
- LOWE S., M. BROWNE; S. BOUDJELAS y M. De POORTER. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). 12 pp.
- LYNES, B.C. y S.D. CAMPBELL. 2000. Germination and viability of mesquite (*Prosopis pallida*) seed following ingestion and excretion by feral pigs (*Sus scrofa*). *Tropical Grasslands* 34: 125-128.

- MACK, M.C. y C.M. D'ANTONIO. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *TREE* 13 (5): 195-198.
- MACK, R.N.; D. SIMBERLOFF; W M. LONSDALE; H. EVANS; M. CLOUT y F. BAZZAZ. 2000. Invasiones Biológicas: Causas, Epidemiología, Consecuencias Globales y Control. *Tópicos en Ecología* 5: 2-20.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princenton University Press. Princenton, New Jersey. 179 pp.
- MANLY, B.F.J.; L.L. McDONALD y D.L. THOMAS. 2002. *Resource selection by animals- Statistical design and analysis for field studies*. Chapman & Hall. Second edition. London. 177 pp.
- MAPSTON, M.E. 2004. *Feral hogs in Texas*. Texas Cooperative Extension, Publication B-6149, College Station, TX, USA.
- MARES, M.A.; F.A. Enders; J.M. Kingsolver; J.L. Neff y B.B. Simpson. 1977. *Prosopis* as a niche component. Pp: 123-149. En: *Mesquite: its biology in two desert ecosystems*. Simpson, B.B. (ed.). Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania.
- MARES, M.A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian Biodiversity. *Science* 255: 976-979.
- MARKOVCHICK-NICHOLLS, L.; H.M REGAN; D.H. DEUTSCHMAN; A. WIDYANATA; B. MARTIN; L. NOREKE y T.A. HUNT. 2008. Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. *Conservation Biology* 22 (1): 99-109.
- MARTINS, E.G.; V. BONATO; A. PINHEIRO y S.F. DOS REIS. 2006. Variation in the food-niche width of *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a cerrado remnant in south-eastern Brazil. *Mammalian Biology* 71: 304-308.
- MARTINS, E.G.; M.S. ARAÚJO; V. BONATO y S.F. DOS REIS. 2008. Sex and season affect individual-level diet variation in the Neotropical marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica* 40: 132-135.

- MASSEI, G.; P.V. GENOV y B.W. STAINES. 1996. Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area. *Acta Theriologica* 41: 307-320.
- McCONWAY, K.L.; M.C. JONES y P.C. TAYLOR. 1999. *Statistical Modelling using Genstat*. University of Hertfordshire. Oxford University Press, New York.
- McDOUGALL, L. 1997. *The tracks, signs, and habits of North American wildlife*. MJF Books, New York, USA. 285 pp.
- McILROY, J.C. 1989. Aspects of the ecology of Feral pigs (*Sus scrofa*) in the Murchison area, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 12: 11-22.
- McNAB, B.K. 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A view from energetics*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- MENCHARI, A. 1968. Transmission to man of *Cysticercus bovis* and *Cysticercus cellulosae* of the Wild boar. Prophylactic measures. *Tunis Med* 46 (1):69-73.
- MERIGGI, A. y O. SACCHI. 2000. Habitat requirements of wild boars in the northern Apennines (N Italy): a multi-level approach. *Italian Journal of Zoology* 68:47-55.
- MERINO, M.L. y B.N. CARPINETTI. 2003. Feral pig *Sus scrofa* population estimates in Bahía Samborombón Conservation Area, Buenos Aires province, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 10 (2): 269-275.
- MITCHELL, J. 1998. The effectiveness of aerial baiting for control of Feral pigs (*Sus scrofa*) in North Queensland. *Wildlife Research* 25: 297-303.
- MITCHELL, J.; W. DORNEY; R. MAYER y J. McILROY. 2007. Spatial and temporal patterns of feral pig diggings in rainforest of north Queensland. *Wildlife Research* 34: 597-602.
- MOHR, D.; L.W. COHNSTAEDT y W. TOPP. 2005. Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 693-700.

- MOODY, A. y J.A. JONES. 2000. Soil response to canopy position and feral pig disturbance beneath *Quercus agrifolia* on Santa Cruz Island, California. *Applied Soil Ecology* 14: 269-281.
- MORELLO, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 1-155.
- MORGAN, C.A.; B.L. NIELSEN; A.B. LAWRENCE y M.T. MENDEL. 1999. Describing the Social Environment and its Effects on Food Intake and Growth. Pp: 99-126. En: *A quantitative biology of the pig*. Kyriazakis, I. (ed.). CABI Publishing, London, UK.
- MORRIS, D. W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68 (2): 362-369.
- MORRIS, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13.
- MOURA, M.C.; A.C. CAPARELLI; S.R. FREITAS y M.V. VIEIRA. 2005. Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21: 337-342.
- NAVAS, J.A. 1987. Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Serie Zoología*, XIV: 7-38.
- NELSON, D.W. y L.E. SOMMERS. 1982. Total carbon, organic carbon and organic matter. Pp. 539-580. En: *Methods of soil analysis. Chemical and microbiological properties*, vol. 2. Page, A.L.; R. Miller y D. Keeney (eds.). American Society of Agronomy and Soil Science, Madison, WI.
- NEU, C.W.; C. RANDALL BYERS y J.M. PEEK. 1974. A Technique for Analysis of Utilization-Availability Data. *Journal of Wildlife Management* 38 (3): 541-545.
- NEWTON, I. 1989. *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press, London.
- NOBLET, J. y J.M. PÉREZ. 1993. Prediction of digestibility of nutrients and energy values of pig diets from chemical analysis. *Journal of Animal Science* 71: 3389-3398.

- NOVARO, A.J.; A.F. CAPURRO; A. TRAVAINI; M.C. FUNES y J.E. RABINOVICH. 1992. Pellet-count sampling based on spatial distribution: a case study of the European hare in Patagonia. *Ecología Austral* 2:11-18.
- NOVILLO, A. y R.A. OJEDA. 2008. The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions* 10 (8) : 1333-1344.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.
- OJEDA, R.A.; C.E. BORGHI y V.G. ROIG. 2002. Mamíferos de Argentina. Pp: 23-63. En: *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. Ceballos, G. y J. Simonetti (eds.). CONABIO-UNAM, México, D.F.
- OJEDA, R.A.; C.M. CAMPOS; J.M. GONNET; C.E. BORGHI y V.G. ROIG. 1998. The MaB Reserve of Ñacuñán, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome. *Journal of Arid Environments* 39: 299-313.
- OLDELBURG, P.W.; P.J. ETTESTAD; W.E. GRANT y E. DAVIS. 1985. Structure of Collared peccary herds in South Texas: Spatial and temporal dispersion of herd members. *Journal of Mammalogy* 66 (4): 764-770.
- OLIVER, W.L.R.; I.L. BRISBIN Jr. y S. TAKAHASHI. 1993. The Eurasian Wild Pig (*Sus scrofa*). Pp: 112-121. En: *Pigs, Peccaries and Hippos. Status Survey and conservation Action Plan*. Oliver, W.L.R. (ed.). IUCN/SSC Pigs and Peccaries Specialist Group and IUCN/SSC Hippo Specialist Group.
- OSTFELD, R.S. y F. KEESING. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *TREE* 15 (6): 232-237.
- PARTRIDGE, L. 1978. Habitat selection. Pp: 351-376. En: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Krebs, J.R. y N.B. Davies (eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PASSERA, C.B.; A.D. DALMASSO y O. BORSETTO. 1983. Método de Point Quadrat Modificado. Taller sobre arbustos forrajeros. Mendoza .FAO, IADIZA. pp: 135-151.

- PÉREZ CARUSI, L.C.; M.S. BEADE; F. MIÑARRO; A.R. VILA; M. GIMÉNEZ-DIXON y D.N. BILENCA. 2009. Relaciones espaciales y numéricas entre venados de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus celer*) y chanchos cimarrones (*Sus scrofa*) en el Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Argentina. *Ecología Austral* 19: 63-71.
- PEROVIC, P. y M. HERRAN. 1998. Distribución del jaguar (*Panthera onca*) en las provincias de Jujuy y Salta, Noroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 5 (1): 47-52.
- PESCADOR, M.; J. SANGUINETTI; H. PASTORE y S. PERIS. 2009. Expansion of the introduced wild boar (*Sus scrofa*) in the Andean region, Argentinean Patagonia. *Galemys* 21: 121-132.
- PIMENTEL, D.; L. LACH; R. ZUNIGA y D. MORRISON. 2000. Environmental and economic costs associated with non-indigenous species in the United States. *BioScience* 50 (1): 53-65.
- PIMENTEL, D.; S. McNAIR; J. JANECKA; J. WIGHTMAN; C. SIMMONDS; C. O'CONNELL; E. WONG; L. RUSSEL; J. ZEM; T. AQUINO y T. TSOMONDO. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20.
- PINNA, W.; G. NIEDDU; G. MONIELLO y G. CAPPALÀ. 2007. Vegetable and animal food sort found in the gastric content of Sardinian Wild Boar (*Sus scrofa meridionalis*). *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* 91: 252-255.
- POLIS, G.A. 1995. Desert communities: an overview of patterns and processes. Pp: 1-26. En: *The ecology of desert communities*. Polis, G.A. (ed.). University of Arizona, Arizona, USA.
- PULLIAM, H.R. 1980. Do chipping sparrows forage optimally? *Ardea* 68: 75-82.
- RICHARDSON, D.M.; P. PYSEK; M. REJMÁNEK; M.G. BARBOUR; F.D. PANETTA y C.J. WEST. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.

- RISCH, A.C.; S. WIRTHNER; M.D. BUSSE; D.S. PAGE-DUMROESE y M. SCHÜTZ. 2010. Grubbing by wild boar (*Sus scrofa*) and its impact on hardwood forest soil CO₂ emissions in Switzerland. *Oecologia* 164: 773-784.
- ROBINSON, J.G. y J.F. EIDENBERG. 1985. Group size and foraging habits of the Collared peccary *Tayassu tajacu*. *Journal of Mammalogy* 66 (1): 153-155.
- ROIG, V. 1971. La Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta* 1: 21-239.
- ROIG, F.A. y B. ROSSI. 2001. Flora y vegetación. Pp: 41-75. En: El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Claver, S. y S. Roig-Juñent (eds.). IADIZA, MAB, UNESCO. Ed. Triunfar. Argentina.
- ROIG, F.A.; S. ROIG-JUÑENT y V. CORBALÁN. 2009. Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 73: 164-172.
- ROIG-JUÑENT, S.; S. CLAVER; S. LAGOS y G. DEBANDI. 2001. Los artrópodos de la Reserva. Pp: 111-121. En: El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Claver, S. y S. Roig-Juñent (eds). IADIZA, MAB, UNESCO. Ed. Triunfar. Argentina.
- ROOT, T.L.; J.T. PRICE; K.R. HALL; S.H. SCHNEIDER; C. ROSENZWEIG y J.A. POUNDS. 2003. Fingerprints of global warming on animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- ROSELL, C.; P. FERNÁNDEZ-LLARIO y J. HERRERO. 2001. El Jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). *Galemys* 13 (2): 1-25.
- ROSSI, B.E. 2004. Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.
- ROSSI, C.A.; M. DE LEÓN; G.L. GONZÁLEZ; P. CHAGRA DIB y A.M. PEREYRA. 2008. Composición química, contenido de polifenoles totales y valor nutritivo en especies de ramoneo del sistema silvopastoril del Chaco árido argentino. *Zootecnia Tropical* 26 (2): 105-115.

- RUDGE, M.R. 1976. A note on the food of Feral pigs (*Sus scrofa*) of Auckland Island. Proceedings of the New Zealand Ecological Society 23: 83-84.
- RUNDEL, P.W., P.E. VILLAGRA, M.O. DILLON, S. ROIG-JUÑENT y G. DEBANDI. 2007. Arid and semi-arid ecosystems. Pp. 158-183. En: The physical Geography of South America. Veblen, T.T., K Young y A.E. Orme (eds.). Oxford University Press.
- SAHLSTEN, J. 2001. The Wild boars (*Sus scrofa*): choice and spatial distribution of rubbing trees in a boreal-nemoral forest. Uppsala 63: 1-33.
- SALE, M.G.; S.J. WARD y J.P.Y. ARNOULD. 2006. Aspects of the ecology of swamp antechinus (*Antechinus minimus maritimus*) on a Bass Strait island. Wildlife Research 33: 215-221.
- SANGUINETTI, J. y T. KITZBERGER. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. Biological Invasions 12: 689-706.
- SAUNDERS, G. y S. McLEOD. 1999. Predicting home range size from the body mass or population densities of feral pigs, *Sus scrofa* (Artiodactyla: Suidae). Australian Journal of Ecology 24: 538-543.
- SAX, D.F.; J.J. STACHOWICZ, J.H. BROWN; J.F. BRUNO; M.N. DAWSON; S.D. GAINES; R.K. GROSBERG; A. HASTINGS; R.D. HOLT; M.M. MAYFIELD; M.I. O'CONNOR y W.R. RICE. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. TRENDS in Ecology and Evolution 22 (9): 465-471.
- SCANDURA, M.; L. IACOLINA y M. APOLLONIO. 2011. Genetic diversity in the European wild boar *Sus scrofa*: phylogeography, population structure and wild x domestic hybridization. Mammal Review 41: 125-137.
- SCHLEY, L. y T.J. ROPER. 2003. Diet of wild boar, *Sus scrofa*, in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. Mammal Review 33: 43-56.

- SCILLITANI, L.; A. MONACO y S. TOSO. 2009. Do intensive drive hunts affect wild boar (*Sus scrofa*) spatial behaviour in Italy? Some evidences and management implications. *European Journal of Wildlife Research* 56 (3): 307-318.
- SEWARD, N.W.; K.C. VerCAUTEREN; G.W. WITMER y R.M. ENGEMAN. 2004. Feral swine impacts on agriculture and the environment. *Sheep & Goat Research Journal* 19: 34-40.
- SHERROD, S.K. y T.R. SEASTEDT. 2001. Effects of the northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*) on alpine soil characteristics, Niwot Ridge, CO. *Biogeochemistry* 55: 195-218.
- SIBLY, R.M. 1981. Strategies in digestion and defecation. Pp: 109-139. En: *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. Townsend, C.R. y P. Calow (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- SIH, A. 1993. Effects of ecological interactions on forager diets: competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. Pp. 182-211. En: *Diet Selection: An Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*. Hughes, R.N. (ed.). Blackwell Science, Oxford.
- SIH, A. y B. CHRISTENSEN. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour* 61: 379-390.
- SILVA COLOMER, J.H.; J.C. GUEVARA; A. MARCHI; O.R. ESTEVEZ y C.R. STASI. 1991. Native grasses and the nutrition of the breeding cow in the arid plain of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 20: 113-118.
- SIMBERLOFF, D.; M.A. RELVA y M. NUÑEZ. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions* 4: 35-53.
- SIMBERLOFF, D.; M.A. RELVA y M. NUÑEZ. 2003. Introduced Species and Management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environmental Management* 31 (2): 263-275.

- SIMBERLOFF, D.; I. PARKER y P.N. WINDLE. 2005. Introduced species policy, management, and future research needs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3 (1): 12-20.
- SINCLAIR, R.E.; J.M. FRYXELL y G. CAUGHLEY. 2001. *Wildlife ecology, conservation, and management*. Second edition. Blackwell Publishing, USA.
- SINGER, F.J.; D.K. OTTO; A.R. TIPTON y C.P. HABLE. 1981. Home ranges, movements, and habitat use of European wild boar in Tennessee. *Journal of Wildlife Management* 45 (2): 343-353.
- SINGER, F.J.; W.T. SWANK y E.E.C. CLEBSCH. 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 48 (2): 464-473.
- SKEWES, O.; R. RODRÍGUEZ y F.M. JAKSIC. 2007. Ecología trófica del jabalí europeo (*Sus scrofa*) silvestre en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 295-307.
- SOLBRIG, O.T. y P.D. CANTINO. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 56 (2): 185-210.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- STASI, C.R. y M.N. MEDERO. 1983. Estudio ecológico y bromatológico de *Pitraea cuneato-ovata* (Cav.) Caro, una especie forrajera del "Monte" mendocino y sanjuanino. *Deserta* 7: 7-11.
- STEVENS, R. 2010. *The Feral hog in Oklahoma*. Second edition. The Samuel Roberts Noble Foundation, Ardmore, Oklahoma. 24 pp.
- TAYLOR, R.B. y E.C. HELLGREN. 1997. Diet of feral hogs in the western south Texas plains. *The Southwestern Naturalist* 42 (1): 33-39.
- TAYLOR, R.B. 1999. Seasonal diets and food habits of feral swine. *Proceedings of the First National Feral Swine Conference, Texas, USA*. Pp: 58-66.

- THOMPSON, C. y C.N. CHALLIES. 1988. Diet of feral pigs in the Podocarp-tawa forests of the Urewera ranges. *New Zealand Journal of Ecology* 11: 73-78.
- TIERNEY, T.A. y J.H. CUSHMAN. 2006. Temporal changes in native and exotic vegetation and soil characteristics following disturbances by feral pigs in a California grassland. *Biological Invasions* 8: 1073-1089.
- TOGNETTI, M. y J. BOSHOVEN. 2001. Localización. Pp: 15-16. En: *El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán*. Claver, S. y S. Roig-Juñent (eds). IADIZA, MAB, UNESCO. Ed. Triunfar. Argentina.
- TOGNETTI, M.; S. CLAVER; F. VIDELA y J. GONNET. 2001. Los vertebrados de la Reserva de Ñacuñán. Pp: 109. En: *El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán*. Claver, S. y S. Roig-Juñent (eds). IADIZA, MAB, UNESCO. Ed. Triunfar. Argentina.
- VAN DEN BOSCH, S.; J.C. GUEVARA; F.M. TACCHINI y O.R. ESTEVEZ. 1997. Nutrient content of browse species in the arid rangelands of the Mendoza plain, Argentina. *Journal of Arid Environments* 37: 285-298.
- VAN HORNE, B.; R.L. SCHOOLEY y P.B. SHARPE. 1998. Influence of habitat, age, and drought on the diet of Townsend's ground squirrels. *Journal of Mammalogy* 79: 521-537.
- VÁZQUEZ, D.P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4: 175-191.
- VEBLEN, T T.; M. MERMOZ; C. MARTIN y E. RAMILO. 1989. Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in Northern Patagonia. *Journal of Applied Ecology* 26: 711-724.
- VEBLEN, T.T.; M. MERMOZ; C. MARTIN y T. KITZBERGER. 1991. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi Nacional Park, Argentina. *Conservation Biology* 6 (1): 71-83.

- VIEIRA FRAGOSO, J.M. 1999. Perception of scale and resource partitioning by Peccaries: behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy* 80 (3): 993-1003.
- VILLAGRA, P.E.; G.E. DEFOSSÉ; H.F. DEL VALLE; S. TABENI; M. ROSTAGNO; E. CESCO y E. ABRAHAM. 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73: 202-211.
- VITOUSEK, P.; C. D'ANTONIO; L. LOOPE; M. REJMANEK y R. WESTBROOKS. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.
- VITTOZ, P. y P. HAINARD. 2002. Impact of free-range pigs on mountain pastures in the Swiss Jura. *Applied Vegetation Science* 5: 247-254.
- WAINSTEIN, P. y S. GONZÁLEZ. 1963. Valor forrajero de 13 especies de *Stipa* de Mendoza. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias IX N° 1*: 3-18.
- WAINSTEIN, P. y S. GONZÁLEZ. 1971a. Valor nutritivo de plantas forrajeras del este de la provincia de Mendoza (Reserva Ecológica de Ñacuñán), I. *Deserta* 2: 67-75.
- WAINSTEIN, P. y S. GONZÁLEZ. 1971b. Valor nutritivo de plantas forrajeras del este de la provincia de Mendoza (Reserva Ecológica de Ñacuñán), II. *Deserta* 2: 77-85.
- WAINSTEIN, P.; S. GONZÁLEZ y E. REY. 1979. Valor nutritivo de plantas forrajeras de la provincia de Mendoza-III. *Cuaderno técnico IADIZA* 1: 97-108.
- WALTERS, C. 1986. *Adaptive Management of Renewable Resources*. Macmillan Publishing Company. 21 pp.
- WALTHER, G.; E. POST; E. CONVEY; A. MENZEL; C. PARMESANK; T.J.C. BEEBEE; J. FROMENTIN; O. HOEGH-GULDBERG Y F. BAIRLEIN. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- WEI, F.; Z. FENG; Z. WANG y J. HU. 2000. Habitat use and separation between the Giant Panda and the Red Panda. *Journal of Mammalogy* 81 (2): 448-455.

- WELANDER, J. 2000. Spatial and temporal dynamics of Wild boar (*Sus scrofa*) rooting in a mosaic landscape. *Journal of Zoology* 252: 263-271.
- WEMMER, C.; T.H. KUNZ; G. LUNDIE-JENKINS y W.J. McSHEA. 1996. Mammalian sign. Pp: 157-176. En: *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Mammals*. Wilson, D.E.; F.R. Cole; J.D. Nichols; R. Rudran y M.S. Foster (eds). Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in Ecology. *Functional Ecology* 4: 385-397.
- WIENS, J.A. 2002. Central Concepts and Issues of Landscape Ecology. Pp: 3-21. En: *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Gutzwiller, K.J. (ed.). Springer-Verlag, New York, USA.
- WILKINSON, D. M. 2002. Ecology before ecology: biogeography and ecology in Lyell's 'Principles'. *Journal of Biogeography* 29: 1109-1115.
- WILLIAMSON, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall. London. 244 pp.
- WILSON, C.J. 2004. Rooting damage to farmland in Dorset, southern England, caused by feral wild boar *Sus scrofa*. *Mammal Review* 34 (4): 331-335.
- WONHAM, M. 2006. Species invasions. Pp: 333-374. En: *Principles of Conservation Biology*. Groom, M.J.; G.K. Meffe y C.R. Carroll (eds.). Third Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- WOOD, G.W. y D.N. ROARK. 1980. Food habits of feral hogs in a coastal South Carolina. *Journal of Wildlife Management* 44 (2): 506-511.
- ZILLER S.R.; J.K. REASER; L.E. NEVILLE y K. BRANDT. 2005. Invasive alien species in South America: National reports and directory of resources. *Global Invasive Species Programme*, Cape Town, South Africa. pp 114.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA. 636 pp.

ZUUR, A.F.; E.N. IENO y C.S. ELPHICK. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3-14.

APÉNDICE I

Descripción de los signos de Jabalí (*Sus scrofa*) y Pecarí de collar (*Pecari tajacu*)

El jabalí es un mamífero de gran tamaño corporal pudiendo alcanzar los 100 kg (Rosell *et al.*, 2001). Posee cuatro dedos en todas sus patas y cuando pasa deja marcadas sus huellas en forma de gota con las puntas redondeadas (Stevens, 2010; Fig. 1a). Por su organización social, se pueden observar a campo, diferentes tipos de rastros: 1) grupo matriarcales con huellas de diferentes tamaños, lo que implica un grupo de individuos de diferentes edades, 2) grupo de machos jóvenes con huellas grandes de tamaño similar, y 3) machos solitarios que dejan un solo rastro de huellas grandes (Campbell y Long, 2009; Iacolina *et al.*, 2009). Las huellas pueden alcanzar en ejemplares grandes los 12 cm y en general suelen quedar impresas la pezuña trasera junto a la delantera, formando un patrón de rastros de 80 cm (Fig. 1b). Las hozadas pueden cubrir grandes áreas y dependiendo del tipo de suelo, su profundidad pueden alcanzar el metro en suelo blandos (Mapston, 2004). Las heces son negruzcas de 3 a 7 cm de grosor, formados por una serie de glóbulos de 5 - 10 cm de longitud. Dicho glóbulos pueden o no estar cohesionados (McDougall, 1997; Fig. 2).

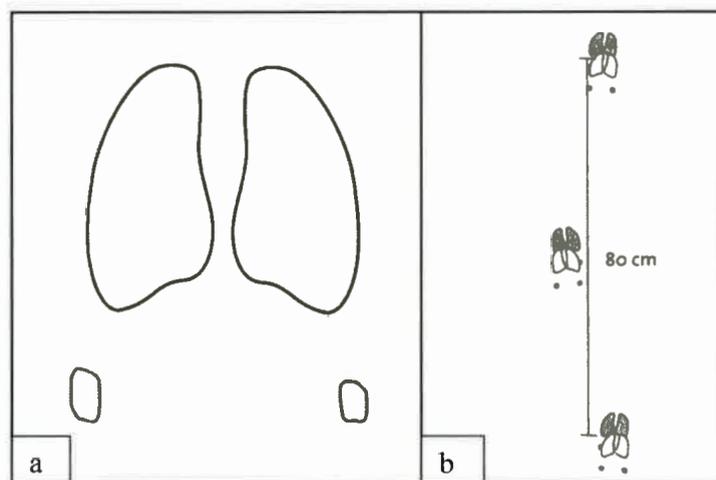


Figura 1: Jabalí (*Sus scrofa*): a) huella; b) patrón de rastro. Extraído de De Angelo *et al.* (2008).

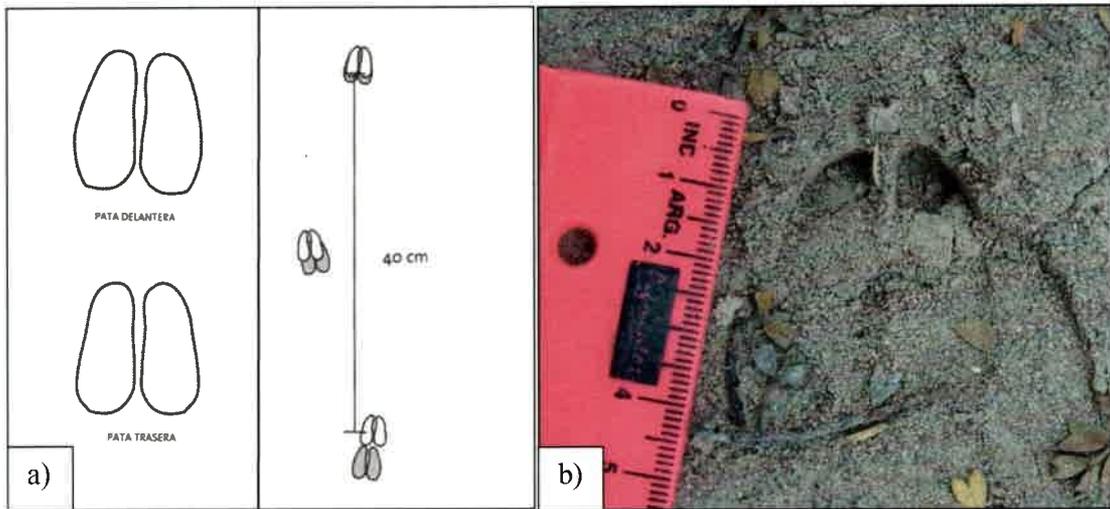


Figura 3: Pecarí de collar (*Pecarí tajacu*): a) huellas y patrón de rastro (extraído de De Angelo *et al* (2008)); b) huella encontrada en la Reserva de Ñacuñán



Figura 4: Hozada de Pecarí de collar encontrada en la Reserva de Ñacuñán.

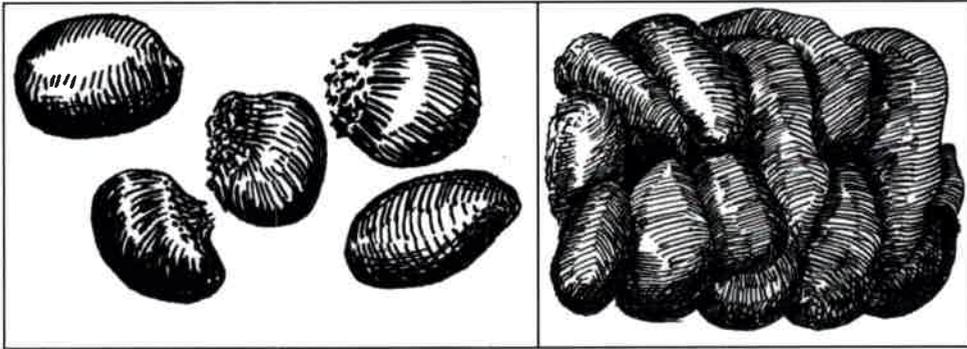


Figura 2: Diferentes formas de las heces de jabalí.

El pecarí de collar es un mamífero ungulado de tamaño pequeño pudiendo alcanzar los 20 kg (Grubb y Groves, 1993). Posee 4 dedos en patas delanteras y 3 dedos en patas traseras. Cada pata marca dos pezuñas, ya que las pezuñas posteriores nunca se marcan (McDougall, 1997). La forma de las huellas es arriñonada en donde los dedos no son tan abiertos y las puntas no se juntan en el centro y miden hasta 5 cm de largo (De Angelo *et al.*, 2008; Fig. 3a y b). Viven en grupos por lo que siempre se observan a campo rastros de varios individuos en donde las huellas son pequeñas y similares entre sí (Grubb y Groves, 1993; De Angelo *et al.*, 2008). Dado el pequeño tamaño corporal del Pecarí de collar en comparación con el jabalí, los pecaríes dejan huellas más pequeñas y su patrón de rastro es más pequeño también (De Angelo *et al.*, 2008; Campbell y Long, 2009; Fig. 3a). Rara vez el pecarí hace hozadas y cuando las hacen son pequeñas y de poca profundidad o superficiales (Fig. 4) (Davis y Schmidly, 1997). Las heces están compuestas por un conjunto de excrementos con forma redondeada unidos entre sí y de alrededor de 7 cm de longitud. Se asemeja en forma a la de un caballo (McDougall, 1997).



U.N.R.C.
Biblioteca Central



71264

71264