Mastozoología Neotropical
ISSN: 0327-9383
ulyses@cenpat.edu.ar
Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos
Argentina

Gorosábel, Antonella; Loponte, Daniel; Corriale, María J.

MORTALIDAD ESTACIONAL DE CARPINCHOS (Hydrochoerus hydrochaeris) Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE RECURSOS EN LOS ESTEROS DEL IBERÁ, ARGENTINA

Mastozoología Neotropical, vol. 23, núm. 2, 2016, pp. 401-413
Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos
Tucumán, Argentina

Disponible en: http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45750282015

Cómo citar el artículo
Número completo
Más información del artículo
Página de la revista en redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Mastozoología Neotropical, 23:401-413, Mendoza, 2016

Versión impresa ISSN 0327-9383
Versión on-line ISSN 1666-0536

Copyright ©SAREM, 2016
http://www.sarem.org.ar
http://www.sbmz.com.br

Artículo

MORTALIDAD ESTACIONAL DE CARPINCHOS (*Hydrochoerus hydrochaeris*) Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE RECURSOS EN LOS ESTEROS DEL IBERÁ, ARGENTINA

Antonella Gorosábel[1], Daniel Loponte[2] y María J. Corriale[1,3]

[1] Grupo de Estudios sobre Biodiversidad en Agroecosistemas, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEN, UBA. Av. Cantilo s/n Ciudad Universitaria. Pabellón II, 4to Piso, Lab. 14. C1428EHA Ciudad autónoma de Buenos Aires, Argentina.
[2] Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano; CONICET.
[3] Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEBA; CONICET-UBA). Av. Cantilo s/n Ciudad Universitaria. Pabellón II, 4to Piso, Lab. 14. C1428EHA Ciudad autónoma de Buenos Aires, Argentina.
[Correspondencia: María J. Corriale <mjcorriale@ege.fcen.uba.ar>]

RESUMEN. El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) es un roedor semiacuático que habita en los humedales de tierras bajas tropicales, subtropicales y templados de Sudamérica. En este trabajo se analizó la mortalidad de una población de carpinchos y su relación con la disponibilidad de recursos en dos estaciones climático-hidrológicas contrastantes en una zona libre de presión de caza de los Esteros del Iberá, Argentina. Para ello, a fines del verano y del invierno, se estimó el número de individuos encontrados muertos y la estructura etaria y la proporción de sexos en los individuos muertos y la de 18 grupos sociales presentes en la población. Paralelamente, se analizaron las variaciones estacionales en la disponibilidad de alimento y refugio. El relevamiento de individuos muertos y la colección del material óseo se realizaron en 14 transectas de 3 km cada una. Se estimó la categoría etaria de los individuos en base al grado de osificación de las suturas basicraneales y el sexo de los adultos por el ancho de los incisivos. La mayor mortalidad de individuos se observó durante el invierno (140 vs. 49 en verano), siendo mayor para los adultos y, dentro de esta clase etaria, para los machos. Los estimadores de la disponibilidad de forraje y refugio fueron menores en el invierno. La disponibilidad de recursos sumado a las condiciones físicas del ambiente durante el invierno parecería estar incidiendo en la mortalidad de carpinchos y en su estructura poblacional.

ABSTRACT. Seasonal mortality in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and its relationship with resource availability in the Iberá wetlands, Argentina. The capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) is a semi-aquatic rodent that inhabits the tropical, subtropical and temperate lowland wetlands of South America. We analyzed mortality of a population of capybaras and its relation to resource availability in two contrasting climatic-hydrological seasons in an area free from hunting pressure in the Iberá wetlands of Argentina. The number, age and sex of dead individuals was determined in late summer and in winter based on dead individuals and bone material collection on fourteen 3-km transects. The age category of dead individuals was estimated based on the degree of ossification of cranial sutures, and sex of adults by the width of the incisors. The age structure and the sex ratio of social groups in the population was estimated by direct observation in 18 randomly selected social groups, and seasonal variation in the availability of food and shelter were estimated. Mortality was greater during winter than summer (140 vs. 49 mortalities, respectively), especially of adults and, among

Recibido 17 mayo 2016. Aceptado 7 septiembre 2016. Editor asociado: C Galliari

this group, of males. Estimates of the availability of forage and shelter were lower in winter than summer. Both resource availability and the physical condition of the environment during winter appear to affect mortality and population structure of the capybara.

Palabras clave: Disponibilidad de forraje. Estructura de edades. Humedales. Proporción de sexos.

Key words: Age structure. Resource availability. Sex ratio. Wetlands.

INTRODUCCIÓN

Los factores ambientales no son constantes y varían con el tiempo, y si bien algunas de esas variaciones son erráticas e impredecibles, otras son predecibles en el tiempo como las variaciones estacionales (Halle, 2000). Dichas variaciones sumadas a las diferencias en las características físicas y biológicas de los distintos tipos de ambientes pueden afectar la densidad de las poblaciones animales y los parámetros demográficos asociados (Royama, 1977). La abundancia poblacional de especies de fauna silvestre varía en el tiempo según el balance entre las tasas que la aumentan (natalidad e inmigración) y las que la reducen (mortalidad y emigración) (Rabinovich, 1978). Por lo tanto, la estructura etaria observada en una población es el resultado de la reproducción y de las diferentes tasas de disminución de individuos en períodos anteriores a ese estadio (Gliwicz, 1980). Los riesgos que enfrentan los individuos en las distintas edades varían provocando distintos efectos poblacionales. Con lo cual, la mortalidad diferencial genera información de base para estimar cómo puede llegar a ser afectada la dinámica poblacional (Caughley, 1966; Rabinovich, 1978; Barlow y Boweng, 1991). En mamíferos se observa un patrón común de mortalidad, este consiste en una alta mortalidad en las categorías etarias iniciales (crías-juveniles), una relativamente baja mortalidad en las categorías subsiguientes y un fuerte aumento en edades más avanzadas por senescencia (Caughley, 1966; Spinage, 1972; Barlow y Boveng, 1991).

La mortalidad constituye un parámetro que puede ser afectado por factores extrínsecos, como la disponibilidad de los recursos, las condiciones físicas del ambiente y la depredación; e intrínsecos, como la densidad de individuos o el sexo (Caughley, 1966; Lomnicki, 1978; Rabinovich, 1978). En poblaciones de fauna silvestre con alto valor cinegético, la mortalidad constituye uno de los parámetros demográficos centrales en el diseño de planes de manejo con fines de aprovechamiento sustentable (Mandujano Rodriguez, 2011).

El carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris,* Linnaeus, 1766) es un roedor semiacuático de alto valor cinegético que habita en los humedales tropicales, subtropicales y templados de las tierras bajas de Sudamérica (Porini et al., 2002; Ojasti, 2011; Moreira et al., 2013). Constituye un recurso natural de gran importancia social y económica en muchos países de su distribución, tales como Argentina, Colombia y Venezuela, debido a su alta productividad y la buena calidad de su carne y piel, (Ojasti, 1991, 2011; González-Jiménez, 1995; Alvarez y Kravetz, 2004; Montoya y Barragán, 2011). En Argentina, el carpincho es una de las especies de fauna silvestre más utilizada por su carne y por su cuero. Sin embargo, a pesar de la relevancia ecológica y socioeconómica de esta especie, existen importantes vacíos de información sobre distintos aspectos de su dinámica poblacional. Las poblaciones con mayores abundancias se presentan en el Macrosistema Iberá (Bolkovic et al., 2006), un complejo de humedales que por su extensión (12 300 km^2) constituye una de las principales fuentes de agua dulce de Argentina (Neiff y Poi de Neiff, 2005). En dicho lugar, la depredación sobre la especie, sin considerar la caza, ha dejado de tener un efecto significativo en sus poblaciones naturales debido a la desaparición de los grandes felinos que dejaron al carpincho adulto

sin depredador (Corriale, 2010). En el caso de las crías, existe depredación por parte del yacaré (*Caiman yacare* y *C. latirostris*), zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), zorro de monte (*Cerdocyon thous*) y los jotes negros (*Coragyps atratus*), entre otros (Jorgenson, 1986; Corriale, 2010; Ojasti, 2011).

El objetivo de este trabajo es analizar la mortalidad de una población de carpinchos en dos estaciones climático-hidrológicas contrastantes y su relación con la disponibilidad de recursos y condiciones ambientales en una zona libre de presión de caza, bajo las hipótesis de que la mortalidad tiene mayor incidencia en las crías y en los adultos y que es mayor a menor disponibilidad de recursos en el ambiente. De esta forma se intenta generar información de base que contribuya al conocimiento de la estructura y dinámica de sus poblaciones así como también a la implementación de medidas de manejo sustentable de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este trabajo se realizó en el Macrosistema Iberá, ubicado en el centro-norte de la provincia de Corrientes, con una extensión de 12 300 km^2 (Neiff y Poi de Neiff, 2005). El área de estudio abarcó 19 500 ha dentro del parque Guayaiví (28°00' S 57°18' W; **Fig. 1**). El parque Guayaiví es una reserva ecológica privada perteneciente a Conservation Land Trust. El paisaje se caracteriza por cordones arenosos interrumpidos por lagunas redondeadas y bordeados por esteros y bañados (Corriale et al., 2013c). En el área de estudio se pueden reconocer distintos ambientes (Corriale et al., 2013c; Corriale y Herrera, 2014; **Fig. 1**): el alto (A) que constituyen las zonas más altas del paisaje cubiertas principalmente por pastizales de paja colorada (*Andropogon lateralis)*; una zona de interfase (I) entre el alto y los cuerpos de agua; y en el interior de los cuerpos de agua (lagunas redondeadas, esteros y bañados) se diferencia un área limnética (B) y una o varias áreas de embalsados (E; suelos flotantes formados por la acumulación de materia orgánica) (Carnevali, 2003; Corriale et al., 2013c). El área limnética presenta vegetación acuática mientras que los embalsados presentan diferentes estratos de vegetación con vegetación arbustiva que alcanza 2 m de altura (Corriale et al., 2013c). Por otro lado, durante la época lluviosa (primavera-verano) o luego de intensas lluvias se forman lagunas temporarias (LT). Todos estos ambientes son utilizados por los carpinchos (Corriale et al., 2013a; Corriale y Herrera, 2014) para satisfacer sus requerimientos: disponibilidad de agua, forraje y áreas para descanso y refugio (Herrera y Macdonald, 1989; Ojasti, 2011).

El clima en el área de estudio es subtropical húmedo, con variaciones estacionales térmicas e hidrológicas. El valor medio de precipitaciones anuales es de 1800 mm, concentrándose en primavera y verano (Neiff y Poi de Neiff, 2005). En verano la temperatura promedio es de 27 °C y la máxima media de 44 °C, mientras que en invierno la media es de 16 °C y la mínima absoluta es de -2 °C, con presencia de frecuentes heladas en invierno y otoño (Neiff and Poi de Neiff, 2005). La variación

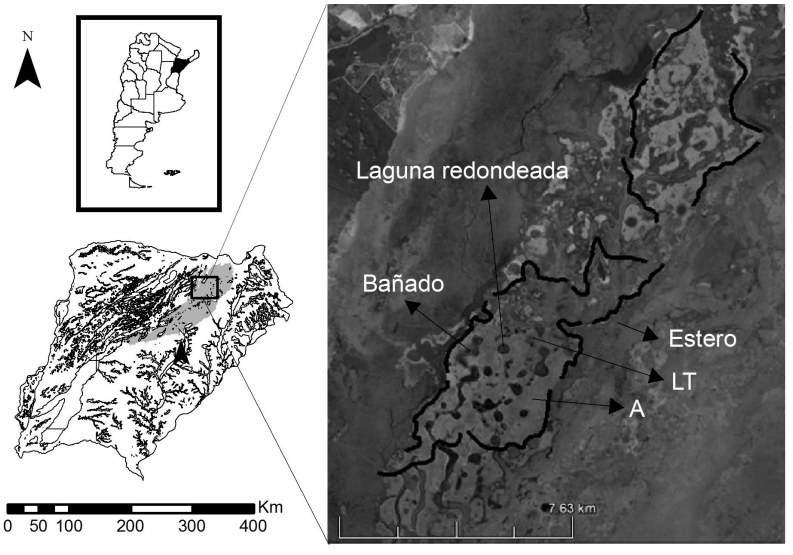

Fig. 1. Ubicación del área de estudio (28°00', S 57°18'W). Esquema de la provincia de Corrientes (a la izquierda) con la ubicación de los Esteros del Iberá (gris). Imagen satelital del área de estudio (a la derecha) con los ambientes presentes y la ubicación de las transectas recorridas (líneas negra). LT: Laguna temporaria; A: pastizal de *Andropogon lateralis.*

de la radiación solar anual en el sector norte oscila entre 290 calorías/cm^2/día durante los mínimos de invierno, y 650 calorías/cm^2/día para los máximos de verano (EEA INTA Mercedes Corrientes, 2010).

Mortalidad estacional

A fin de analizar la mortalidad estacional se llevaron a cabo dos relevamientos de individuos muertos en dos estaciones climático-hidrológicas contrastantes: el invierno (estación más fría y con menores precipitaciones) y verano (estación más cálida y de mayores precipitaciones). Se efectuaron 14 transectas de 3 km a caballo. Las mismas transectas fueron relevadas durante el mes de septiembre de 2012 (fin del invierno) y durante el mes de marzo de 2013 (fines del verano). Se utilizó el método estandarizado de transectas paralelas a la línea de costa de los cuerpos de agua, debido a que el carpincho utiliza las áreas cercanas a la interfase tierra-agua, descartando las áreas muy alejadas a estas interfases y las zonas internas de los grandes cuerpos de agua (Cordero y Ojasti, 1981; Jorgenson, 1986; Alho et al., 1989; Quintana 1999; Aldana-Domínguez et al., 2007; Ojasti, 2011; Corriale et al., 2013a). En cada transecta se cubrió un ancho de 200 m paralelo a las líneas de costas de los cuerpos de agua permanentes. Este ancho de transecta permitió cubrir parte de todos los ambientes utilizados por la especie (Alto, Interfases, Áreas limnéticas, Embalsados y Lagunas Temporarias). Esta metodología es usualmente la recomendada para diferentes estudios de muestreos poblacionales de carpinchos debido a que permite relevar el área en donde existe mayor probabilidad de encontrar a los carpinchos (Aldana-Domínguez et al., 2007; Guizada-Duran y Aliaga-Rossel, 2014).

La distancia entre transectas fue de 300 m. Dicha distancia se estableció considerando la separación entre grupos de carpinchos a lo largo de la línea de costa (aproximadamente 40-50 m; Corriale, 2010; Corriale y Herrera, 2014) y el tamaño y las características del área de acción de los grupos de carpinchos (19 ha, de forma elíptica con un desplazamiento mayor en dirección perpendicular a la línea de costa; Corriale et al., 2013a). Basados en que existe territorialidad y una baja superposición de las áreas de acción (Corriale et al., 2013a), se asume que las transectas serían independientes entre sí.

A lo largo de cada transecta se registraron los individuos muertos correspondientes a la estación de muestreo. Debido a la acción de animales carroñeros y a las condiciones climáticas del área de estudio (precipitaciones, radiación solar, temperaturas) los restos óseos de carpinchos son despojados rápidamente de la carne y del cuero (Sotelo, com pers.). Por lo tanto, aquellos individuos muertos cuyos restos presentaban la piel o tejido muscular adherido a los huesos fueron considerados muertos en un plazo menor a dos meses y por consiguiente pertenecientes a la estación de muestreo. Se colectaron los cráneos y los incisivos superiores de cada individuo. Se estimó la categoría etaria de cada individuo en base al grado de osificación de las suturas basicraneales indicadas por Ojasti (2011). A partir del ancho de los incisivos superiores extraídos, medida realizada con un calibre digital de 154 mm (MC 130), se estimó el sexo de los individuos adultos encontrados siguiendo las indicaciones sugeridas por Ojasti (2011) (categoría IV-V: 21.36 ± 2.07 mm y 19.45 ± 1.47 mm; VI: 22.85 ± 1.73 mm y 20.95 ± 1.11 mm; VII: 24.30 ± 1.33 mm y 21.67 ± 1.21 mm para machos y hembras respectivamente). Dicha estimación solo es aplicable en el caso de los ejemplares adultos y cuyos valores no caían dentro de la porción del intervalo en que se superponen los valores de los machos y las hembras. Además, en el caso de especímenes muertos recientemente, se determinó el sexo mediante la observación a campo de sus órganos sexuales o por la presencia del morrillo, una glándula cutánea ubicada sobre el hueso nasal más desarrollada en los machos (Herrera, 1992; Herrera y Macdonald, 1994; Herrera, 1999; Ojasti, 2011).

Los restos óseos colectados se encuentran depositados en el Instituto Nacional de Arqueología y Pensamiento Latinoamericano de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

Parámetros poblacionales

Paralelamente al relevamiento de individuos muertos, se relevaron al azar 18 grupos de carpinchos en cada estación (verano e invierno) a través de la observación directa de individuos. A fin de identificar todos los individuos pertenecientes a cada grupo social, cada grupo fue relevado dos veces en los momentos de mayor actividad de la especie fuera de los cuerpos de agua (durante las primeras horas de la mañana y durante el atardecer; Corriale, 2010). Para cada grupo se estimó la estructura de edades y la proporción de sexos. Las categorías de edades se establecieron mediante el tamaño relativo de los individuos siguiendo los intervalos de edad y tamaño descriptos por Ojasti (2011): adultos (A: más de 18 meses; más de 35 kg); sub-adulto (SA: 12 a 18 meses; 22 a 35 kg); juveniles (J: entre cuatro y 12 meses; 7 a 22 kg) y crías (C: menores a cuatro meses; menos de 7 kg). La identificación de sexos solo fue realizada en individuos adultos y determinada por una combinación de caracteres: la presencia de morrillo nasal prominente en machos,

la coloración en la cara interna de las piernas traseras, oscura en los machos y rosada en las hembras (Corriale, 2010; Ojasti, 2011). Además, si bien los genitales están ocultos por dos pliegues laterales de piel, en los machos adultos los testículos descienden parcialmente observándose un abultamiento en dichos pliegues (Calderón et al., 1975; Corriale, 2010).

Disponibilidad de recursos

La disponibilidad de forraje y refugio fueron estimadas en 120 parcelas en cada estación (invierno y verano) distribuidas en proporción a la superficie de los ambientes utilizados por la especie: alto (A), lagunas temporarias (LT), interfases (I) y dentro de los cuerpos de agua permanentes el área limnética (B) y el embalsado (E) (Corriale et al., 2013a,c). Dentro de cada ambiente, las parcelas de 1 x 1 m fueron dispuestas al azar.

Como estimadores de disponibilidad de forraje se utilizó el porcentaje de cobertura de materia vegetal verde (MVV); el porcentaje de cobertura graminiformes (G) que incluye a las familias Poaceae, Cyperaceae y Juncaceae (altamente representadas en la dieta del carpincho; Escobar y González Jiménez, 1976; Quintana et al., 1994, 1998a,b; Barreto y Quintana, 2011; Corriale et al., 2011; Ojasti, 2011) y la altura de la vegetación sin incluir su estructura reproductiva (h; altura promedio de 5 puntos al azar dentro de cada parcela). Como estimadores de disponibilidad de refugio, en las mismas parcelas, se estimó la altura máxima de la vegetación (graminiformes incluyendo sus estructuras reproductivas; hmáx.), la profundidad del agua (P) cuando correspondió y la cobertura de plantas leñosas (L; Corriale, 2010) en el Embalsado. Particularmente para la profundidad del agua, no se tuvo en cuenta el ambiente embalsado debido a que es suelo flotante (Carnevali, 2003). A fin de estimar las variaciones en la disponibilidad de agua, además de la profundidad de los cuerpos de agua, se contemplaron las precipitaciones ocurridas en cada estación, con información obtenida por el INTA Mercedes (Corrientes). Por último, se tuvieron en cuenta las temperaturas mínimas y máximas del invierno y verano, suministradas por la misma institución.

Análisis de datos

Una Prueba de Wilcoxon para muestras pareadas fue llevada a cabo a fin de comparar el número de individuos muertos entre estaciones.

Mediante una prueba de homogeneidad de χ^2 se analizaron las posibles diferencias entre la frecuencia de individuos muertos correspondientes a cada categoría etaria y la frecuencia observada en la población a fin de analizar cuál es la categoría etaria con mayor mortalidad. Mediante la misma prueba y para cada estación (invierno y verano) se analizaron posibles diferencias de la relación 1M: 1H en la proporción de sexos de la población y en la proporción de sexos de los individuos muertos. Por último, también mediante una prueba de homogeneidad de χ^2, y con el objeto de saber si uno de los dos sexos sufre mayor mortalidad, se analizaron las posibles diferencias entre la proporción de sexos de los individuos muertos y la observada en la población (Zar, 1996).

A través de un Análisis de Varianza se realizaron las comparaciones entre ambientes y estaciones para cada estimador de disponibilidad de forraje: MVV, G, y h y para los estimadores de disponibilidad de refugio: hmáx., L en el E y P en la I y en el B.

RESULTADOS

Parámetros poblacionales y mortalidad

La estructura etaria de la población presentó un mayor porcentaje de adultos (68.4%), mientras que el menor porcentaje lo presentaron las crías (4.9%; **Tabla 1**). La estructura etaria de la población varió entre estaciones ($\chi^2 = 113.34$; g.l. = 3; $p<0.001$). Las principales variaciones se observaron en los porcentajes de los adultos y de las crías. En cuanto a la proporción de sexos, no se encontraron diferencias entre estaciones ($\chi^2 = 0.04$, g.l. = 1, $p<0.835$) difiriendo de la relación 1:1(1M: 1.95H).

El 84% de los individuos muertos encontrados (contemplando ambas estaciones) correspondieron a la categoría de adultos. Solo el 5.8% correspondió a las crías. La estructura etaria de los individuos muertos difirió de la observada en la población ($\chi^2 = 28.07$; g.l. = 3; $p<0.0001$; **Fig. 2**), observándose una mayor mortalidad de adultos y una menor mortalidad de juveniles y subadultos respecto a lo esperado conforme a la proporción esperada en la población. La proporción de sexos de los individuos adultos muertos también difirió de la observada en la población ($\chi^2 = 9$; g.l. = 1; $p<0.001$) con una mayor mortalidad de machos (48.4% observado vs. 33.8% esperado) y una menor mortalidad de las hembras (51.5% observado vs. 66.1% esperado).

Tabla 1

Número de carpinchos observados de cada categoría etaria y su porcentaje en cada estación. C: cría, J: juvenil, SA: subadultos, A: adultos. %: Porcentaje de individuos observados en cada estación.

Categoría/Estación	Invierno	%	Verano	%	Anual	%
C	0	0	33	11.41	33	4.9
J	60	15.34	19	6.57	79	11.6
SA	72	18.41	31	10.72	103	15.1
A	259	66.24	206	71.28	465	68.4
Total	391	100	289	100	680	100

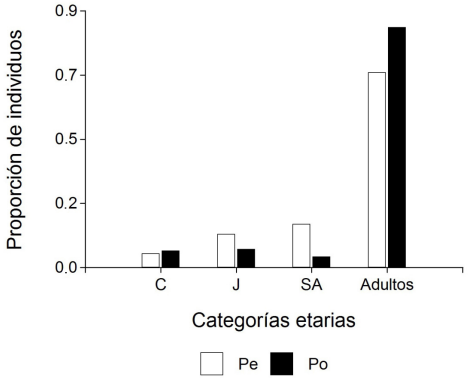

Fig. 2. Proporción anual de individuos muertos. Pe: proporción de individuos esperada conforme a la estructura poblacional; Po: proporción de individuos muertos observados., C: crías, J: juveniles, SA: subadultos, A: adultos.

Mortalidad estacional

Durante el invierno se encontró una mayor mortalidad de individuos (Invierno: 140; verano: 49; p<0.001) y una mortalidad diferencial entre las categorías etarias (χ^2 = 35.23; g.l. = 3; p<0.0001; **Tabla 2**), siendo mayor la mortalidad de adultos. En esta estación no se tuvo en cuenta la categoría de crías ya que no se observaron en la población ni se encontraron restos de las mismas. La proporción de sexos de los individuos muertos difirió de la observada en la población (observada: 0.49 M: 0.51 H; esperada: 0.34 M: 0.66 H; χ^2 = 8.17; g.l. = 1; p = 0.04) revelando una mayor mortalidad en los machos. La relación de sexos de los individuos muertos en dicha estación no difirió de la relación 1:1 (χ^2 = 0.01; g.l. = 1; p = 0.91).

Durante el verano no se encontró una mortalidad diferencial entre las categorías etarias respecto a la observada en la población (χ^2 = 5.52; g.l.=3; p<0.137; **Tabla 2**). En esta estación la relación de sexos de los individuos muertos no difirió de la relación 1:1 (χ^2 = 0.88; g.l. = 1; p = 0.35) y no se vieron diferencias entre la proporción de sexos observada en la población y la de los individuos muertos (Observada: 0.39M: 0.61H; esperada: 0.33M; 0.67H; χ^2 = 0.23; g.l. = 1; p = 0.628).

Disponibilidad de recursos

En términos generales durante el invierno se observó una menor disponibilidad de forraje sin embargo dicho resultado no se observó en todos los ambientes. El porcentaje de MVV varió entre estaciones dependiendo del ambiente (Interacción ambiente estación; F = 12.28; g.l. = 4; p = 0.001). El análisis de efectos simples mostró diferencias entre las estaciones (F = 11.29; g.l. = 4; p = 0.001 y F = 6.83; g.l.=4; p = 0.001, para invierno y verano respectivamente). En invierno se observó una menor cobertura en el A y en segundo lugar en las LT. En el análisis por ambiente, se encontró una menor cobertura de MVV durante el invierno en el A (F = 81.6; g.l. = 1; p = 0.001) y en el E (F = 5.75; g.l. = 1; p = 0.02), mientras que la I tuvo mayores coberturas durante el invierno (F = 5.57; g.l.=1; p = 0.02; **Fig. 3a**).

El porcentaje de G también varió entre estaciones dependiendo del ambiente (interacción ambiente estación; F = 11.07; g.l. = 4; p=0.001); mediante el análisis de efectos simples se encontraron variaciones entre los ambientes

Tabla 2

Estructura etaria de la población y número de individuos muertos en las distintas categorías etarias durante el invierno y el verano. PoM: proporción observada de individuos muertos; PeM: proporción esperada de individuos muertos, Me: individuos muertos esperados. C: crías J: juvenil, SA: subadultos; A: adultos.

Estación	Categoría	Vivos	Muertos (M)	PoM	PeM	Me
Invierno	**J**	60	9	0.06	0.15	21.3
	SA	72	5	0.04	0.18	25.6
	A	259	125	0.90	0.66	92.1
	Total	391	139	1	1	139
Verano	**C**	33	10	0.21	0.11	5.6
	J	19	3	0.06	0.07	3.2
	SA	31	2	0.04	0.11	5.3
	A	206	34	0.69	0.71	34.9
	Total	289	49	1	1	49

(F = 7.87; g.l. = 4; p = 0.001 y F = 41.36, g.l. = 4; p = 0.001; en invierno y en verano respectivamente). Se observó una menor cobertura en el A en invierno (F = 96.63; g.l. = 1; p = 0.001) y una mayor cobertura en LT en invierno (F = 24.65; g.l. = 1; p = 0.001; **Fig. 3b**).

La h varió conforme a la estación dependiendo del ambiente (interacción ambiente estación, F = 7.9; g.l. = 4; p = 0.001). El análisis de los efectos de la estación mostró en ambas estaciones mayores alturas en el A (F = 6.49; g.l. = 4; p = 0.001 y F = 29.75; g.l. = 4; p = 0.001, en invierno y en verano respectivamente), pero en invierno también mostró una mayor altura en el B. Analizando por ambiente, se encontraron mayores alturas en el A (F=5.05, g.l. = 1, p=0.026) y en el B (F = 5.19, g.l. = 1, p = 0.03; **Fig. 3c**).

La disponibilidad de refugio fue menor durante el invierno al igual que la disponibilidad de forraje. La P dependió de la estación y del ambiente (interacción estación ambiente, F = 61.06; g.l. = 3; p<0.0001). El análisis por estación mostró mayores profundidades para todos los ambientes en verano (F = 64.78; g.l. = 4; p = 0.001) que en invierno (F = 8.66; g.l. = 4; p = 0.001). Se encontraron similitudes en la profundidad entre el A, LT, I y B en invierno y A en verano. En verano el I y LT fueron similares y por último el B en verano fue el que mostró mayores diferencias en función de la profundidad del agua (**Fig. 4a**).

La hmáx dependió únicamente del ambiente (F = 12,66; g.l. = 4; p = 0.001), siendo el alto el único diferente (**Fig. 4b**).

La L en el bajo no mostró diferencias entre las estaciones (F = 1.89; g.l. = 1; p = 0.17), pero se puede observar una tendencia a una mayor cobertura en verano (**Fig. 4c**).

Según los datos obtenidos del INTA de Mercedes, durante el invierno de 2012 se registraron 179.5 mm de lluvia, una temperatura máxima media de 24.1 °C y mínima media de 8.9 °C, y durante el verano de 2013 las precipitaciones fueron 694.1 mm, la temperatura máxima media de 31.2 °C y la mínima media de 18 °C.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran una mayor mortalidad de individuos adultos, específicamente machos, en los momentos de menor disponibilidad de los recursos (invierno). En relación a la primera hipótesis

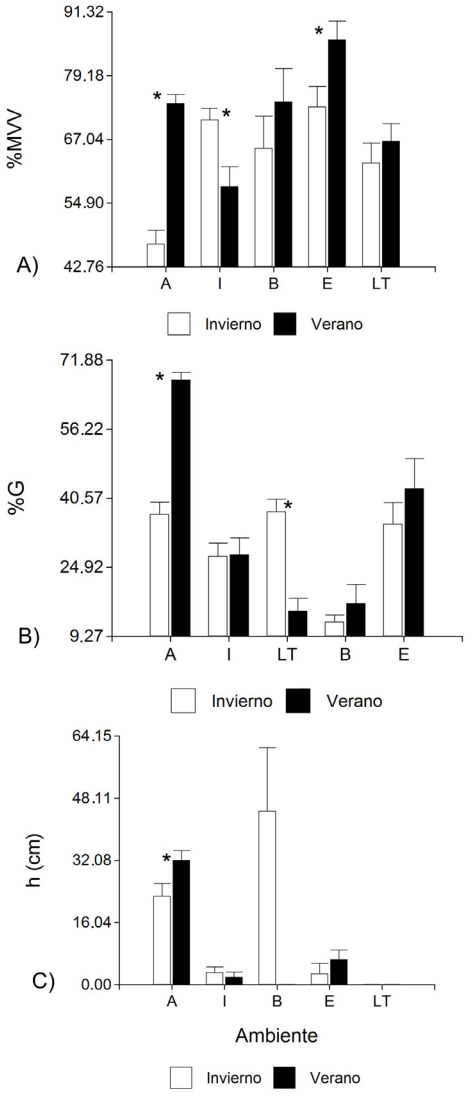

Fig. 3. Disponibilidad de forraje en estaciones contrastantes para los distintos ambientes presentes en el área de estudio. a) Cobertura media de materia vegetal verde (MVV). b) Cobertura de graminiformes (G). c) Altura (h) de la vegetación sin tener en cuenta la espiga. A: alto, I: interfase, LT: lagunas temporarias, B: área limnética, E: embalsado. *indica diferencias significativas entre las estaciones ($p<0.05$).

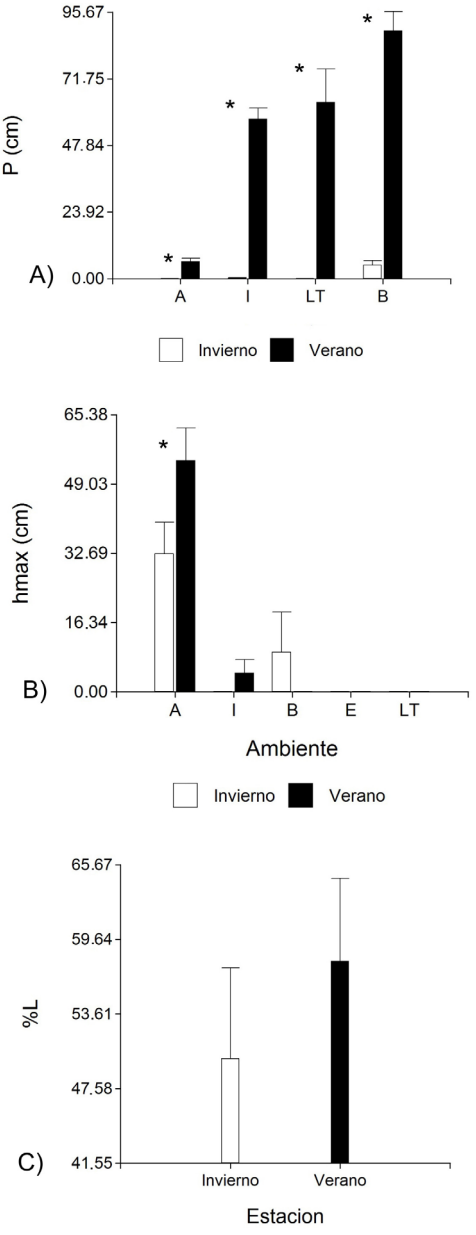

Fig. 4. Disponibilidad de refugio en estaciones contrastantes para los distintos ambientes presentes en el área de estudio. a) Profundidad media de agua (P). b) Altura máxima (h max.) de la vegetación graminiforme teniendo en cuenta la espiga. c) Cobertura de leñosas en el embalsado. A: alto, I: interfase, LT: lagunas temporarias, B: área limnética, E: embalsado. *indica diferencias significativas entre las estaciones ($p<0.05$).

planteada referente al patrón de mortalidad en poblaciones de mamíferos sin presión de caza, nuestros resultados la avalarían al menos parcialmente. Esto se debe a que, si bien se encontró una alta mortalidad de individuos adultos (conforme a lo esperado) no se obtuvo una mortalidad de crías significativamente mayor a la esperada a pesar de que su porcentaje fue levemente superior (Observada: 5.8% y esperada: 4.8%). En relación a esto, se considera que el número de crías muertas podría estar subestimado debido a una disminución de la detectabilidad de las mismas. Por un lado, las crías pueden morir en el interior de los cuerpos de agua, ya que las hembras suelen realizar las pariciones en los embalsados bajo cobertura de leñosas evitando exponerlas a los jotes (Corriale, 2010). Por otro lado, la fragilidad de los huesos (baja osificación de las suturas basicraneales; Ojasti, 2011), el menor tamaño y su mayor facilidad de transporte por parte de carroñeros y depredadores, podría incidir en una subestimación de la mortalidad de esta categoría etaria.

En el caso de las crías se considera que la depredación por zorros (*Lycalopex gymnocercus*), jotes (*Coragyps atratus*) y yacarés (*Caiman* spp.) constituirían el principal factor (Corriale, obs. pers.; Moreira et al., 2013). Otra posible causa, de menor magnitud considerando las condiciones de no hacinamiento, podría ser las infecciones parasitarias. Trabajos previos en el área de estudio y en humedales artificiales de zonas aledañas indicaron que las crías y juveniles son los estadios más vulnerables a infecciones por parásitos y al desarrollo de enfermedades (Corriale et al., 2011; Corriale et al., 2013b).

En este trabajo solo se observaron crías durante el verano, y si bien los carpinchos pueden reproducirse durante todo el año, la reproducción depende de la disponibilidad de agua en los cuerpos de agua (Herrera, 1998). En el área de estudio las mayores precipitaciones se producen durante la primavera y el verano (Neiff y Poi de Neiff, 2005), lo que estaría favoreciendo la reproducción en dicho período. La diferencia en las precipitaciones pudo ser observada en las estaciones estudiadas. La presencia de crías en verano concuerda con lo observado por Corriale (2010) quien observó una mayor proporción de hembras preñadas durante la primavera (comienzo del período con mayores precipitaciones) y un aumento en el número de crías hacia fines del verano.

La estructura etaria encontrada en este trabajo fue similar a la observada en Colombia (Ángel Escobar y Aldana Domínguez, 2007) y en Perú (Soini, 1993) con un predominio de individuos adultos en la población y un aumento del número de crías durante la época lluviosa.

La alta mortalidad de adultos podría estar asociada a un comportamiento agonístico ya que al llegar a la adultez los enfrentamientos agresivos entre individuos son más frecuentes (Herrera y Macdonald, 1993) y ha sido observado en este estudio la presencia de lastimaduras en individuos adultos de muertes recientes. A su vez la mayor mortalidad de machos respecto a las hembras podría asociarse a dicho comportamiento debido a que los enfrentamientos agresivos entre adultos son mayores entre machos (Herrera y Macdonald, 1993; Herrera, 1999). Así mismo la mayor mortalidad de machos adultos ocurrió durante el invierno, mientras que durante el verano la proporción de sexos de los individuos muertos no difirió de la observada en la población. Esto podría estar asociado a la menor disponibilidad de recursos durante el invierno lo que podría provocar un aumento de la competencia y territorialidad entre los machos adultos y por consiguiente un aumento de los enfrentamientos agresivos durante dicha estación (Carpenter y Macmillen, 1976). Por otro lado, al disminuir la oferta de forraje durante el invierno, las necesidades energéticas son cubiertas en áreas más grandes provocando un aumento del área de acción, lo que lleva a una mayor superposición entre los grupos (Corriale et al., 2013a). Esta situación profundizaría los comportamientos de territorialidad y competencia entre los individuos adultos de los grupos (Corriale et al., 2013a).

En cuanto a la segunda hipótesis planteada, nuestros resultados la avalan dado que a menor disponibilidad de recursos se observó una mayor mortalidad de individuos. La disponibilidad de recursos en el ambiente parecería estar incidiendo en la mortalidad de carpinchos y por lo tanto en su estructura poblacional.

Durante el invierno se encontró una menor disponibilidad de recursos forrajeros (materia vegetal verde, graminiformes y altura de la vegetación), principalmente en el alto, que es el ambiente que utilizan en mayor proporción dentro de su área de acción y en mayor medida para forrajear (Corriale, 2010; Corriale et al., 2013a). En cuanto a la disponibilidad de refugio, la oferta también fue menor durante el invierno. Sin embargo, la cobertura de las plantas leñosas en los embalsados se mantuvo a lo largo de las dos estaciones. La alta cobertura de leñosas en el embalsado brindaría protección a las hembras en el momento de la parición de las crías y un refugio de las mismas frente a la depredación por parte de jotes (*Coragyps atratus*) y caranchos (*Caracara plancus*) (Corriale, 2010). Con respecto a los otros ambientes utilizados por el carpincho (Corriale, 2010), cabe destacar que las zonas de interfase durante el verano están cubiertas de agua (Corriale et al., 2013c) y por lo tanto la cobertura de materia vegetal verde en dicha estación es menor (aproximadamente un 50% de agua libre). Si bien durante esta estación disminuye la aptitud forrajera de este ambiente, presenta una mejor aptitud para refugio. La mayor disponibilidad de agua durante el verano podría favorecer, además, la supervivencia del carpincho debido a que durante las estaciones cálidas la temperatura puede superar los 37 °C (INTA, 2013) y el agua les permitiría termorregular más eficientemente (Macdonald, 1981; Herrera y Macdonald, 1989).

Por otro lado, la disminución de la disponibilidad del forraje registrada durante el invierno podría estar generando un bajo estado nutricional en una parte de la población adulta, favoreciendo así la aparición de infecciones en individuos y disminuyendo su estado sanitario. En consecuencia, esos individuos serían más susceptibles a las condiciones climáticas más extremas como ocurre para el ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) (Orozco et al., 2013).

Ante los resultados obtenidos en relación a la disponibilidad de recursos, consideramos que las variaciones en la disponibilidad de alimento afectaría en mayor medida la mortalidad de carpinchos que la disponibilidad de refugios. Esta observación se condice con lo observado por otros autores que señalan la limitación del alimento como el principal factor regulador de las poblaciones (Sinclair, 1977; Sinclair et al., 1985; Gómez et al., 2003). A su vez, ante la ausencia de depredadores esta asociación puede verse amplificada, como ocurre con muchos ungulados (Skogland, 1986).

La relación entre la mortalidad y la disponibilidad de recursos en el ambiente ha sido observada en distintas especies de mamíferos, como es el caso de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) para la cual se observó una disminución en la población cuando el alimento y refugio eran limitantes, afectando principalmente la mortalidad juvenil (Branch et al., 1994), y la ardilla roja amazónica (*Sciurus spadiceus*) en Bolivia, donde se encontró que la abundancia se asociaba con la disponibilidad inmediata de recursos alimenticios en el área (Gómez et al., 2003).

CONCLUSIONES E IMPLICANCIAS DEL ESTUDIO

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten afirmar que el patrón de mortalidad de las poblaciones de carpinchos sin presión de caza de los Esteros del Iberá se correspondería con el patrón general de mortalidad descripto para mamíferos. Por otro lado, las variaciones estacionales en la disponibilidad de recursos parecerían estar incidiendo en la supervivencia de los individuos, alterando de esta forma la estructura de edades y la proporción de sexos de la población.

Los parámetros poblacionales analizados en este trabajo son considerados por diversos autores como información fundamental para poder diseñar o evaluar la viabilidad de planes de manejo sustentable de la especie a lo largo de su distribución (Alvarez, 2002; Becerra, 2003; Cuesta-Ríos et al., 2007; Quintana y Bolkovic, 2013). Conforme a nuestros resultados, un aprovechamiento de la carne y el cuero de esta especie podría ser llevada a cabo durante el otoño, sustituyendo la mortalidad invernal por una cosecha sustentable preferentemente de machos adultos. En el caso de extraer hembras adultas, debido a que el período de gestación

en esta especie es de 4-5 meses (Ojasti, 2011), no habría riesgo de matar hembras en estado de preñez o lactancia.

Dada la importancia ecológica del carpincho, su potencialidad como recurso natural y la escasa información bioecológica de la especie, este trabajo genera información de base de la dinámica de la especie con su entorno natural, imprescindible para el diseño y la implementación de planes de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren agradecer a Conservation Land Trust, Salvador Sotelo, Pascual Pérez e Ignacio Jiménez por su ayuda y apoyo durante este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

ALDANA-DOMÍNGUEZ J, M VIEIRA-MUÑOZ y DC ÁNGEL-ESCOBAR. 2007. Estudios sobre la ecología del chigüiro (*Hydrochoerus hydrochaeris*): enfocados a su manejo y uso sostenible en Colombia. Instituto Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia.

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

ALVAREZ, M. R. 2002. Manejo sustentable del carpincho *(Hydrochoerus hydrochaeris*, Linnaeus 1766) en Argentina: un aporte al conocimiento de la biología de la especie desde la cría en cautiverio. Tesis de doctorado. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. Pp. 405-414

ALVAREZ MR y FO KRAVETZ. 2004. Propuesta para el aprovechamiento sustentable del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*, Rodentia) en Argentina. Sitio Argentino de Producción Animal. Memorias: Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Lationamérica.

ÁNGEL-ESCOBAR DC y J ALDANA-DOMÍNGUEZ. 2007. Estructura de las poblaciones del chigüiro (Rodentia: *Hydrochoerus hydrochaeris*) en el departamento del Casanare, Colombia. Pp. 71-83, en: Estudios sobre la ecología del chigüiro (*Hydrochoerus hydrochaeris*), enfocados a su manejo y uso sostenible en Colombia (J Aldana-Domínguez, MI Vieira-Muñoz y DC Ángel-Escobar, eds.). Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.

BARLOW J y P BOVENG. 1991. Modeling age-specific mortality for marine mammal population. Marine Mammal Science 7(1):50-65.

BARRETO G y RD QUINTANA. 2011. Feeding habits of capibara, Pp. 83-96, en: Capybara: Biology, use and conservation (JR Moreira, KMP Ferraz, EA Herrera y DW Macdonald, eds). Springer, Dordrecht, the Netherlands.

BECERRA MT. 2003. Lineamientos para el manejo sostenible de sistemas de aprovechamiento de recursos naturales in situ. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.

BOLKOVIC ML, RD QUINTANA, D RAMADORI, M ELISETCH y J RABINOVICH. 2006. Manejo de fauna silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable. Proyecto carpincho. Propuesta para el uso sustentable del carpincho (*Hydrochaeris hydrochaeris*) en la Argentina. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.

BRANCH LC, D VILLARREAL y GS FOWLER. 1994. Factors influencing population dynamics of the plains viscacha (*Lagostomus maximus,* Mammalia, Chinchillidae) in scrub habitat of central Argentina. Journal of Zoology 232:383-395.

CALDERÓN H, E CASTILLA y F LOZANO. 1975. Aspectos fisiológicos y sanitarios del chigüiro. Cespedesia 4(13):15-44.

CARNEVALI R. 2003. El Iberá y su entorno fitogeográfico. Editorial de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.

CARPENTER FL y RE MACMILLEN. 1976. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. Science 194:639-642.

CAUGHLEY G. 1966. Mortality patterns in mammals. Ecology 47:906-918.

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

CORRIALE MJ. 2010. Uso y selección de hábitat del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) a distintas escalas espacio-temporales en los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

CORRIALE MJ y EA HERRERA. 2014. Patterns of habitat use and selection by the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*): A landscape-scale analysis. Ecological research 29(2):191-201.

CORRIALE MJ, AMF MILANO, MA GÓMEZ-MUÑOZ y EA HERRERA. 2011. Prevalence of gastrointestinal parasites in a natural population of capybaras *Hydrochoerus hydrochaeris* in Esteros del Iberá (Argentina). Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología 70(2):189-196.

CORRIALE MJ, E MUSCHETTO y EA HERRERA. 2013a. Influence of group sizes and food resources in home range sizes of capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) from Argentina. Journal of Mammalogy 94(1):19-28.

CORRIALE MJ, MM OROZCO e I JIMÉNEZ PEREZ. 2013b. Parámetros poblacionales y estado sanitario de carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en lagunas artificiales de los Esteros del Iberá. Mastozoología Neotropical 20(1):31-45.

CORRIALE MJ, P PICCA y D DI FRANCESCANTONIO. 2013c. Seasonal variation of plant communities and their environments along a topographic gradient in Iberá wetland, northeastern Argentina. Phytoeconologia 43(1-2):1-2.

CUESTA-RÍOS EY, JD VALENCIA-MAZO y AM JIMÉNEZ-ORTEGA. 2007. Aprovechamiento de los vertebrados terrestres por una comunidad humana en bosques tropicales (Tutunendo, Chocó, Colombia). Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó 26(2):37-43.

EEA INTA Mercedes Corrientes, 2010. Sistema de Información y Gestión Agrometeorológico. http://siga2.inta.gov.ar/

ESCOBAR A y E GONZÁLEZ-JIMÉNEZ. 1976. Estudio de la competencia alimentaria de los herbívoros mayores del llano inundable, con referencia especial al chigüire (*Hydrochoerus hydrochaerisisthmius*). Agronomía Tropical 26(3):213-227.

GLIWICZ J. 1980. Island population of rodents: Their organization and functioning. Biological Reviews 55(1):109-138.

GÓMEZ H, G AYALA, RB WALLACE y F ESPINOZA. 2003. Densidad de la ardilla roja amazónica (Familia Sciuridae, *Sciurus spadiceus*) density in the Tuihi valley (Madidi National Park and Natural Area of Integrated Management, La Paz, Bolivia). Ecología en Bolivia 38(1):79-88.

GONZÁLEZ-JIMENEZ E. 1995. El capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*). Estado actual de su producción. Roma: Estudio FAO Producción y Sanidad Animal 122:110.

GUIZADA-DURAN L y E ALIAGA-ROSSEL. 2014. Densidad y estructura poblacional de capibaras (*Hydrochoerus hydrochoerus*) en la parte central del Río Mamoré (Beni, Bolivia). Ecología en Bolivia 49(1):35-40.

HALLE S. 2000. Ecological relevance of daily activity patterns. Pp. 67–90 en: Ecological studies: Activity patterns in small mammals, an ecological approach (S Halle y NC Stenseth, eds.). NY Springer.

HERRERA EA. 1992. Growth and dispersal in capybaras, *Hydrochaeris hydrochaeris*. Journal of Zoology 228:307-316.

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

HERRERA EA. 1999. Comportamiento, conservación y manejo de fauna silvestre: el caso del capibara en Venezuela. Etologia 7:41-46.

HERRERA EA y DW MACDONALD. 1989. Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochaerus hydrochaeris)*. Journal of Animal Ecology 58:667-679.

HERRERA EA y DW MACDONALD. 1993. Aggression, dominance and mating success in capybaras. Behavioral Ecology 4:114-119.

HERRERA EA y DW MACDONALD. 1994. Social significance of scent marking in capybaras. Journal of Mammalogy 75(2):410-415.

JORGENSON J. 1986. Notes on the ecology and behavior of capybaras in Northeastern Columbia. Vida Silvestre Neotropical 1:31-40.

LOMNICKI A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their number. Journal of Animal Ecology 47:461-473.

MACDONALD DW. 1981. Dwindling resources and the social behaviour of capibaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia). Journal of Zoology 194:371-391.

MANDUJANO RODRIGUEZ S. 2011. Conceptos generales de ecología poblacional en el manejo de fauna silvestre. Pp. 37-60, en: Manual de técnicas para el estudio de la fauna (S Gallina-Tessaro y C López-González, eds.) Universidad Autónoma de Querétaro e Instituto de Ecología, A. C. México.

MONTOYA VA y KB BARRAGÁN. 2011. Diagnóstico preliminar de la producción y comercialización del chigüiro (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en Latinoamérica con énfasis en Colombia. Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia 58(1):20-33.

MOREIRA JR, MR ALVAREZ, T TARIFA, V PACHECO, A TABER, DG TIRIRA, EA HERRERA, KMPMB FERRAZ, J ALDANA-DOMINGUEZ y DW MACDONALD. 2013. Taxonomy, natural history and distribution of the capybara. Pp 3-37, en: Capybara: Biology, use and conservation of an exceptional neotropical species (JR Moreira, MR Alvarez, T Tarifa, V Pacheco, A Taber, DG Tirira, EA Herrera, KMPMB Ferraz, J Aldana-Dominguez y DW Macdonald, eds.). Springer, New York.

NEIFF JJ y ASG POI DE NEIFF. 2005. Situación ambiental en la ecorregión Iberá. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. Pp. 177-184, en: La situación ambiental argentina 2005 (A Brown, U Martinez Ortiz, M Acerbi y J Corchera, eds.). Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.

OJASTI J. 1991. Human exploitation of capybara. Pp. 236-253, en: Neotropical wildlife use and conservation (JG Robinson y KH Redford, eds.). Chicago University Pres, Chicago

OJASTI J. 2011. Estudio biológico del chigüire o capibara. Equinoccio, Universidad Simón Bolívar-Academia de Ciencias físicas Matemáticas y Naturales. Caracas, Venezuela.

OROZCO MM, C MARULL e I JIMÉNEZ-PÉREZ. 2013. Mortalidad invernal de ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) en humedales del noreste de Argentina. Mastozoología Neotropical 20(1):163-170.

PORINI G, M ELISETCH y C SEEFELD. 2002. Manual de identificación de especies de interés peletero. International Fur Trade Federation y Federación Argentina Comercio e Industria de la Fauna, Buenos Aires.

QUINTANA RD. 1999. Relación entre la estructura del paisaje en un humedal y la fauna silvestre: el carpincho (*Hydrochaeris hydrocaeris*) como caso de estudio. Pp. 189-208, en: Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica (AI Malvárez, ed.). Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, Montevideo.

QUINTANA RD y ML BOLKOVIC. 2013. Use of capybaras in Argentina. Pp. 345-356, en: Capybara (JR Moreira, KMPMB Ferraz, EA Herrera, DW Macdonald, eds.). Springer

QUINTANA RD, S MONGE y AI MALVAREZ. 1994. Feeding habits of capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*)

in afforestation areas of the Lower Delta of the Paraná River, Argentina. Mammalia 58:569-580.

QUINTANA RD, S MONGE y AI MALVÁREZ. 1998a. Composición y diversidad de las dietas del capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) y del ganado doméstico en un agroecosistema del centro de Entre Ríos, Argentina. Ecotrópicos 11:34-44.

QUINTANA RD, S MONGE y AI MALVÁREZ. 1998b. Feeding patterns of capybara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia, Hydrochaeridae) and cattle in the noninsular area of the Lower Delta of the Paraná River, Argentina. Mammalia 62:37-52.

RABINOVICH JE. 1978. Ecología de poblaciones animales. Programa Regional de Desarrollo científico y Tecnológico. Departamento de Asuntos científicos. Secretaría general de la Organización de los Estados Americanos. Monografía no. 21. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. Pp. 39-60.

ROYAMA T. 1977. Population persistence and density-dependence. Ecological Monographs 47:1-35.

SINCLAIR ARE. 1977. The African Buffalo. Wildlife behavior and ecology series. University of Chicago Press, Chicago.

SINCLAIR ARE, H DUBLIN y M BORNER. 1985. Population regulation of Serengeti wildebeest: A test of the food hypothesis. Oecologia 65:266-268.

SKOGLAND T. 1986. Sex ratio variation in relation to maternal condition and parental investment in wild reindeer *Rangifer t. tarandus*. Oikos 46(3):417-419.

SOINI P. 1993. Estudio de la dinámica poblacional del ronsoco o capibara (*H. hydrochaeris*) en el río Pacaya, Perú. Folia Amazónica 5:137-154.

SPINAGE A. 1972. African ungulate life tables. Ecology 53:645-652.

ZAR J. 1996. Biostatistical analysis. 3rd Edition. Prentice-Hall, Inc., New Jersey