



Tesina para optar por el grado de Licenciada en Ciencias Biológicas

Orientación Zoología Vertebrados

Presencia potencial de puma (*Puma concolor*) en Uruguay en un contexto regional

Eliana Walker

Tutor: Dr. Diego Queirolo.

PDU Sistemas Territoriales Complejos, Centro Universitario de Rivera, Universidad de la República, Uruguay.

Co-tutora: Dra. Erica Cuyckens.

Instituto de Ecorregiones Andinas (CONICET – UNJu), Centro de Estudios Territoriales, Ambientales y Sociales (CETAS), Universidad Nacional de Jujuy, Argentina.

Tribunal:

José Carlos Guerrero

Mariana Cosse

Diego Queirolo

Diciembre 2018

AGRADECIMIENTOS

A mi tutor Diego Queirolo por guiarme en este camino, darme para adelante y ayudarme con todas las cosas que fueron surgiendo. También gracias por confiar en mi para hacer este trabajo. Mas allá de esta tesina y lo estrictamente académico compartimos muchas cosas de las cuales aprendí muchísimo.

A mi co-tutora Erica Cuyckens quien me recibió en su lugar de trabajo y aceptó realizar este trabajo juntos. En Jujuy aprendí muchísimo pero también conocí a una gran investigadora.

Al tribunal por sus valiosos aportes conceptuales, pero también por brindarme herramientas que me van a servir en mi vida académica a futuro.

A mi familia que ha estado siempre presente y que me ha ayudado a formarme como persona. Particularmente mi madre y padre que siempre apoyaron en este sueño de estudiar Biología desde el primer día y siempre me dieron energías para llegar a mis logros.

A mis amigos de la facultad, gente apasionada por esta carrera y por la vida con quienes compartí este camino y que gracias a ellos fue mucho mejor. Especialmente Cecilia, Bruno, Lucía y Federico quienes estuvieron ahí en momentos claves de esta tesina. También a mis amigos de la vida quienes supieron entender mi locura y compartir los buenos y malos momentos conmigo.

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	3
<i>Puma concolor</i>	3
Amenazas y estado de conservación	5
La especie en Uruguay.....	7
Modelos de distribución de especie	8
Justificación.....	10
Hipótesis.....	10
Objetivos	11
Materiales y métodos	12
Área de estudio	12
Obtención de registros y elaboración de mapa	13
Análisis de variables y Modelo de Distribución de Especie	14
Cambios de usos del suelo en Uruguay en relación con el puma	17
Resultados	19
Mapa de registros.....	19
Modelaje en MaxEnt.....	20
Análisis de usos del suelo para Uruguay	26
Discusión	27
Perspectivas	35
Conclusiones	36
Bibliografía	37
Anexo 1: Bibliografía de registros	48
Anexo 2: Descripción de variables bioclimáticas y topográficas	50
Anexo 3: Categorías de usos del suelo.....	51

RESUMEN

El puma (*Puma concolor*) es el felino con la distribución más amplia en el continente americano encontrándose en diferentes tipos de hábitats. Actualmente, sus principales amenazas son la fragmentación y la pérdida de hábitat. En Uruguay en 1800 ya se menciona la presencia de la especie y actualmente se cataloga como Amenazada pero no totalmente extinta debido a registros esporádicos en los últimos años. En provincias de Argentina y Brasil a pesar de que hay más registros la especie ésta se encuentra en categorías de amenaza. El objetivo general de este trabajo fue interpretar las causas que determinan la presencia actual de puma en Uruguay y regiones vecinas de Argentina y Brasil modelando su distribución. Para ello se elaboró una base de datos con registros de puma obtenidos de colecciones, bases de datos digitales, revisión bibliográfica e información de expertos. Para elaborar el Modelo de Distribución de Especie (MDE) se utilizó MaxEnt con tres variables bioclimáticas y tres variables topográficas, seleccionadas en base a resultados de modelos preliminares según su aporte al modelo y no correlación. Por último, se evaluó el impacto del cambio de uso del suelo para Uruguay con información disponible para los años 2000, 2008 y 2011. En total se recopilaron 1672 registros, 208 en el área de estudio. El MDE presentó un valor AUC=0,759 y las variables en orden de contribución fueron pendiente, distancia a cuerpos de agua, orientación, estacionalidad de la temperatura, estacionalidad de precipitación y temperatura media anual. En particular, pendiente y orientación están estrechamente relacionadas con los hábitos descritos para la especie. El área fue favorable en su totalidad con un valor máximo de 0,5019. Según el uso del suelo,

en el año 2000 el área no favorable para la especie comprendió 283 km², 3446 km² en 2008 y 6086 km² en 2011. La agricultura y la forestación son los usos del suelo que más han aumentado en los años de estudio causando una disminución del herbáceo natural. Por lo tanto, se concluye que las características ambientales del área pueden explicar que los registros sean esporádicos para Uruguay y los usos del suelo que generan áreas desfavorables para el puma potenciarían esta situación. Se sugiere el modelo fuente-sumidero como posible explicación de su presencia y como modelo a ser testeado. Por último, se apoya la propuesta de existencia de conectividad con países vecinos que están facilitando la recolonización de la especie, por lo que las políticas de conservación deberían ser regionales.

INTRODUCCIÓN

Actualmente existen un total de 5.339 especies de mamíferos en todo el mundo (Wilson & Reeder, 2005) de las cuales 117 se encuentran en Uruguay, incluyendo las extintas (González & Martínez-Lanfranco, 2010). Los mismos son reconocidos por ser piezas claves en la composición y dinámica de los ecosistemas de los que forman parte, incluyendo especies presas y depredadoras repercutiendo directamente en la red trófica del ecosistema. La importancia de este grupo para los seres humanos puede ser directa o indirecta, a través de los servicios ecosistémicos que brindan como el control sobre la abundancia y riqueza de otros mamíferos, reptiles, aves y plantas que pueden afectar las actividades humanas (Kunz *et al.*, 2011), modifican la morfología de arroyos y pueden ser utilizados como atracción turística, entre otros (Nelson, 2009; Ripple *et al.*, 2014). También causan perjuicios y problemas económicos, como la predación sobre el ganado (Dickman *et al.*, 2011) o ser vectores de enfermedades (Delfraro *et al.*, 2003; Feldhamer *et al.*, 2007).

Puma concolor (Linnaeus, 1771) (Carnivora, Felidae)

El puma es un felino de gran tamaño ya que su peso va desde 55 a 65 kg en machos y 35 a 45 kg en hembras, y su longitud total varía entre 2 - 2,3 m y 2,0 - 2,2 m en machos y hembras respectivamente. Además, tiene una amplia distribución que abarca desde el sur de Canadá hasta Tierra del Fuego en Argentina (Curier, 1983). En base al trabajo de Caragiulo *et al.* (2013) actualmente se reconocen tentativamente dos subespecies, *Puma concolor concolor* (Linnaeus, 1771) de distribución sudamericana y *Puma*

concolor couguar (Kerr, 1972) en América del Norte y Central.

Varios autores ponen en evidencia el amplio rango de hábitats en los cuales la especie se encuentra. Nowell y Jackson (1996) describen que se lo puede encontrar desde desiertos áridos a bosques tropicales o bosques fríos de coníferas (Gittleman, 1989), así como también en los Andes en zonas con una altitud mayor a 5800 metros (Redford & Eisenberg, 1992). La preferencia de hábitat parece estar marcada por diversos factores. Por ser un predador que asecha a sus presas el puma debe acercarse antes de emboscarla, para lo cual va a buscar sacar ventaja tanto del terreno (barrancos, afloramiento de rocas, peñascos) como de la vegetación (densidad de arbustos, matorral) (Hansen 1992). Particularmente en lo que tiene que ver con la topografía, el puma prefiere áreas rocosas y de pendientes inclinadas (mayores a 45 grados) (Hornocker, 1969; Logan & Irwin, 1985). En cuanto a la vegetación, muchos estudios han mostrado que prefieren hábitats con vegetación densa, pero puede vivir en hábitats abiertos con un mínimo de cobertura vegetal arbórea o arbustiva (Gittleman, 1989; Macdonald *et al.*, 2010; Chimento & De Lucca, 2014, Holmes & Landré, 2006). La presencia de agua también es importante ya que no puede vivir en zonas que no tengan agua permanente (Shaw *et al.*, 2007). Otro factor importante es la presencia de sus competidores. Sunquist & Sunquist (2009) mencionan que el jaguar (*Panthera onca*) lo lleva a ocupar hábitats más abiertos, aunque se los puede encontrar a ambos en el bosque denso. Para Norteamérica, la presencia de competidores como el lobo gris (*Canis lupus*) y osos (*Ursus spp.*) harían que el puma se retraiga desde áreas abiertas hacia hábitats estructurados para evitar conflictos con los competidores (Ruth & Murphy,

2010). Seidensticker *et al.* (1973) también mencionan la importancia de las presas, el número y la vulnerabilidad de las mismas como determinantes en la preferencia de hábitat de la especie.

Otro aspecto importante relacionado con la historia natural del puma es la dispersión. Se define dispersión como el movimiento de un animal desde su área de nacimiento hacia otros lugares una vez que alcanza la edad de independencia (Bekoff 1989). Mientras que las hembras subadultas tienden a ser filopátricas, los machos subadultos dispersan mayores distancias (Sweaner *et al.*, 2000). Se ha sugerido que esto último sucede para evitar la competencia por recursos y el apareamiento entre individuos emparentados (Logan & Sweaner, 2001). Diversos estudios han registrado medidas de dispersión de individuos mediante el uso de técnicas de telemetría y collares con GPS (Sweaner *et al.*, 2000; Logan and Sweaner, 2000; Thompson & Jenks, 2005; Elbroch *et al.*, 2009).

Amenazas y estado de conservación

La fragmentación, modificación y pérdida de hábitat están entre las principales amenazas que deben enfrentar las poblaciones silvestres (Sounders *et al.*, 1991) y el puma no es ajeno a ellas (Weber & Rabinowitz, 1996; Chiarello, 2000; Azevedo *et al.*, 2013). Otros de los problemas que enfrenta son la disminución de sus presas naturales, la caza furtiva (Caso *et al.*, 2008; Pautasso, 2008), la expansión de las rutas y ferrovías, la minería, la instalación de represas hidroeléctricas (Azevedo *et al.*, 2013) y el atropellamiento (Weber & Rabinowitz, 1996; Chiarello, 2000). Estos factores han llevado

a que al día de hoy se haya documentado su extinción en grandes regiones de su distribución histórica global y se estima que perdió alrededor del 28% de su rango original (Zeller, 2007).

Según la Lista Roja elaborada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) la especie es considerada globalmente como “Preocupación menor” (LC) pero la población de puma es considerada “en declinación” (Nielsen *et al.*, 2016). En la región, también se cataloga como “Preocupación menor” en Argentina (Ojeda *et al.*, 2012) pero la situación del puma cambia de acuerdo con la provincia. En la provincia vecina al Uruguay, Entre Ríos, Muzzachiodi (2007) lo categoriza como “Potencialmente Vulnerable”. En Santa Fé se lo considera “Amenazado” (Pautasso, 2008), en Buenos Aires estaría ocupando menos del 10% de su rango original (De Lucca, 2011) y en las provincias de Corrientes y Misiones no se sabe bien su situación, aunque la especie sí está presente (Soler & Cáceres, 2009; Chimento & Agnolin, 2015). Según la Lista Roja de Brasil es considerado “Vulnerable” (Chiarello *et al.*, 2008) lo que significa que va a haber una reducción de la población en los próximos 100 años, por las mismas causas de hoy en día o por causas no entendidas o desconocidas, además se proyecta que va a declinar el área de ocupación y de ocurrencia y/o va a haber una disminución de la calidad de hábitat. Cabe destacar que en el estado brasileiro de Rio Grande do Sul, fronterizo con Uruguay, se considera “En Peligro” (ERGS, 2014) con una estimación poblacional menor a 250 individuos. Por último, en Uruguay, González y colaboradores (2013) catalogan al puma como una especie amenazada, prioritaria para la conservación y que necesita ser representada por el Sistema Nacional de Áreas

Protegidas (SNAP).

La especie en Uruguay

En Uruguay se menciona su presencia en todo el país (González & Martínez-Lanfranco, 2010), pero actualmente aparece como extinto según varias fuentes de información como UICN (Nielsen *et al.*, 2016) y Canevari y Fernández Balboa (2003), entre otros.

Si hacemos una reseña histórica de la presencia en Uruguay, la especie es mencionada en el año 1800 (Larrañaga, 1923). Años más tarde, Figueira (1894) escribe que el puma “va desapareciendo del país, se halla en los departamentos del Norte y Este (montes de Queguay, Cebollatí, etc)”. Luego, Barlow (1965) menciona al puma como “aparentemente extinto” y lo relaciona con la “amenaza que constituía para la ganadería”. Más tarde, Ximénez *et al.* (1973), designan al puma en la categoría “en franco retroceso” junto con otros mamíferos de nuestro país. La presencia de esta especie en Uruguay fue registrada fehacientemente en los últimos años por el hallazgo de un cráneo, huellas, ejemplares cazados, vocalizaciones y registros fotográficos (Martínez - Lanfranco *et al.*, 2010).

Para explicar los registros de presencia puntuales en diferentes partes de nuestro país, Martínez- Lanfranco *et al.* (2010) propusieron tres vías de acceso. Dos desde Brasil, una siguiendo la Sierra del Sudeste en Río Grande do Sul y la Cuchilla Grande en Uruguay y la otra siguiendo las selvas subtropicales y corredores del Río Uruguay y afluentes y por las Cuchillas Negras y de Haedo. Esto explicaría la presencia en el este,

noreste y norte del país respectivamente. La tercera vía sería el ingreso de individuos desde Argentina por el río Paraná, llegando al litoral oeste de nuestro país. Recientemente, González *et al.* (2016) reportan, pero no cuantifican la presencia de la especie, la cual se encontraría en “baja densidad” en todo el territorio, ocurriendo principalmente en el norte. Ellos también mencionan que la especie no está totalmente extinta en el país debido al flujo de individuos desde Argentina y Brasil por su dinámica metapoblacional, hecho sugerido también por Martínez y colaboradores (2010).

Modelos de distribución de especie

El área de distribución de una especie es aquella fracción del espacio geográfico donde una especie está presente e interactúa de forma no efímera con el ecosistema (Zunino & Palestrini, 1991). La distribución está definida por factores históricos, ecológicos y fisiológicos que varían a lo largo de la distribución donde también van variando las condiciones bióticas y abióticas (Maciel-Matas *et al.*, 2015). Particularmente los modelos de distribución de especies pretenden proveer predicciones detalladas de la distribución de una especie mediante la relación de la presencia o abundancia de la misma con predictores ambientales (Elith *et al.*, 2006; Rodríguez-Soto, 2011). Cuando estos modelos se aplican junto a sistemas de información geográfica, se obtiene información importante para políticas de conservación. Esto se debe a que logran identificar áreas donde se deben aplicar medidas de manejo a una escala adecuada para la especie de interés (Ferraz *et al.*, 2008) y también para establecer relaciones de la presencia de una especie con el uso de la tierra por parte del hombre (Cuyckens *et al.*, 2015), entre otras aplicaciones. Para realizar estos modelos se utilizan datos de

ocurrencia de la especie y datos correspondientes a predictores ambientales. Los predictores ambientales actualmente están disponibles como capas de información geográfica de alta resolución espacial, que pueden ser derivadas de imágenes satelitales (Turner *et al.*, 2003) y capas producto de la interpolación de datos ambientales (Thornton *et al.*, 1997; Hijmans *et al.*, 2005). Además, en este trabajo se utilizó el software MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) para crear un Modelo de Distribución de la Especie (MDE). Soberón y Peterson (2005) proponen el diagrama BAM para poder describir algunos de los resultados de los factores que interactúan para determinar la distribución de una especie, este diagrama fue modificado posteriormente por Soberón (2010) (Fig 1). En este trabajo se considera que MaxEnt representa la región A del mismo.

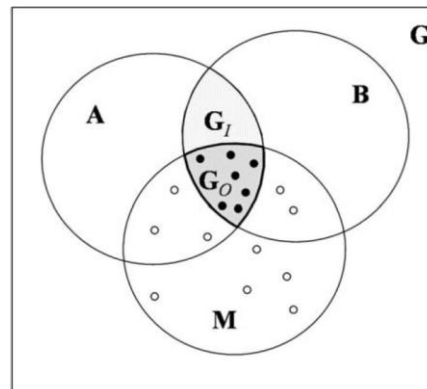


Fig 1. La región **G** representa toda la región geográfica considerada. La región **A** es el área con las condiciones abióticas favorables para la especie. Esta representa una región potencial, probablemente desocupada por la especie en algunos sectores. La región **B** es el área donde las condiciones bióticas son adecuadas para la especie. La región **M** es el área la cual la especie fue capaz de ocupar en un período de tiempo. La intersección $A \cap B \cap M^c = G_I$ representa una región que puede ser potencialmente invadida debido a que los dos tipos de condiciones son adecuadas, pero que la especie no ha sido capaz de alcanzar. Finalmente, $A \cap B \cap M = G_0$ representa el área de distribución actual. Los círculos cerrados representan poblaciones fuente y los círculos abiertos poblaciones sumidero (Imagen de Soberón 2010).

Justificación

La aplicación de modelos de distribución de especie es una herramienta ampliamente

utilizada en la actualidad ya que permite hacer inferencias sobre la relación de una especie con su entorno y con el humano. Este trabajo busca generar información para la comprensión de la situación actual de *Puma concolor* en Uruguay y en un contexto regional, mediante la aplicación de esta herramienta. A pesar de que es una especie de amplia distribución y muy estudiada, los mapas disponibles aún siguen presentando errores. En Uruguay en los últimos años han surgido varios registros puntuales de esta especie. Esto sumado a la importancia de su presencia en el territorio hace necesario profundizar en la comprensión de las características del ambiente que permiten su distribución.

Hipótesis

Uruguay y la región representan un área ambientalmente idónea para la presencia de la especie. Con la realización del Modelo de Distribución para la especie se espera encontrar valores altos de idoneidad ambiental en toda el área de estudio. También identificar las variables ambientales que explican mejor su distribución actual.

Los cambios de uso del suelo en Uruguay explican los registros esporádicos de la especie en el país. La comparación de las áreas más idóneas ambientalmente con las de usos del suelo no favorables para *Puma concolor* va a resultar en un área significativa perdida para la especie.

Objetivos

Objetivo general: Evaluar la presencia de *Puma concolor* en Uruguay y la región a partir del modelaje de su distribución potencial.

Objetivos específicos:

- Elaborar un mapa de registros de la especie.
- Elaborar un mapa de distribución potencial para Uruguay y región.
- Identificar las variables que explican la distribución actual de la especie en la región.
- Proponer un marco teórico para aportar al conocimiento de la especie que permita una posterior elaboración de medidas acordes de conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los Pastizales del Río de la Plata conforman un bioma que abarca una región de poco más de 760.000 km² ocupando parte de Argentina, Brasil y todo Uruguay (Soriano *et al.*, 1992). Recientemente, Bilenka y Miñarro (2004) los dividieron en las subregiones de las pampas y los campos. Los autores definen los pastizales como “una vasta y continua planicie en la que se alternan, a lo largo de grandes distancias, paisajes totalmente planos con otros de relieve ligeramente ondulado. Las mayores elevaciones, que muy raramente superan los 900 m, se localizan en el centro y sur de la provincia de Buenos Aires, norte y sudeste de Uruguay y el sur de Brasil.” Las precipitaciones ocurren a lo largo de todo el año y la temperatura media anual oscila entre los 14°C en el sur y los 18°C en el norte.

El área de estudio comprende toda la superficie de Uruguay y superficie de Argentina y Brasil que presenta este paisaje y para la delimitación de la misma se tuvieron en cuenta los datos de dispersión de *Puma concolor*. Tomando como base distintos trabajos con datos de dispersión de la especie citados en la Introducción, se creó un buffer de 500 km a partir de los límites de Uruguay con la ayuda del programa ArcGIS 10.1 (Environmental Systems Research Institute Inc.) y la herramienta de análisis *proximity* para delimitar el área de estudio (Fig. 2). El software es un Sistema de Información Geográfica (SIG) el cual permite realizar análisis espaciales, crear y visualizar mapas, entre otros (ESRI, 2012, <https://www.arcgis.com/features/features.html>).



Fig 2. Mapa de Sudamérica con el área de estudio delimitada por un buffer de 500 km a partir de los límites de Uruguay.

Obtención de registros y elaboración de mapa

Se obtuvieron datos de presencia de *Puma concolor* a partir de bibliografía, datos de colecciones, bases de datos digitales e información brindada por expertos (Anexo 1). Si los datos provenían de colecciones se registraron nombre de la colección y número de especimen. Para todos los casos se consideró el tipo de registro (si estaba especificado), coordenadas geográficas, año, localidad, estado, departamento o provincia (según correspondiera), país, fuente y observaciones. Para evaluar la fidelidad de los datos, el primer paso fue corroborar que el dato estuviera dentro del rango de distribución conocido para la especie. Los datos brindados por expertos no fueron corroborados ya que este tipo de fuente se consideró de alta fidelidad. No se utilizaron registros de la

base de datos Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (Edwards, 2004, <https://www.gbif.org/>) ya que muchos de ellos no tienen coordenadas precisas.

Se elaboró una base de datos con registros de Argentina, Brasil y Uruguay. A continuación, se representaron las localidades comprendidas en el área de estudio elaborando un mapa con ArcGIS 10.1. En este mapa los registros fueron separados en dos categorías: registros históricos que corresponden a años anteriores al 2000 y registros recientes que comprenden los años 2000 a 2014. Luego se hizo un análisis de la frecuencia de registro según la metodología (por ejemplo, observación directa, huella, fotografías, etc).

Análisis de variables y Modelos de Distribución de Especie

Se utilizó el software MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) ya que estima la idoneidad de una especie siguiendo el principio de máxima entropía, esto significa que encuentra la distribución más amplia o cercana a la uniforme, teniendo como restricción el uso de los valores promedios de un conjunto de variables tomadas del área de estudio objetivo (Phillips *et al.*, 2006). Las variables que utiliza son, por un lado, una base de datos de solo presencia que es con lo que comúnmente se cuenta en comparación con base de datos de presencia-absencia (Royle *et al.*, 2012), siendo esta una de las principales ventajas de MaxEnt. Por otro lado, necesita datos de distintas variables que suelen ser del tipo bioclimáticas y topográficas. Para esto se descargaron las 19 variables bioclimáticas globales de Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005, <http://www.worldclim.org/>), aguas continentales para los países de estudio de la base de datos espaciales de The

Digital Chart of the World facilitada por DIVA GIS (Hijmans *et al.*, 2012, <http://www.diva-gis.org/gdata>) y por último, la variable altitud fue descargada de The CGIAR Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI) (Jarvis *et al.*, 2008, <http://srtm.csi.cgiar.org/>). A partir de la variable altitud se derivaron las variables pendiente y orientación con las herramientas *Slope* y *Aspect* de ArcGis 10.1 respectivamente. Y a partir de la variable aguas continentales se crearon otras dos, distancia a cuerpos de agua y distancia a lagos, con la ayuda de la herramienta *Euclidean distance* de ArcGis 10.1. (Anexo 2). La resolución de los mapas ráster de cada pixel del mapa tiene un área de 0,752 km².

En cuanto a las características seleccionadas para hacer los modelos se usaron 70% de los datos para entrenar y 30% para probar los mismos y se seleccionó la opción de muestra aleatoria (*random seed*) en el panel de configuración para que en cada repetición el programa utilice un conjunto de puntos diferente para probar cada modelo. Se generaron 10000 puntos al azar y como método de remuestreo se eligió *bootstrap* con 1 réplica. Por último, se utilizó una salida logística que ofrece un rango de valores de 0 a 1 que predice mejor la probabilidad de “solo presencia” que la salida cruda (“*raw*”) (Phillips & Dudik, 2008). Como los registros de presencia no fueron producto de un muestreo estandarizado presentan un desvío espacial y para su corrección se creó una grilla de desvíos (*bias grid*) con la función Kernel de ArcGis 10.1. La misma crea un raster con valores de densidad de puntos para utilizar en MaxEnt (Cuyckens *et al.* 2017).

Se realizaron diferentes estrategias metodológicas que constaron de un Modelo Exploratorio y dos modelos preliminares (denominados Modelo Preliminar 1 y 2) previos

al Modelo Definitivo. En MaxEnt se corrió un primer Modelo Exploratorio con todas las variables y se realizó una repetición.

Con los resultados del Modelo Exploratorio se estudió la correlación de las variables mediante el uso del software de análisis estadístico InfoStat (Di Rienzo, *et al.*, 2002, <http://www.infostat.com.ar/>), ya que si hay algunas que aportan en alto porcentaje al modelo pero están correlacionadas no suman información y esto influye directamente en la elección de variables a incluir en el modelo definitivo. Tomando en cuenta los resultados y las variables que contribuyeron en mayor porcentaje al modelo, se hicieron dos modelos preliminares con variables no correlacionadas (Modelo Preliminar 1 y 2). El Modelo Preliminar 1 cuenta con las variables: orientación, temperatura media anual, estacionalidad de precipitación, estacionalidad de la temperatura, distancia a cuerpos de agua y pendiente. Por otro lado, el Modelo Preliminar 2 cuenta con las variables: orientación, temperatura media del cuarto más cálido, estacionalidad de precipitación, estacionalidad de la temperatura, distancia a cuerpos de agua y pendiente.

El siguiente paso fue seleccionar el modelo de mayor idoneidad de hábitat usando el Criterio de Información de Akaike (AIC) que es una medida de la calidad relativa de los modelos estadísticos (Burnham & Anderson, 2002). Esto se hizo usando el software ENMtools (Warren *et al.*, 2009, <http://enmtools.blogspot.com.ar/>) que compara valores de AIC, el modelo con menor valor es el que mejor se ajusta a los datos (Akaike, 1974). Luego de este análisis con ENMtools, se corrió el Modelo Preliminar 1 con 100 réplicas con el método de remuestreo *bootstrap* para mejorar el poder estadístico, y de le llamó Modelo Definitivo.

A partir de uno de los resultados que es un rango continuo de valores de idoneidad se aplicó un umbral de corte al modelo. Éste es un valor que sirve para obtener un mapa binario de ausencia-presencia en el cual valores por debajo del umbral se consideran ausencias y valores por encima presencia de la especie en estudio (Pliscoff & Fuentes-Castillo, 2011). De la salida logística de los resultados de MaxEnt para el modelo promedio (100 corridas) se eligió 0,1885 (*Fixed cumulative value 1 Logistic threshold*) como el valor fijo del umbral. En el mapa se visualizan en blanco las áreas con una idoneidad ambiental menor a 0,1885, en verde entre 0,1885 y 0,25, en naranja entre 0,25 y 0,5 y en rojo mayor a 0,5.

Cambios de uso de suelo en Uruguay en relación con el puma

En lo que respecta al cambio de uso del suelo para Uruguay, se descargaron archivos vectoriales de extensión *.shape* sobre los cambios de la cobertura física y biofísica del suelo para Uruguay en los años 2000, 2008 y 2011 que consta de 17 clases. Esta información fue generada por la Dirección Nacional de Ordenamiento Territorial (DINOT) y el Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA) disponibles en la web (Blum *et al.*, 2015, <http://sit.mvotma.gub.uy/>). De las 17 clases disponibles se realizó una clasificación en dos categorías según su historia natural en favorables y no favorables. Las clases consideradas favorables fueron: plantación forestal, frutales, herbáceo natural, arbustos, monte nativo, palmares, área natural inundada, áreas desnudas y áreas urbanas dispersas. Las consideradas no favorables fueron: cultivo regado >4-5 ha, cultivo seco >4-5 ha, cultivos pequeños <4-5 ha, equipamiento urbano, área urbana, canteras, areneras, minas a cielo abiertos, aguas

artificiales y aguas naturales (Anexo 3). Una vez unidas las capas de registros y las tres capas de uso del suelo, se asignó una probabilidad de 0 a los píxeles con usos del suelo no favorables, coloreados en rojo, y el resto con el valor de idoneidad ambiental obtenido anteriormente en el MDE, coloreados en escala de grises. Luego se realizó una aproximación al área perdida para el puma debido al uso de la tierra por parte del humano, como se ha estudiado en otros trabajos ya realizados con grandes carnívoros (Cuyckens *et al.*, 2017).

RESULTADOS

Mapa de registros para el área de estudio

Se recopilaron un total de 1672 registros de los cuales 208 están comprendidos en el área de estudio. Del total de registros, los que no contaban con información de año fueron 73 y los históricos (anteriores a 2000) fueron 26. Por otro lado, los recientes (2000-2014) fueron 125 (Fig 3). Es importante mencionar no se tomaron en cuenta datos de Paraguay por eso aparece en blanco en la Figura 3.

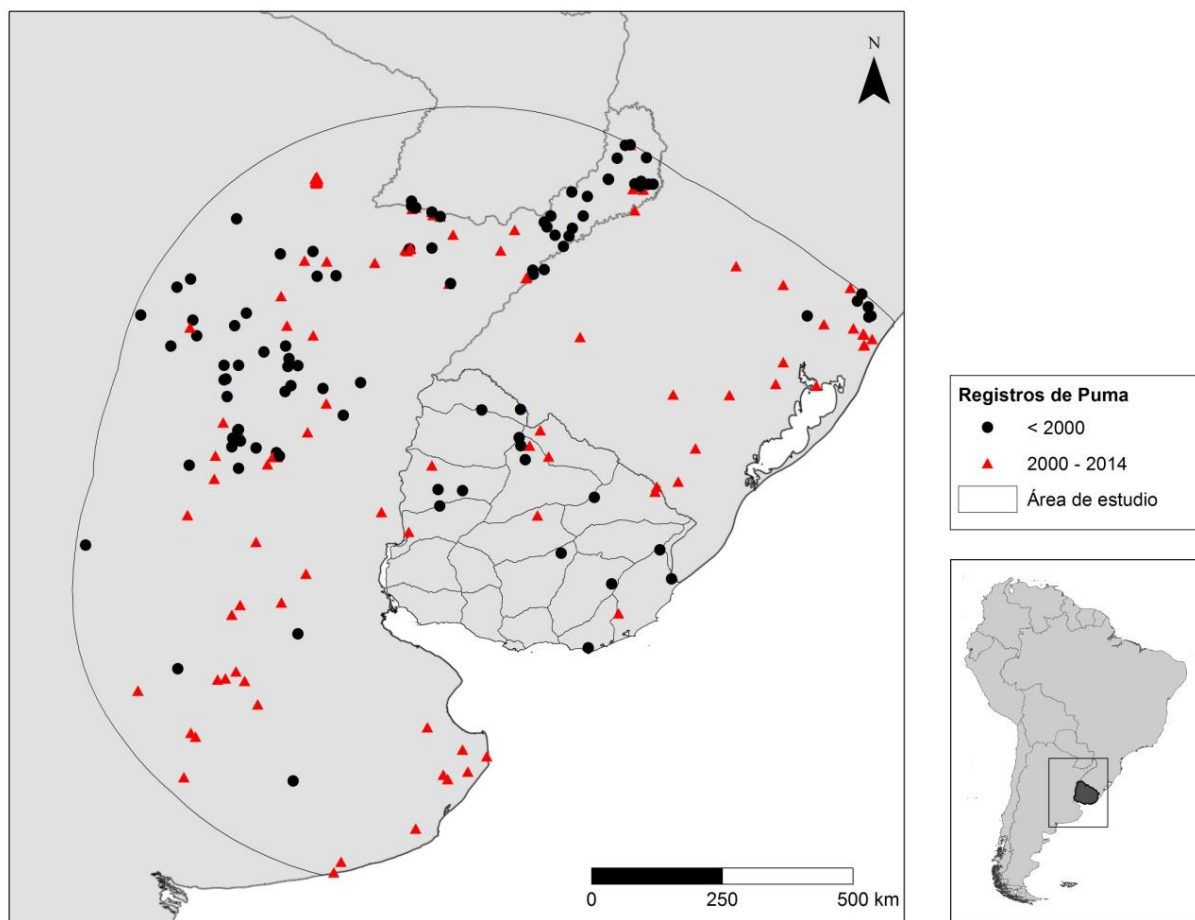


Fig 3. Mapa de América del Sur con recuadro marcando el área de interés (derecha abajo). Mapa ampliado del área de interés. Con una línea se muestra el área de estudio delimitada con un buffer de 500 km a partir de los límites de Uruguay. Registros históricos (●) y registros recientes (▲) de presencia de *Puma concolor* para el área de estudio.

En la figura 4 se muestra la gráfica con los distintos tipos de registros y su correspondiente porcentaje sobre el total de los mismos. Observación directa, huellas y fotografías son los tres tipos de registros con mayor porcentaje superando el 15%.

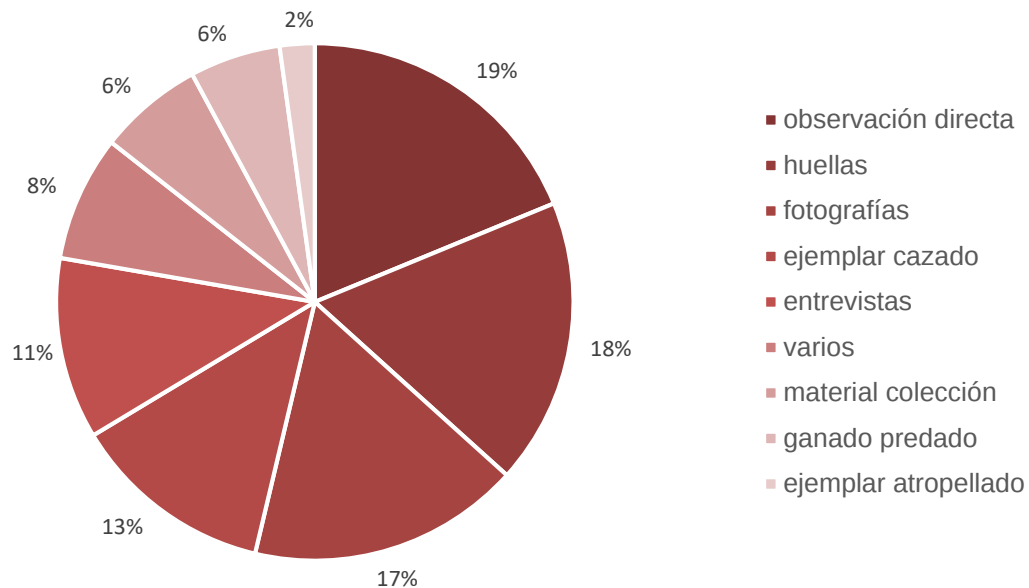


Fig 4. Gráfica con tipos de registro de *Puma concolor* para el área de estudio. Las categorías y su porcentaje son: observación directa (19%), huellas (18%), fotografías (17%), ejemplar cazado (13%), entrevistas (11%), varios (8%), material de colección (6%), ganado predado (6%) y ejemplar atropellado (2%).

Modelaje en MaxEnt

El primer modelo realizado, denominado Modelo Exploratorio presentó un AUC=0,755. Las variables que contribuyeron en mayor porcentaje al modelo fueron: pendiente 21.5%, temperatura media del cuarto más cálido 12.5%, temperatura media anual 9.1%, orientación 8%, estacionalidad de la temperatura 7.6%, distancia a cuerpos de agua 7.5%, temperatura media del cuarto más húmedo 6.9% y estacionalidad de precipitación 4.9%.

Una vez obtenidas las variables de mayor contribución al modelo que no presentaban correlación, se corrieron los dos Modelos Preliminares. El Modelo Preliminar 1 presentó un valor de $AUC=0.706$. El orden de las variables de acuerdo a su porcentaje de contribución al modelo fue: pendiente 31.3%, temperatura media anual 22.2%, estacionalidad de la temperatura 15.1%, distancia a cuerpos de agua 13.6%, orientación 12.1% y estacionalidad de precipitación 5.5%. Por otro lado, el Modelo Preliminar 2 presentó un valor de $AUC=0.710$. El orden de las variables de acuerdo a su porcentaje de aporte al modelo fue: temperatura media del cuarto más cálido 31.4%, pendiente 26.2%, estacionalidad de la temperatura 11%, orientación 10.9%, distancia a cuerpos de agua 10.5% y estacionalidad de precipitación 10%.

Los resultados de ENMtools fueron 6412.36297 para el Modelo Preliminar 1 y 6415.91753 para el Modelo Preliminar 2. Por lo que se procedió a correr el Modelo Preliminar 1 con 100 réplicas para obtener el Modelo Definitivo, del cual se detallan los resultados a continuación.

En la Figura 5 se muestra la gráfica que compara la proporción de falsos positivos (1-especificidad) en función de verdaderos positivos (sensitividad). Se establece que un modelo es más preciso cuando la proporción de falsos positivos es menor a la de verdaderos positivos y gráficamente se observa como una curva denominada Característica Operativa del Receptor (ROC) que delimita un Área Bajo la Curva (AUC). Si el valor de $AUC < 0,5$ significa que el modelo predice de manera inferior que al azar, $AUC = 0,5$ significa que el modelo predice igual que al azar y $AUC > 0,5$ que predice mejor

que al azar (Plischoff & Fuentes-Castillo, 2011). El Modelo Definitivo presenta un valor de AUC = 0.759 (Fig 5).

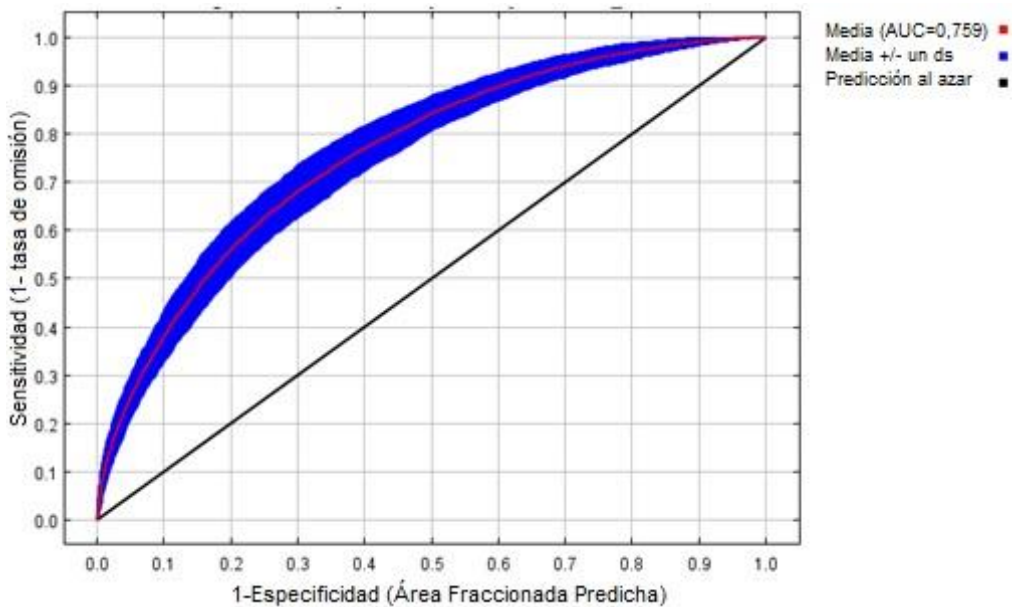


Fig 5. Gráfica de área fraccionada predicha en función de sensibilidad para el Modelo Definitivo corrido en MaxEnt. En rojo está representada la curva que determina el Área Bajo la Curva (AUC) con valor 0,759, en sombreado azul el desvío estándar (ds) de $\pm 0,024$ y en negro la línea que indica como sería si la predicción fuese al azar.

En la Tabla 1 se muestran las variables bioclimáticas y topográficas elegidas y su contribución en el Modelo Definitivo. Las dos variables de mayor contribución fueron: pendiente y distancia a cuerpos de agua con un 21.4% y 20% respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Variables bioclimáticas y topográficas utilizadas y su porcentaje de contribución en el Modelo Definitivo en MaxEnt para la distribución de *Puma concolor* en el área de estudio.

variable	% de contribución
pendiente	21.4
distancia a cuerpos de agua	20
Orientación	16.4
estacionalidad de la temperatura	15.2
estacionalidad de precipitación	13.9
temperatura media anual	13

Otro de los resultados del modelo son una serie de curvas de respuesta que muestran como se modifica la probabilidad de presencia de la especie si una variable elegida cambia mientras las otras se mantienen fijas en su valor promedio (Fig 6). En lo que respecta a la pendiente, un aumento no varía mucho la aptitud de hábitat salvo cuando el valor pasa los 90° (no mostrado en la gráfica) que es donde la aptitud baja. De las gráficas de distancia a cuerpos de agua y estacionalidad de temperatura se puede inferir que a valores menores es mayor la aptitud de hábitat, lo contrario pasa con la estacionalidad de la precipitación. Las variables aspecto y estacionalidad de la temperatura presentan comportamientos particulares, la primera presenta el valor máximo de aptitud en 40° mientras que la segunda alrededor de los 20°C.

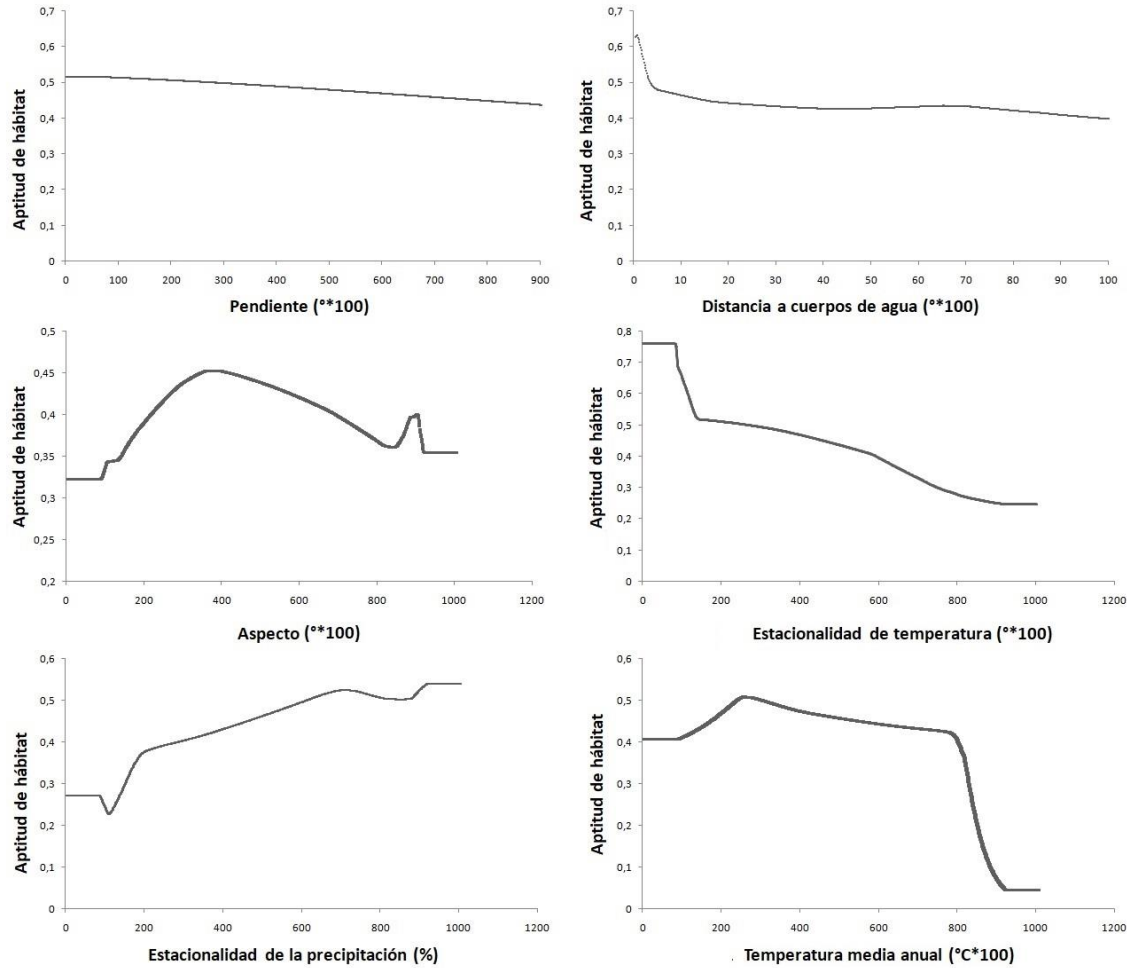


Fig 6. Curvas de respuesta de influencia de cada variable en la predicción del modelo para la distribución de *Puma concolor* en el área de estudio. En el eje x se presenta cada variable y en el eje y los valores de la salida logística.

Por último, en la figura 7 se presentan los resultados del test de Jackknife que mide la importancia de cada variable (Phillips *et al.*, 2006) (Fig 7). Como se observa ninguna de las variables por si sola tiene una ganancia igual o mayor al modelo con todas las variables lo que significa que todas deben ser consideradas en el modelo final.



Fig 7. Gráfico de barras de test de Jackknife para las distintas variables utilizadas. Por variable, en celeste se muestra como sería el modelo si la variable en cuestión no se tomara en cuenta, en azul si solo se hiciera el modelo en base a ésta y en rojo el resultado del modelo con todas las variables.

El mapa resultante del Modelo de Distribución de la Especie (MDE) con los rangos de idoneidad ambiental para *Puma concolor* (Fig 8), muestra que toda el área de estudio es idónea ambientalmente para la especie.

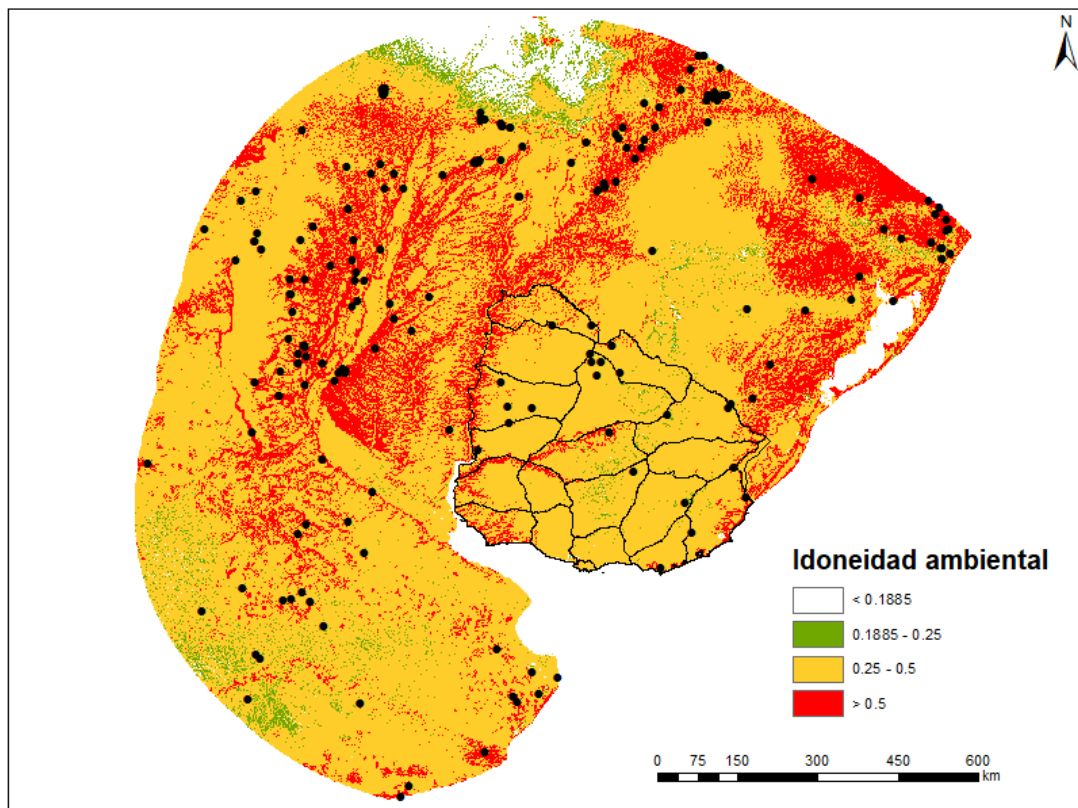


Fig 8. Mapa del área de estudio con rango de idoneidad ambiental para la presencia de *Puma concolor* en el área de estudio. En lugares con idoneidad menor a 0.1885 se considera que la especie estaría ausente.

Análisis de usos de suelo para Uruguay

En la figura 9 se presentan los tres mapas correspondientes al uso del suelo para Uruguay en 2000, 2008 y 2011 junto con la idoneidad para el puma. En el año 2000 el área considerada no favorable para la presencia de la especie era equivalente a 283 km², en 2008 se incrementó a 3446 km² y en 2011 resultó ser de 6086 km² como consecuencia del cambio de uso del suelo.

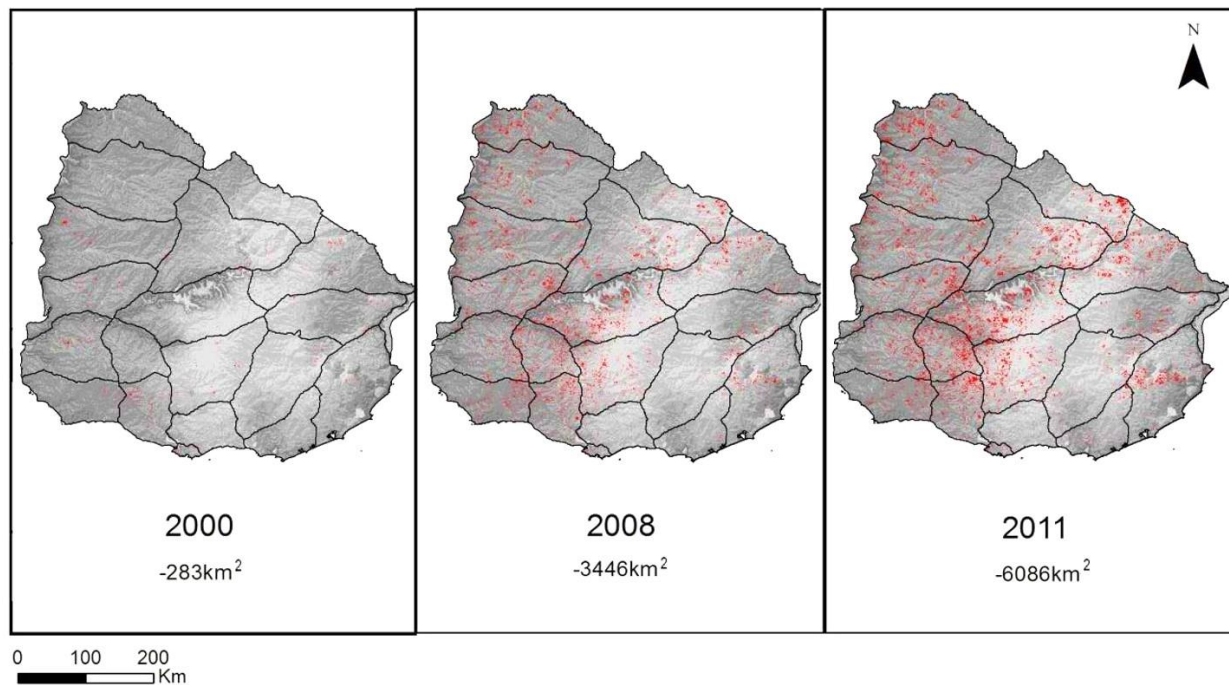


Fig 9. Mapas de uso del suelo para Uruguay en los años 2000, 2008 y 2011 representando en rojo pixeles con favorabilidad igual a 0 para la presencia de *Puma concolor* según el uso del suelo correspondiente. En escala de grises pixeles correspondientes a diferentes grados de idoneidad para la presencia de la especie en el país. También se indica la superficie favorable perdida en kilómetros

DISCUSIÓN

En lo que respecta al primer objetivo que fue la elaboración de un mapa con los registros de la especie, se reunieron una mayor cantidad de registros recientes que de históricos. Haciendo énfasis en el tipo de registros, la observación directa de individuos representó el mayor porcentaje (19%) siendo similar a huellas (18%) y fotografías (tanto directas como de cámaras trampa) (17%). Estos resultados son comparables a los encontrados en otros trabajos, por ejemplo, Soler y Cáceres (2009) para la provincia de Corrientes encontraron 22 tipos de evidencias, donde el mayor porcentaje fueron huellas, seguido por observación directa, individuos atropellados, fecas y arañazos, en ese orden.

El segundo objetivo fue elaborar un mapa de distribución potencial para Uruguay y la región. Todo el país y la región comprendida dentro del buffer de 500 km a partir de los límites de Uruguay resultó idóneo para la presencia de la especie. En este punto es importante mencionar que el valor máximo de idoneidad para toda el área es de 0,5019, valor que podría considerarse bajo en la escala entre 0 y 1 (Marino *et al.*, 2011; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011; Cuyckens *et al.*, 2015). De todas maneras, el valor de idoneidad está apoyado por el buen poder de discriminación del modelo determinado por el valor de AUC (Thullier *et al.*, 2009), que depende del número de presencias y del tamaño del área de estudio (Lobo *et al.*, 2008). Estas características pueden hacer que el valor este artificialmente sobre-estimado por la distancia entre puntos que el programa utiliza para hacer el modelo y los puntos de testeo (Hijmans, 2012). Para evitarlo se acotó el tamaño del área de estudio a una distancia de 500 km a partir de los límites de Uruguay considerando datos de dispersión aportados por la bibliografía consultada, como se

describe en la sección materiales y métodos. No es rechazada la primera hipótesis que planteaba que Uruguay y la región representan un área ambientalmente idónea para la presencia de la especie. Pero con la salvedad que los valores de idoneidad encontrados no son altos, como se enunciaba en la predicción.

El tercer objetivo fue identificar las variables que explican su distribución actual. De las variables que más inciden en el modelo algunas topográficas como pendiente y orientación podrían estar relacionadas con los hábitos descritos para la especie. Ha sido citado en la bibliografía que el puma prefiere áreas rocosas y de pendientes inclinadas (mayores a 45 grados) (Hornocker, 1969; Logan & Irwin, 1985). Sin embargo, Uruguay geográficamente se encuentra en una zona de transición entre las mesetas brasileñas y las llanuras pampeanas, lo que determina un paisaje de penillanura ondulada. Estas ondulaciones son de poca altura, en donde se destacan cerros y serranías, siendo el cerro Catedral el punto más alto del territorio a 513,6 metros de altura (SGM, 2018). Esto determina que el hábitat en Uruguay sería distinto al de su máxima preferencia.

Corresponde mencionar que en este trabajo se utilizaron sólo variables bioclimáticas y topográficas por la disponibilidad de éstas a la escala de trabajo, pero hay otros factores que pueden incidir de forma significativa en la distribución de una especie y tal vez puedan explicar mejor su distribución. Un ejemplo puede ser la vegetación. Se ha documentado la presencia de la especie en todos los tipos de bosques, así como en tierras bajas y desiertos (Macdonald *et al.*, 2010) y ambientes abiertos o con más

vegetación dependiendo de la disponibilidad de presas (Elbroch & Wittmer, 2012). Específicamente en Uruguay predomina el ecosistema pastizal ocupando un 65% del territorio, pero su superficie se ha visto reducida significativamente en las últimas décadas por la intensificación de la producción agrícola (MVOTMA, 2014). Así que a pesar de que el pastizal sea un ambiente que la especie pueda utilizar, a la hora de analizar si el puma lo utiliza o no en Uruguay hay que tener en cuenta que es el ambiente más modificado y, a su vez, el más extenso. También, como fue mencionado en la introducción, la presencia y número de presas puede ser otro factor importante. Dada la práctica de la ganadería en Uruguay desarrollada en el ecosistema predominante y los reportes ya existentes de predación de puma sobre ganado (De Lucca, 2011; González *et al.*, 2016), puede ser que la especie se alimente de estos animales también en el país.

En lo que se refiere al último objetivo del trabajo, los cambios de uso del suelo no mostraron cambios muy significativos en cuanto a área perdida para la presencia de la especie durante el período de tiempo analizado. Esto permite rechazar la predicción de la segunda hipótesis que decía que los cambios de usos del suelo iban a representar un área significativa perdida para el puma. Los usos del suelo que se categorizaron como no favorables son aquellos ambientes considerados actualmente como muy antropizados o aquellos que el puma no utiliza naturalmente (por ejemplo, acuáticos propiamente dichos, áreas urbanas, etc). Algunos ambientes antropizados, como las forestaciones, han sido utilizadas por el puma (De Angelo, 2009) por lo que fueron categorizadas como favorables. Otros registros como lo son los de las rutas, campos de soja y lotes agrícolas, ambientes que *a priori* no serían propicios para su presencia si son

utilizados como rutas de dispersión o pasaje, hecho observado por Thompson & Jenks (2005).

Estos cambios de uso del suelo podrían ganar importancia si son analizados a lo largo del tiempo y en contexto con la situación de Uruguay. Bilenca y Miñaro (2004) mencionan que hay una pérdida generalizada de pastizales observada en el ámbito regional. Dentro de éstos, la situación global del ecosistema pampeano cambió a partir de mediados del siglo XIX con la introducción de ganado ovino y ocupación masiva de tierras por parte de personas dedicadas a la ganadería y agricultura. Como posteriormente mencionan Chimento y De Lucca (2014), estos hechos fueron determinantes en la contracción poblacional de la especie. Los mapas de regiones agropecuarias (MGAP-DIEA censo general agropecuario 1990 y 2000) muestran que el campo uruguayo ha sufrido entre 1990 y 2000 cambios importantes en el uso del suelo, con una pérdida de 7,7% de los pastizales naturales, lo que equivale casi a un millón de hectáreas. En Uruguay las principales actividades que generan sustitución de los ecosistemas son la agricultura (trigo-soja), la forestación y la minería (Brazeiro *et al.*, 2015), además de la ganadería (Bilenca y Miñarro, 2004). Los cultivos cerealeros han ido en aumento desde 5.550 km² en 2000 a 7.800 km² en 2008 hasta alcanzar aproximadamente 12.500 km² en 2011. El porcentaje de superficie terrestre plantado de *Pinus* y *Eucalyptus* pasó de 3,5% en 2000 a 5% en 2008 llegando a 5,5% en 2011 (aproximadamente un millón de hectáreas) (MVOTMA, 2014). Estas dos actividades fueron las que marcaron un descenso del 5,65% de la cobertura de herbácea natural en el territorio uruguayo (Blum *et al.*, 2015).

Analizando estos resultados y haciendo una puesta a punto, tenemos un escenario ambientalmente idóneo para la presencia de la especie aunque de idoneidad de hábitat baja. Los resultados de cambios de usos del suelo pueden estar potenciando esta situación: si a una baja idoneidad ambiental le sumamos el incremento de cambios de usos del suelo desfavorables para la presencia del puma se podrían generar consecuencias a una escala mayor que trasciende la pérdida en términos de superficie.

Complementariamente a los resultados que pueden arrojar las variables ambientales o de uso del suelo, distintos autores han propuesto la dinámica metapoblacional para explicar la presencia de la especie en Uruguay (Martínez-Lanfranco *et al.*, 2010; González *et al.*, 2016). Adicionalmente en este trabajo se propone la dinámica fuente-sumidero como otra hipótesis a desarrollar a futuro. Stoner (2004) menciona para esta misma especie, que mientras que el concepto de metapoblaciones enfatiza el tamaño y distancia entre parches de hábitats a través del paisaje, el modelo fuente-sumidero se enfoca en los procesos denso-dependientes que ocurren entre los parches. Este modelo propuesto originalmente por Pulliam (1988) asume que la calidad de hábitat varía entre parches. Las poblaciones que se encuentren en los parches más productivos (fuentes) generan individuos excedentes que emigran a áreas de menor calidad de hábitat donde los factores no son suficientemente aptos para que la especie desarrolle su historia de vida allí pero en los cuales pueden reproducirse (sumideros). Las ventajas que presenta este modelo para explicar la presencia del puma se relaciona con la dificultad de medir eventos de extinción o recolonización en especies que viven muchos años y tienen una amplia distribución (Harrison 1994), que presentan gran flexibilidad espacial (en cuanto

a su densidad) y fuertes habilidades de dispersión (Pierce *et al.*, 1998; Sweanor *et al.*, 2000), haciendo que la delimitación de poblaciones discretas sea difícil (Pierce & Bleich, 2003). Entonces tomando como base esta teoría, Uruguay podría funcionar como un sumidero.

En este escenario la pregunta de cómo conservarlo gana interés. Para el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) es considerada una especie rara y que requiere especial consideración mas allá de su grado de amenaza (González *et al.*, 2013). Por otro lado, uno de los objetivos del SNAP como sistema es contribuir al desarrollo socioeconómico (Ley 17.234), por lo que es necesario encontrar una posición que contemple ambos aspectos ante la presencia esporádica de individuos de esta especie en el país. Considerando que a partir de los presentes resultados no se puede proponer la creación de áreas protegidas con hincapié en la conservación del puma, si se pueden plantear planes de manejo del ambiente en algún momento si se encuentra una población en áreas pertenecientes o no al SNAP. Si coincide con áreas que pertenecen, sería necesario la revisión de la regulación de actividades en conformidad con la zonificación de cada una teniendo en cuenta la categoría a la cual pertenece el área (por ejemplo, Paisaje Protegido Valle del Lunarejo). Para la conservación no solo son importantes las leyes sino también la educación a través de programas de educación ambiental (ReNEA, 2014), talleres con los pobladores de las localidades (Quáizel, 2016), entre otros.

Un aspecto discutido a nivel regional es la existencia de conectividad de poblaciones

entre países vecinos. Autores como Azevedo *et al.* (2013) sugieren la existencia de una conectividad aparente de las poblaciones de Brasil con la de los países vecinos, pero también mencionan que no hay información sobre la dinámica fuente-sumidero de la especie. Para Argentina, De Angelo (2009) también señala que las poblaciones del noreste serían continuas con las de países vecinos. En Uruguay, Martínez-Lanfranco *et al.* (2010) analizando la situación de la especie en el país y región, propusieron tres vías de ingreso de individuos al país. Éstas últimas podrían funcionar como corredores, definidos éstos como el grado en el cual el paisaje facilita o impide el movimiento de la especie entre parches con recursos (Taylor *et al.*, 1993). Un ejemplo son los ríos, ya citados como corredores de varias especies incluyendo el puma (Thompson & Jenks, 2010). En este contexto los corredores no solo facilitarían la dinámica fuente-sumidero anteriormente descrita, sino que cumplirían un rol importante en la potencial recolonización. En este sentido, Chimento & De Lucca (2014) plantean para el sur de Córdoba que la conectividad entre poblaciones cercanas, podría garantizar la viabilidad de la población del sur de la provincia y, desde allí, su conectividad con el noroeste de Buenos Aires y el sur de Santa Fé. Varias regiones de Argentina muestran señales de repoblación por parte del puma como Corrientes (Di Blanco *et al.*, 2008; Soler & Cáceres, 2009, Chimento & Agnolin, 2015), Buenos Aires (De Lucca, 2014) y Entre Ríos (Muzzchiodi, 2007; Chebez, 2009). Esto se suma a la capacidad del puma para sobrevivir en ambientes altamente modificados y por la recuperación de presas menores o la presencia de presas exóticas (Novaro *et al.*, 2000). Un abordaje interesante para constatar la recolonización es el de la genética de paisaje. Castilho y colaboradores (2011) correlacionaron la conectividad del paisaje con el flujo génico de

la especie en el sur de Brasil. Sus resultados arrojaron que no había estructura genética entre los sitios de muestreo por lo que todos los pumas estaban conectados por áreas que permitían su movimiento.

Con todo lo planteado anteriormente se pueden sugerir distintas hipótesis para explicar su presencia en Uruguay. Por un lado, podría ser parte de la dinámica fuente-sumidero como sumidero o ser una zona de pasaje de individuos en dispersión o que los individuos que llegan se establezcan por lo que se estaría dando una recolonización del territorio. Pero si se quiere hablar de recolonización en Uruguay no hay que dejar de tener en cuenta que a nivel regional donde si hay listas rojas o el puma ha sido evaluado a nivel de estado o provincia, su situación está comprometida. Las políticas de conservación de Argentina, Brasil y Uruguay no tienen en cuenta la dinámica fuente-sumidero de ésta y otras especies ni la existencia de corredores, por lo que es urgente la elaboración de medidas de conservación a nivel regional. Evidencia de que no hay una población propiamente dicha son los registros y relatos esporádicos en espacio y tiempo sobre su presencia. El último registro publicado data del año 2016 donde un cazador observó un individuo a través su mira térmica en las proximidades de la ciudad de Aigúa, Maldonado (Prigioni *et al.*, 2018). Este además de ser el registro más austral publicado para nuestro país, suma el despoblamiento rural como causa a las mencionadas como facilitadoras de la recolonización. En este trabajo también se vuelven a mencionar las vías de ingreso propuestas por Martínez y colaboradores (2010).

El trabajo de esta tesina pretende ser un aporte al conocimiento de uno de los mamíferos de gran porte de la región con una situación particular para Uruguay y en toda su distribución debido a los problemas de conservación que enfrenta (fragmentación y pérdida de hábitat, caza, etc) y por su rol tanto ecológico como cultural. Los resultados proporcionan puntos de partida para diferentes discusiones que ayudan a entender su situación y a encarar a futuro otras investigaciones. También como disparadores de posibles debates sobre su conservación en Uruguay, sobretodo teniendo en cuenta que los usos del suelo por parte del humano están jugando un papel importante en el decrecimiento de toda la biodiversidad.

Perspectivas

- Añadir otras variables para realizar el Modelo de Distribución de Especie como lo son variables antrópicas, densidad de presas autóctonas y exóticas y presencia de competidores. Si no están disponibles generarlas.
- Emplear otras herramientas para evidenciar la dinámica fuente-sumidero y el papel de Uruguay en la misma. Las técnicas moleculares pueden ser útiles para esto.
- Generar instancias de debate en torno a la presencia de la especie en el país con actores políticos y sociales para llegar a un consenso ante su presencia.
- Aplicar la misma metodología al rango total de distribución conocida actual de la especie.

Conclusiones

- El área de estudio es favorable para la presencia de *Puma concolor*, aunque el bajo valor de idoneidad podría explicar los registros esporádicos para Uruguay.
- La presencia de la especie en Uruguay y la región está determinada por múltiples factores. En el caso de Uruguay los cambios de usos del suelo desfavorables se suman al efecto de la baja idoneidad ambiental.
- En vista de la baja idoneidad ambiental, el incremento de cambios de uso del suelo a futuro, los objetivos del SNAP y el estado de conservación en la región, la conservación de la especie debería ser más relevante en Uruguay.
- En un escenario de recolonización y dispersión a través de corredores, las medidas de conservación deben ser a nivel regional.

BIBLIOGRAFÍA

Administración de Parques Nacionales - Sistema de Información de Biodiversidad [en línea], Argentina, 2010. <https://www.gbif.org/publisher/979dd240-16f7-11df-b5b3-b8a03c50a862>

Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. IEEE transactions on automatic control, 19(6), p.716-723.

Arechavaleta, J. (1887). Contribución a la fauna de la República Uruguay, Mamíferos. Revista Ciencias y Letras. 1(6)4, p.19-431.

B, H. (1955). Santa Teresa y San Miguel. La restauración de las Fortalezas. La formación de sus parques. Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología. 13, p.39-433.

Azevedo, F. C., Lemos, F. G., Almeida, L. B., Campos, C. B., Beisiegel, B., Cunha da Paula, R., Crawshaw Jr., P. G., Paschoaletto, H. M., Oliveira, T. G. (2013). Avaliação do risco de extinção da Onça-parda *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira. Instituto Chico Mendes da Conservação da Biodiversidade*, 3(1), p.107-121.

Barlow, J. C. (1965). *Land mammals from Uruguay: ecology and zoogeography*. Tesis de Doctorado, University of Kansas.

Bekoff, M. (1989). Behavioral development of terrestrial carnivores. En: J. L. Gittleman, ed. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. New York, USA., Cornell University Press, p.89–124.

Bilenca, D., Miñarro, F. (2004). *Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Buenos Aires. Fundación Vida Silvestre Argentina.

Blum, A., Álvarez, A. & Gallego, F. (2015). *Atlas de Cobertura del Suelo del Uruguay. Cobertura del Suelo y Detección de Cambios 2000-2011*. FAO, MVOTMA, DINOT. Montevideo, Empresa Gráfica Mosca.

Bonnot, G., Muzzachiodi, N., Perez, C. F., & Udrizar, W. (2011). Nuevos registros de *Puma concolor* para la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Natura Neotropicalis*, 42(1), p.65-70.

Brazeiro, A. (Ed.). (2015). *Eco-regiones de Uruguay: biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad*. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo. 122p.

Breda, G., Faria-Corrêa, M.de, Balbueno, R. A. & Hartz, S. M. (2008). Ocorrência de *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) na região metropolitana de Porto Alegre, RS, Brasil.

[Occurrence of the *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) in the metropolitan region of Porto Alegre, RS, Brazil]. *Natureza & conservação* (Brasil), 6(1), p.18-34; 136-152.

Burnham, K. & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2da ed. Estados Unidos, Springer Science & Business Media.

Canevari, M., Fernández Balboa, C. (2003). *100 Mamíferos argentinos*. Buenos Aires, Editorial Albatros.

Caragiulo, A., Dias-Freedman, I., Clark, J. A., Rabinowitz, S., Amato, G. (2013). Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography of Neotropic pumas (*Puma concolor*). *Mitochondrial DNA*, 25(4), p.304-312.

Caso, A., Lopez-Gonzalez, C., Payan, E., Eizirik, E., de Oliveira, T., Leite- Pitman, R., Kelly, M.; Valderrama, C. & Lucherini, M. (2008). *Puma concolor*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*. [on line], p.12. Disponible desde: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T18868A8650385.en>> [Acceso 13 de julio de 2017]

Cerveira, J. (2005). *Mamíferos silvestres de médio e grande porte no Planalto Meridional: suas relações com a fragmentação da paisagem e a presença do gado*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-graduação em Ecologia.

Castilho, C. S., Marins-Sá, L. G., Benedet, R. C. & Freitas, T. O. (2011). Landscape genetics of mountain lions (*Puma concolor*) in southern Brazil. *Mammalian Biology*, 76(4), p. 476-483.

Jarvis, A., Reuter H. I., Nelson, A. & Guevara, E. (2008). *Hole-filled seamless SRTM data V4, International Centre for Tropical Agriculture (CIAT)*. CGIAR- Consortium of Spatial Information. SRTM 90m Digital Elevation Data. Disponible en: <<http://srtm.csi.cgiar.org/>> . Acceso junio 2017.

arvis A., H.I. Reuter, A. Nelson, E. Guevara, 2008, Hole-filled seamless SRTM data V4, International Centre for Tropical Agriculture (CIAT), available from

Cherem, J. J., Simões-Lopes, P. C., Althoff, S. & Graipel, M. E. (2004). Lista dos mamíferos do estado de Santa Catarina, Sul do Brasil. *Mastozoología Neotropical*, 11(2), p.151-184.

Chiarello, A.G. (2000). Conservation value of a native forest fragment in a region of extensive agriculture. *Revista Brasileira de Biologia*. 60(2), p.237-247.

Chiarello, A. G., Aguiar, L. M. S., Cerqueira, R., Melo, F. R., Rodrigues, F. H. G., Silva, V. M. F. (2008). Mamíferos. En: Machado, A. B. M., Drummond, G. M., & Paglia, A. P. *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. Brasília D.F. Fundação

Biodiversitas, Belo Horizonte, and Ministério do Meio Ambiente, p.681-874.

Chimento, N. R., De Lucca, E. R. (2014). El Puma (*Puma concolor*) recoloniza el centro y el este del ecosistema de las Pampas. *Historia Natural*, 4(2), p.13-51.

Chimento, N. R., Agnolin, L. F. (2015). Mamíferos del norte de Corrientes y sur de Misiones. En: Brauni, V., Homberg, M., Capmourteres, V. *El patrimonio natural y cultural en el área de influencia del embalse de Yacyretá, Argentina*. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, p.75-96.

Currier, M. J. P. (1983). *Felis concolor*. *Mammalian Species*, 200, p.1-7.

Cuyckens, G. A. E., Pereira, J. A., Trigo, T. C., Da Silva, M., Goncalves, L., Huaranca, J. C., Bou Pérez, N., Cartes, J. L., Eizirik, E. (2015). Refined assessment of the geographic distribution of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) (Mammalia: Felidae) in the Neotropics. *Journal of Zoology*, 298(4), p. 285- 292.

Cuyckens, G. A. E., Perovic, P. G., & Herrán, M. (2017). Living on the edge: regional distribution and retracting range of the jaguar (*Panthera onca*). *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(1), p.71-86.

De Angelo, C. (2009). *El paisaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná y sus efectos sobre la distribución y estructura poblacional del puma y el yaguararé*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires.

De Lucca, E. R. (2011). Presencia del puma (*Puma concolor*) y su conflicto con el hombre en el partido de Patagones, Buenos Aires, Argentina. *Nótulas faunísticas (segunda serie)*. 67, p.1-13.

Decreto Estado Rio Grande do Sul. (2014). Espécies da Fauna Silvestre Ameaçada de Extinção no Estado do Rio Grande do Sul. *Diário Oficial do Estado*. nº 166.

Delfraro, A., Clara, M., Tomé, L., Achaval, F., Levis, S., Calderón, G., Enria, D., Lozano, M., Russi, J., Arbiza, J. (2003). Yellow pygmy rice rat (*Oligoryzomys flavescens*) and Hantavirus Pulmonary Syndrome in Uruguay. *Emerging Infectious Diseases*, 9(7), p.846-852.

Di Blanco, Y. E., Cirignoli, S., Cano, P. D., Ball, H. A., Solís, G., Di Bitetti, M. S. & Heinonen, S. (2008). Nuevos registros de puma (*Puma concolor*) en la provincia de Corrientes: ¿recolonización, expansión o vacío de información? En: *Congreso de la Sociedad Argentina de Estudio de Mamíferos (SAREM)*, Córdoba, Argentina.

Di Rienzo, J. A., Balzarini, M., Gonzalez, L., Casanoves, F., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2002). *Infostat*. Disponible en: <<http://www.infostat.com.ar/>>. Acceso junio 2017.

Dickman, A. J., Macdonald, E. A., Macdonald, D. W. (2011). A review of financial instruments to pay for predator conservation and encourage human– carnivore coexistence. *Proceedings of the National Academy of Science*, 108(34), p.13937-13944.

Edwards, J. L. (2004). Research and societal benefits of the Global Biodiversity Information Facility. *AIBS Bulletin*, 54(6), p.485-486.

Elborch, M., Wittmer, H. U., Saucedo, C. & Corti, P. (2009). Long-distance dispersal of a male puma (*Puma concolor puma*) in Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 3(82), p.459-461.

Elbroch, L. M., Wittmer, H. U. (2012). Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 77(5), p.377-384.

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S., Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), p.129-151.

Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2012). *ArcGIS Release 10.1*. Redlands, CA. Disponible en: <<https://www.arcgis.com/features/features.html>>. Acceso junio 2017.

Feldhamer G. A., Drickamer, L. C., Vessey, S. H., Merrit, J. F., Krajewski, C. (2007). *Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology*. 3a. ed. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.

Ferraz, K. M. P. M. D. B., Ferraz, S. F. D. B., Paula, R. C. D., Beisiegel, B., Breitenmoser, C. (2012). Species distribution modeling for conservation purposes. *Natureza & Conservação*, 10(2), p.214-220.

Figueira, J. H. (1894). Catálogo general de los animales y vegetales de la República Oriental del Uruguay. Contribución a la fauna uruguaya. Enumeración de mamíferos. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*, 1, p.187-217.

Gittleman, J. L. (1989). Carnivore Group Living: Comparative Trends. En: Gittleman, J. L. *Carnivore behaviour, ecology, and evolution*. New York, Springer_Science and Business Media. p.183-207.

González, E. M. (2001). *Guía de campo de los mamíferos de Uruguay. Introducción al estudio de los mamíferos*. Vida Silvestre, Montevideo.

González, E. M., Martínez-Lanfranco, J. A. (2010). *Mamíferos del Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación*. Montevideo, Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN.

González, E. M., Martínez-Lanfranco, J. A., Juri, E., Rodales A. L., Botto, G., Soutullo, A. (2013). Mamíferos. En: Soutullo, A., Clavijo, C. & Martínez-Lanfranco, J. A. (eds). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos*

continentales y plantas vasculares. Montevideo, SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, p.209-222.

González, E. M., Bou, N., Cravino, A., Pereira-Garbero, R. (2016). Qué sabemos y qué nos dicen los conflictos entre felinos y humanos en Uruguay. En: Castaño-Urbe, C.,

Hansen, K. (1992). *Cougar, the American lion*. Flagstaff, Northland Publishing.

Harrison, S. (1994). Metapopulations and conservation. En: Edwards, P. J., May, R. M. & Webb, N. R. (eds). *Large scale ecology and conservation*. Reino Unido, Oxford, Blackwell Scientific Publications, p.111 – 128.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15), p.1965-1978.

Hijmans, R. J., Guarino, L., & Mathur, P. (2012). *Diva-Gis. version 7.5*. Disponible en: <<http://www.diva-gis.org/gdata>>. Acceso junio 2017.

Holmes, B. R., Laundré, J. W. (2006). Use of open, edge and forest areas by pumas *Puma concolor* in winter: are pumas foraging optimally?. *Wildlife Biology*, 12(2), p.201-209.

Hornocker, M. G. (1969). Winter territoriality in mountain lions. *The Journal of Wildlife Management*, 33, p.457-464.

Indrusiak, C. & Eizirik, E. (2003). Carnívoros. En: Fontana C. S., Bencke G. A. & Reis R. E. (Orgs.) *Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de Extinção no Rio Grande do Sul*, Porto Alegre, EDIPUCRS, p.507-533.

Jayat, J. P., Barquez, R. M., Díaz, M. M., & Martinez, P. J. (1999). Aportes al conocimiento de la distribución de los carnívoros del noreste de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 6(1), p.15-30.

Kasper, C. B., Mazim, F. D., Soares, J. B. G., Oliveira, T. G. D., & Fabian, M. E. (2007). Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio e grande porte no Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 24 (4), p.1087-1100.

Kunz, T. H., Braun de Torez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223, p. 1-38.

Larrañaga, D. A. (1923). Escritos. *Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay*, Tomo II. Montevideo, Imprenta Nacional.

- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), p. 145-151.
- Logan, K. A. & Sweanor, L. L. (2000). Puma. En: S. Demarais and P. Krausman eds. *Ecology and management of large mammals in North America*. New Jersey, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, p.347–377.
- Logan, K. A., Sweanor, L. L. (2001). *Desert puma: Evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore*. Washington. D.C., Island Press.
- Logan, K. A., Irwin, L. L. (1985). Mountain lion habitats in the big horn mountains, Wyoming. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 13(3), p.257-262.
- Macdonald, D., Loveridge, A., Nowell, K. (2010) *Dramatis personae: an introduction to the wild felids*. En: Macdonald, D., Loveridge, A. eds. *Biology and conservation of wild felids*. Vol 2. Oxford, Oxford University Press, p.3-58.
- Marino, J., Bennett, M., Cossios, D., Iriarte, A., Lucherini, M., Plischoff, P., Sillero-Zubiri, C, Villalba, L. & Walker, S. (2011). Bioclimatic constraints to Andean cat distribution: a modelling application for rare species. *Diversity and Distributions*, 17(2), p-311-322.
- Martínez, J. A., Rudolf, J. C., Queirolo, D. (2010). *Puma concolor* (CARNIVORA, FELIDAE) en Uruguay: situación local y contexto regional. *Mastozoología Neotropical*, 17(1), p.153-159.
- Marques, R. V., Ramos, F. M., Pacheco, S. M. & Cademartori, C. V. (2001). Mamíferos identificados na Floresta Nacional de São Francisco de Paula/IBAMA, RS, com utilização de equipamento fotográfico acionado por sensores infravermelho. *I Congresso Brasileiro de Mastozoologia*, 6-9 de setembro de 2001, Porto Alegre, RS, Brasil. p. 93-94.
- Mazzolli, M. (2012). Natural recolonization and suburban presence of pumas (*Puma concolor*) in Brazil. *Journal of Ecology and the Natural Environment*, 4(14), p.344-362.
- MGAP. (2003). Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Censo General Agropecuario 2000. Disponible desde: <http://www2.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-censo-2000-antecedentes,O,es,0> [Acceso noviembre 2018]
- Michalski F. & Hasenack H. (2002). Status, distribuição, e conservação dos mamíferos do Rio Grande do Sul, RS, Brasil. Relatório das atividades desenvolvidas no Parque Nacional de Aparados da Serra e Serra Geral. Associação Pró-carnívoros. Atibaia, SP.
- Muzzachiodi, N. (2007). *Lista comentada de las especies de mamíferos de la provincia de Entre Ríos, Argentina*. Buenos Aires, Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

Muzzachiodi, N. (2012). Nuevo registro de puma (*Puma concolor*) en la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Nótulas Faunísticas - segunda serie*, 100, p.1-4.

MVOTMA. (2014). Informe del Estado del Ambiente de Uruguay 2013.

Nelson, F. (2009). Developing Payments for Ecosystem Services Approaches to Carnivore Conservation. *Human Dimensions of Wildlife*. 14 (6), p.381-392.

Nielsen, C., Thompson, D., Kelly, M., Lopez-Gonzalez, C.A. (2016). *Puma concolor*. [Internet] The IUCN Red List of Threatened Species 2016. Disponible desde: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20154.RLTS.T18868A50663436.en>> [Acceso 21 de septiembre de 2016]

Novaro, A. J., Funes, M. C., & Walker, R. S. (2005). An empirical test of source–sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology*, 42(5), p.910-920.

Nowell, K., Jackson, P. (1996). The Americas. En: Nowell, K., Jackson, P. *Wild Cats: Status Survey and Conservation Action Plan*. Vol. 382. Gland, IUCN, p.114-148.

Ojeda R. A., Chillo, V., Diaz Isenrath, G. B. (2012). *Libro Rojo de mamíferos de la Argentina*. Argentina, Sociedad Argentina para el estudio de los mamíferos (SAREM), p.100.

Pautasso, A. M. (2007). Mamíferos amenazados y casi amenazados en la colección del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fé, Argentina. *Mastozoología neotropical*, 14(1), p.85-91.

Pautasso, A. M. (2008). Mamíferos de la provincia de Santa Fé, Argentina. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"*, Nueva Serie, 13, p.1-248.

Paviolo, A., Di Blanco, Y. E., De Angelo, C. D., & Di Bitetti, M. S. (2009). Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic Forest. *Journal of mammalogy*, 90(4), p.926-934.

Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), p.231-259.

Phillips, S. J. & Dudik, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, p.161-175.

Pierce, B., Bleich, V. C., Chetkiewicz, C. B., & Wehausen, J. D. (1998). Timing of feeding bouts of mountain lions. *Journal of Mammalogy*, 79, p.222-226.

Pierce, B. M. & Bleich, V. C. (2003). Mountain lion. En: Feldhamer, G. A, Thompson B. C. & Chapman, J. A. (eds). *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*. Estados Unidos, Baltimore, The Johns Hopkins University Press, p.744-757.

Pliscoff, P. & Fuentes-Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, (48), p.61-79.

Portal de Datos de Biodiversidad – Sistemas Nacionales Datos Biológicos [en línea], Argentina. Disponible en: <http://datos.sndb.mincyt.gob.ar/generic-hub/occurrences/search?taxa=puma+concolor>

Prigioni, C. M., Villalba, J. S., González, J. C., Sappa, A. & Pla, A. (2018). El registro mas austral de puma (*Puma concolor*), (*Mammalia, Felidae*) en el Uruguay. *Publicación extra – Museo Nacional de Historia Natural*. Número 7, p.2-10.

Prigioni, C. M., Sappa, A. C. & Leon, F. (1997). Nuevo registro de *Felis concolor* ssp. en el Uruguay (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Acta Zoológica Platense*, 1(3), p.1-6.

Pulliam, P. H. (1988). Sources, sinks and Population Regulation. *The American Naturalist*, 132(5), p.652-661.

Quáizel, G. (2016). Fogones para educar. *Vida Silvestre Argentina*. 134, p.31-35.

Raymundi, P. D. (2003). Registro de Vertebrados de Valor Especial y Observaciones sobre otras especies de las áreas protegidas del Nordeste Argentino. Informe.

ReNEA – Red Nacional de Educación Ambiental para el Desarrollo Humano Sustentable. (2014). Plan Nacional de Educación Ambiental (PlaNEA), Documento Marco. 18pp.

Redford, K.H., Eisenberg, J. F. (1992). Order Carnivora. En: Redford, K.H., Eisenberg, J. F. *Mammals of the Neotropics. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. Chicago, The University of Chicago Press, p.170-180.

Rimoldi, P. G. & Chimento, N. R. (2015). Registro de cuatro especies de Felidae (Mammalia, Carnivora) en un “Espartillar” de la cuenca del Río Carcarañá, Santa Fé, Argentina. *Historia Natural – tercera serie*. 5(2), p. 59-77.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world’s largest carnivores. *Science*, 343(6167), p. 1241484-1-1241484-11.

Rodriguez-Soto, C., Monroy-Vilchis, O., Maiorano, L., Boitani, L., Faller, J. C., Briones, M. A., Nuñez, R., Rosas-Rosas, O., Ceballos, G., Falcucci, A. (2011). Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: identification of priority areas for conservation. *Diversity and Distributions*, 17(2), p.350-361.

Royle, J. A., Chandler, R. B., Yackulic, C., & Nichols, J. D. (2012). Likelihood analysis of species occurrence probability from presence-only data for modelling species distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), p.545-554.

Rozzatti, J. C. & Mosso, E. (eds) (1997). Sistema provincial de Áreas Naturales Protegidas de Santa Fé. *Gobierno de la Provincia de Santa Fe, Administración de Parques Nacionales, Edición de la Cooperadora de la Estación Zoológica Experimental de Santa Fé, Argentina*.

Ruth, T., Murphy, K. (2010). Competition with other carnivores for prey. En: Hornocker, M., Negri, S. (eds.), *Cougar: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, p.163–174.

Shaw, H. G., Beier, P., Culver, M., Grigione, M. (2007). *Puma Field Guide*. The Cougar Network.

San Gregorio de Polanco Digital. (2011). *Vecino avistó a un puma en chacra cercana a la planta urbana*. Disponible en: <http://www.sangregoriodepolancodigital.com.uy/locales/vecinoavisto-a-un-puma-en-chacra-cercana-a-la-planta-urbana>. Último acceso: 27/05/2011.

Santos, M. D. F. M. D., Pellanda, M., Tomazzoni, A. C., Hasenack, H., & Hartz, S. M. (2004). Mamíferos carnívoros e sua relação com a diversidade de habitats no Parque Nacional dos Aparados da Serra, sul do Brasil. *Iheringia: série zoologia*, 94(3), p.235-245.

Seidensticker, J.C., M.G. Hornocker, W.V. Wiles, J.P. Messick. (1973). Mountain lion social organization in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monographs*, 35, p.3-60.

SGM – Servicio Geográfico Militar del Uruguay. (2018) Situación geográfica. En línea: <http://web.sgm.gub.uy/index.php/informacion-territorial/situacion-geografica>

Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, p.1-10.

Soberón, J. M. (2010). Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), p.159-167.

Soler, L., Cáceres, F. (2009). Breve análisis sobre la presencia del puma (*Puma concolor*) en la provincia de Corrientes. *Biológica: Naturaleza, Conservación y Sociedad*. 10, p.67-69.

Sounders, D. A., Hobbs, R. J., Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5 (1), p.18-32.

Soriano, A. (1992). Rio de la Plata grasslands. En: Coupland R. T. (ed.). *Natural grasslands: introduction and western Hemisphere*, Amsterdam, Elsevier, p.367-407.

- Stoner, D. C. (2004). *Cougar Exploitation Levels in Utah: Implications for Demographic Structure, Metapopulation Dynamics, and Population Recover*. Tesis de Master of Science, Utah State University.
- Sunquist, M. E., Sunquist, F. C. (2009). Family Felidae (cats). En: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A. (eds.). *Handbook of the Mammals of the World.Vol. 1. Carnivores*. España, Lynx, Conservation International and IUCN, p.54-186.
- Sweanor, L. L., Logan, K. A., & Hornocker, M. G. (2000). Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. *Conservation Biology*, 14(3), p.798-808.
- Taylor, D. M, Trost, C. H. & Jamison, B. (1993). Migrant Shorebird Habitat Use and the Influence of Water Level at American Falls Reservoir, Idaho. *Northwestern Naturalist*, 74(2), p.33-40.
- Thompson, D. J. & Jenks, J. A. (2005). Long- distance dispersal by a subadult mal cougar from the Black Hills, South Dakota. *Journal of Wildlife Management*, 69(2), p.818–820.
- Thompson, D. J. & Jenks, J. A. (2010). Dispersal movements of subadult cougars from the Black Hills: the notions of range expansion and recolonization. *Ecosphere*, 1(4),p.1-11.
- Thornton, P. E., Running, S. W. & White, M. A. (1997). Generating surfaces of daily meteorological variables over large regions of complex terrain. *Journal of Hydrology*, 190(3-4), p.214-251.
- Thullier, W., Lafourcade, B., Engler, R. & Araujo, M. (2009). BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3), p. 369-373.
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., &Steininger, M. (2003).Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 18(6), p.306-314.
- Wallauer, J. P. & Albuquerque, E. P. (1986). Lista preliminar dos mamíferos observados no Parque Estadual do Turvo, Tenente Portela, Rio Grande do Sul, Brasil. *Roessléria*, 8, p.179-185.
- Warren, D. L., Glor, R. E. & Turelli, M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), p.607-611.
- Weber, W., Rabinowitz, A. R. (1996). A global perspective on large carnivore conservation.*Conservation Biology*,10(4), p.1046-1054.
- Weber M. M., Roman C. & Cáceres N. C. (Orgs.). (2013). *Mamíferos do Rio Grande do Sul*. Editora UFSM, Santa Maria.
- Wilson, D. E., D. M. Reeder (eds). (2005). *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*. 3a. ed. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.

Ximénez, A. (1972). Notas sobre félidos neotropicales IV. *Puma concolor* ssp. en el Uruguay. *Neotrópica*, 18(55), p.37-39.

Ximénez, A, Langguth, A, Praderi, R. (1972). Lista sistemática de los mamíferos de Uruguay. *Anales del museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*.

Zeller, K. (2007). *Jaguars in the New Millennium data set update: The state of the jaguar in 2006*. Estados Unidos, Wildlife Conservation Society's Jaguar Conservation Program.

ANEXO 1

Bibliografía consultada para elaborar la base de datos de registros de *Puma concolor* para el área de estudio.

Colecciones científicas
Museo Nacional de Historia Natural y Antropología – Uruguay
Universidade Federal de Santa Catarina
Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"
Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"
Bases de datos digitales y recursos web
Administración de Parques Nacionales Argentina (https://www.gbif.org/publisher/979dd240-16f7-11df-b5b3-b8a03c50a862)
Portal de datos de Biodiversidad Argentina (http://datos.sndb.mincyt.gob.ar/generic-hub/occurrences/search?taxa=puma+concolor)
San Gregório de Polanco Digital. (2011). Vecino avistó a un puma en chacra cercana a la planta urbana.
Species link Brasil (http://www.splink.org.br/)
Referencias bibliográficas
Arechavaleta, 1887. Contribución a la fauna de la República Uruguaya, Mamíferos
Arredondo, 1955. Santa Teresa y San Miguel. La restauración de las Fortalezas. La formación de sus parques
Breda et al., 2008. Ocorrência de <i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771) na região metropolitana de Porto Alegre, RS, Brasil
Bonnot et al., 2011. Nuevos registros de <i>Puma concolor</i> para la provincia de Entre Ríos, Argentina
Cerveira, 2005. Mamíferos silvestres de médio e grande porte no Planalto Meridional: suas relações com a fragmentação da paisagem e a presença do gado
Cherem et al., 2004. Lista dos mamíferos do estado de Santa Catarina, sul do Brasil
Chimento & De Lucca, 2014. El Puma (<i>Puma concolor</i>) recoloniza el centro y el este del ecosistema de las Pampas
Di Blanco et al., 2008. Nuevos registros de puma (<i>Puma concolor</i>) en la provincia de Corrientes: ¿recolonización, expansión o vacío de información?
Figueira, 1894. Catálogo general de los animales y vegetales de la República Oriental del Uruguay. Contribución a la fauna uruguaya. Enumeración de mamíferos
Indrusiak & Eizirik, 2003. Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de Extinção no Rio Grande do Sul.
Jayat et al., 1999. Aportes al conocimiento de la distribución de los carnívoros del noreste de Argentina

Kasper et al., 2007. Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio e grande porte no Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil
Martínez et al., 2010. <i>Puma concolor</i> (Carnivora, Felidae) en Uruguay: situación local y contexto regional.
Marques et al., 2001. Mamíferos identificados na Floresta Nacional de São Francisco de Paula/IBAMA, RS, com utilização de equipamento fotográfico acionado por sensores infravermelho
Mazzolli, 2012. Natural recolonization and suburban presence of pumas (<i>Puma concolor</i>) in Brazil
Michalski & Hasenack, 2002. Status, distribuição, e conservação dos mamíferos do Rio Grande do Sul, RS, Brasil. Relatório das atividades desenvolvidas no Parque Nacional de Aparados da Serra e Serra Geral.
Muzzachiodi, 2012. Nuevo registro de puma (<i>Puma concolor</i>) en la provincia de Entre Ríos, Argentina
Pautasso, 2007. Mamíferos amenazados y casi amenazados en la colección del Museo Provincial de Ciencias Naturales" Florentino Ameghino", Santa Fé, Argentina
Pautasso, 2008. Mamíferos de la provincia de Santa Fé, Argentina
Paviolo et al., 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic Forest
Prigioni et al., 1997. Nuevo registro de <i>Felis concolor</i> ssp. en el Uruguay (Mammalia: Carnivora: Felidae).
Raymundi, 2003. Registro de Vertebrados de Valor Especial y Observaciones sobre otras especies de las áreas protegidas del Nordeste Argentino
Rimoldi & Chimento, 2015. Registro de cuatro especies de Felidae (Mammalia, Carnivora) en un "Espartillar" de la cuenca del Río Carcarañá, Santa Fé, Argentina
Rozzatti y Mosso, 1997. Sistema provincial de Áreas Naturales Protegidas de Santa Fé
Santos et al., 2014. Mamíferos carnívoros e sua relação com a diversidade de habitats no Parque Nacional dos Aparados da Serra, sul do Brasil
Soler & Cáceres, 2008. Breve análisis sobre la presencia del puma en la provincia de Corrientes
Wallauer & Albuquerque, 1986. Lista preliminar dos mamíferos observados no Parque Estadual do Turvo, Tenente Portela, Rio Grande do Sul, Brasil
Weber et al., 2013. Mamíferos do Rio Grande do Sul
Ximénez, 1972. Notas sobre félidos neotropicales IV. <i>Puma concolor</i> ssp. en el Uruguay

ANEXO 2

Descripción de **variables bioclimáticas** de Worldclim.

Código	Variable
BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Rango medio diurno de temperatura (media del mes (temp máx-temp mín))
BIO3	Isotermalidad (BIO2/BIO7)(*100)
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (desvío estándar*100)
BIO5	Temperatura máxima del mes más caliente
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura media del cuarto más húmedo
BIO9	Temperatura media del cuarto más seco
BIO10	Temperatura media del cuarto más caliente
BIO11	Temperatura media del cuarto más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Estacionalidad de precipitación (Coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del cuarto más húmedo
BIO17	Precipitación del cuarto más seco
BIO18	Precipitación del cuarto más caliente
BIO19	Precipitación del cuarto más frío

Variables topográficas

Código	Variable	Descripción
Aspect	Orientación	orientación de la pendiente
Distwatera	Distancia a cuerpos de agua	distancia a ríos, arroyos, cañadas, lagunas.
Distawaterl	Distancia a lagos	distancia a lagos
Slope	Pendiente	grado de inclinación de una superficie
Altitude	Altura	distancia vertical respecto al nivel del mar

ANEXO 3

Variables de cambio de uso del suelo para Uruguay con categorías separadas en no favorables y favorables para la presencia de *Puma concolor*. Tomado de “Atlas de cobertura del suelo de Uruguay – Cobertura del Suelo y Cambios 2000-2011” (Blum *et al.*, 2015).

NO FAVORABLES

A11 Áreas terrestres cultivadas y manejadas

Cultivo regado >4-5ha

Descripción: Cultivo herbáceo extensivo en parcelas grandes, de tamaño mayor a 4-5 ha, con riego. Pueden ser cultivos de verano como: maíz, soja, girasol, sorgo, pasturas sembradas plurianuales de gramíneas y leguminosas, cultivos forrajeros anuales o papa. Asimismo dentro de esta categoría se encuentran los típicos cultivos regados de Uruguay, como son la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) y el arroz. Es una clase poco frecuente en Uruguay pues en general los cultivos extensivos y las pasturas sembradas se realizan en secano. No se incluye en esta categoría: frutales o cultivos hortícolas, que se describen en otras clases.

Cultivo secano >4-5ha

Descripción: Cultivo herbáceo de gramíneas o leguminosas, en parcelas grandes de tamaño mayor a 4-5 ha, en secano. Consisten principalmente de cultivos cerealeros u oleaginosos anuales de invierno: trigo, cebada y avena; o de verano: soja, maíz, girasol o sorgo (DIEA, 2010). También puede encontrarse en esta clase pasturas sembradas plurianuales de gramíneas y leguminosas en su primer o segundo año así como cultivos forrajeros anuales (avena, raigrás, etc) para alimentación del ganado.

Cultivos pequeños <4-5ha

Descripción: Cultivo herbáceo en parcelas pequeñas, menores a 4-5 ha, con riego o secano. Se refiere principalmente a cultivos hortícolas; papa, tomate, morrón, frutilla, berenjena, melón, pepino, lechuga y otros. Se concentra fundamentalmente en la zona Litoral Norte (Artigas y Salto) y en la zona Sur (Canelones, Montevideo y San José).

B15 Superficies Artificiales y Áreas asociadas

Equipamiento urbano

Descripción: Esta categoría describe áreas construidas donde la superficie terrestre está cubierta por construcciones artificiales no lineales de superficie impermeable, donde

se incluyen objetos como los 1) Aeropuertos; 2) Aeródromos; 3) Instalaciones deportivas; 4) Áreas industriales y 5) Áreas portuarias.

Área urbana

Descripción: Áreas determinadas por la sustitución de la cobertura original semi-natural o superficie acuática, por una cobertura artificial de materiales impermeables, caracterizada por un largo período de duración. Son áreas construidas conformadas por estructuras impermeables adyacentes o conectadas por calles.

Canteras, Areneras, Minas a cielo abierto

Descripción: Sitios de extracción en los que la cobertura de la tierra, roca o materiales áridos son removidos por la actividad humana. Fueron considerados los emplazamientos donde se realiza actividad de extracción y preparación de minerales.

B27 Cuerpos Artificiales de Agua, Nieve y Hielo

Aguas artificiales

Descripción: Esta categoría incluye embalses/tajamares (acumulación de agua producida por una obstrucción en el lecho de un río o arroyo que cierra parcial o totalmente su cauce) y canales de riego (construcciones que llevan el agua desde la captación hasta el campo donde es aplicada a los cultivos).

B28 Cuerpos Naturales de Agua, Nieve y Hielo

Aguas naturales

Descripción: Esta categoría reúne a todos los cuerpos de agua naturales del territorio nacional; lagos, lagunas, ríos, arroyos y áreas que corresponde a llanuras bajas ubicadas al borde de algunas lagunas y en la desembocadura de algunos arroyos, que permanecen inundadas durante varios meses del año.

FAVORABLES

A11 Áreas terrestres cultivadas y manejadas

Plantación forestal

Descripción: Plantación de árboles, con cobertura de copa mayor a 30%, altura mínima de los árboles al momento de su madurez de al menos 3m; que abarcan superficies continuas mayores a 5 ha. Incluye generalmente especies arbóreas como Eucaliptos (*Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus saligna*, *Eucalyptus dunnii*, *Eucalyptus globulus*), Pinos

(*Pinus elliottii*, *Pinus taeda*, *Pinus pinaster*, *Pinus radiata*, *Pinus roxburghii* y *Pinus patula*) o Salicáceas. En general son bosques de rendimiento que tienen como fin la explotación de madera u otros productos forestales. También brindan abrigo y sombra al ganado. No solo representa la superficie ocupada por los árboles sino que también otras áreas destinadas a cortafuegos, caminos de saca, zonas sensibles, entre otras.

Frutales

Descripción: Plantación de árboles o arbustos perennes; citrus, frutales de pepita y carozo, vid y olivos.

A12 Vegetación natural y Semi-natural

Herbáceo natural

Descripción: Vegetación herbácea natural compuesta principalmente por gramíneas de ciclo estival, con presencia de plantas leñosas (menor al 15%). Es la vegetación natural predominante del país. La cobertura del suelo puede ir desde el 20 al 100%. La composición botánica, productividad y estacionalidad de los pastizales es variable de acuerdo con el tipo de suelo.

Arbustos

Descripción: Vegetación natural que cubre desde el 15-100% del suelo. Posee un estrato de menor altura dominado por vegetación herbácea natural. Puede corresponder a lo que en Uruguay se denomina “chirca”.

Monte nativo

Descripción: Vegetación dominada por árboles y otras formas vegetales nativas. Incluye el monte de galería, parque, serrano y de quebrada. Los árboles pueden alcanzar alturas de 3 a 8 metros y la cobertura del suelo de 65 a 100%. La composición florística de este ecosistema varía según el tipo de monte y de las condiciones ambientales.

Palmares

Descripción: Ecosistemas vegetales constituidos por un estrato arbóreo (palmeras) y un estrato herbáceo. En dichos ecosistemas, la densidad se encuentra entre 50 y 500 individuos por hectárea. Existen en el país dos grandes zonas donde se concentran. Los palmares de “Palma Butiá” (*Butiá capitata*) ubicados en la zona Este (Cerro Largo, Treinta y Tres, Maldonado y Rocha) y los palmares de “Palma Yatay” (*Butiá yatay*) localizados al Noreste del país.

A24 Vegetación natural y Semi-natural Acuática o Regularmente Inundada

Área Natural Inundada

Descripción: Áreas inundables temporales o permanentes ubicadas en zonas de muy escasa o nula pendiente. Se distingue un gradiente de humedad creciente desde la tierra hasta el agua libre, determinando una secuencia de vegetación. Cuando la inundación es temporaria, hay un pasaje paulatino a la pradera o pajonal, con inundación permanente se desarrollan pajonales o totorales. Cuando la profundidad y la luz lo permiten se instalan plantas acuáticas sumergidas o flotantes.

B16 Áreas Descubiertas o Desnudas

Áreas desnudas

Descripción: Áreas constituidas por arenas finas a gruesas, dunas de origen eólico, afloramientos rocosos de las diferentes formaciones geológicas y superficies expuestas generalmente asociado a algún proceso natural o antrópico vinculado a prácticas inadecuadas, por ejemplo zanjas o cárcavas producidas por la erosión.

B15 Superficies Artificiales y Áreas asociadas

Áreas urbanas dispersas

Descripción: Áreas dispersas (15 al 30%), con cultivos pequeños y grandes, plantaciones forestales y herbáceo natural.