



**Universidad  
Andrés Bello®**

**CARNÍVOROS EN LA ZONA CENTRAL DE CHILE:  
ENFRENTANDO UNA INTERFAZ PERI-URBANA CRECIENTE**

**Tesis entregada para optar al grado de Doctor en Medicina de la Conservación**

**Camila Dünner Oligier**

**Director de Tesis: Dr. Alejandro Simeone**

**Santiago – Chile**

**Diciembre, 2023**

## VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y DOCTORADO

---

### ACTA DEFENSA PÚBLICA PROGRAMA DE DOCTORADO EN MEDICINA DE LA CONSERVACIÓN

En Santiago, el día 27 de diciembre de 2023, en ceremonia solemne se efectúa la defensa pública de la Tesis presentada por la **Srta. Camila Francisca Dünner Oligier** titulada "**Carnívoros en la zona central de Chile: enfrentando una interfaz peri-urbana creciente**", como el último requisito para la obtención del grado de Doctora en Medicina de la Conservación de la Universidad Andrés Bello. La comisión examinadora está integrada por sus Directores de Tesis Dr. Alejandro Simeone y Dra. Gisela Stotz además de los Doctores Verónica Quirici, Pelayo Acevedo, Eduardo Silva y Claudio Azat.

Esta ceremonia es co-presidida por el Vicerrector de Investigación y Doctorado, Doctora Carolina Torrealba y por el Decano de la Facultad de Ciencias de la Vida, Doctor Alfredo Molina y la Directora Académica de Doctorados, Doctora Erika Poblete.

Luego de escuchar la defensa de la Tesis expuesta por la Srta. Camila Francisca Dünner Oligier, la comisión ha decidido aprobarla y manifestar sus felicitaciones.

Por lo anterior, se otorga el grado de

### **Doctora en Medicina de la Conservación**

A

### **Camila Francisca Dünner Oligier**

Dr. Alejandro Simeone  
Director de tesis  
Universidad Andrés Bello

Dra. Gisela Stotz  
Directora de tesis  
Universidad Andrés Bello

Dra. Verónica Quirici  
Evaluadora Interna  
Universidad Andrés Bello

Dr. Pelayo Acevedo  
Profesor Visitante DMC  
Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos  
(IREC) Universidad Castilla-La Mancha, España

Dr. Eduardo Silva  
Evaluador Externo  
Universidad Austral de Chile

Dr. Claudio Azat  
Ministro de Fe  
Universidad Andrés Bello

## AGRADECIMIENTOS

Es difícil plasmar en palabras todo lo que han implicado estos casi 6 años de doctorado y que agradezco: la adaptación a la vida en la selva de cemento, nuevos amigos del alma, dos cirugías mayores, un cambio radical de tesis, el desarrollo de un pensamiento crítico, la tolerancia a la frustración, la resiliencia... Han sido años de mucho aprendizaje y entrega, con la real motivación de generar un aporte al conocimiento y a la conservación de la fauna silvestre en el país.

Por todo esto, quiero comenzar agradeciendo a mi Director de Tesis, Alejandro, por decidir acompañarme en este camino, a pesar de las dificultades iniciales. ¡Gracias por creer en mí!

A Petra, mi compañera de cerros y guía espiritual. El destino nos cruzó para poder llevar a cabo esta investigación y desarrollar de paso una única y profunda amistad. ¡Gracias por tus enseñanzas para vivir una vida plena, y por hacerme cuestionar lo que suele ser incuestionable!

A mi amiga incondicional, colega y compañera de aventuras, Palomy. Sin tu apoyo, escalando incansablemente las cumbres más altas y escapando de las vinchucas, esta tesis no hubiera sido posible. Fue realmente inolvidable. ¡Te quiero muchísimo!

A mi familia, cuyo apoyo con mis proyectos y locuras, en las buenas y en las malas, ha sido incondicional. No estaría donde estoy hoy si no fuera por la pasión que ustedes me ayudaron a desarrollar. ¡Son los mejores, soy una afortunada de tenerlos!

A mi pareja, Ernesto, que me ha acompañado en los buenos y malos momentos durante todos estos años, cuidándome y motivándome a lograr mis objetivos con una paciencia infinita. ¡La vida es más linda y entretenida a tu lado!

A mis amigos, Babi, Thais, Sophi, Calo, Diego, Aitor, Elfe, Estefi, y a tantos otros que marcaron mi paso por este Doctorado, con momentos de risas extremas. ¡Los adoro, son maravillosos!

Finalmente, quiero agradecer a los organismos que apoyaron directamente el desarrollo de esta tesis. En primer lugar, al Proyecto GEF Trust Fund 5135 “*Protecting Biodiversity and Multiple Ecosystem Services in Biological Mountain Corridors in Chile’s Mediterranean Ecosystem*”, liderado por del Ministerio del Medio Ambiente de Chile, por financiar el trabajo en terreno y confiar en mí para el análisis de la información. A la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo (ANID), por otorgarme la Beca de Doctorado Nacional. Y a The Wild Felid Research and Management Association (WFA), por otorgarme la beca *Wild Felid Legacy Scholarship*.

## RESUMEN GENERAL

El aumento de la población humana a nivel global modifica continua y extensamente el hábitat disponible para la fauna silvestre nativa, a través del cambio en el uso de suelos y la introducción de especies exóticas invasoras. Los carnívoros terrestres destacan por su sensibilidad a estas perturbaciones, sufriendo modificaciones en sus patrones de riqueza, distribución y comportamiento. Particularmente, la zona central de Chile emplaza un hábitat altamente perturbado para ocho carnívoros nativos bajo distinto grado de amenaza. Por lo tanto, el objetivo general de esta investigación fue identificar los determinantes de la riqueza de especies de carnívoros terrestres nativos en la zona central de Chile, en función de un gradiente de perturbación antrópica, así como los patrones de ocupación de un mesocarnívoro generalista, y describir su segregación de nicho espacio-temporal con un carnívoro doméstico. El área de estudio abarcó la interfaz periurbana de las regiones Metropolitana y de Valparaíso, donde se instalaron cámaras trampa de manera aleatoria estratificada, durante una sola estación. Con un esfuerzo de muestreo de 1962 trampas-noche, se registró a las ocho especies de carnívoros nativos presentes en la zona, destacando el amenazado gato andino (*Leopardus jacobita*). Los ensambles fueron heterogéneos pero dominados por una especie común, el zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*), acompañado de especies raras. Ninguno de los modelos resultó explicativo para la riqueza, sugiriendo que existen limitantes metodológicas que impidieron evaluar respuestas especie-específicas, un potencial escenario de adaptación o incluso de liberación de mesopredadores. Por otra parte, al abordar los patrones de ocupación del zorro culpeo, se detectó una asociación negativa con la superficie agrícola, indicando que la especie podría utilizar estos paisajes perturbados cuando las áreas naturales son escasas, asumiendo riesgos asociados al humano y compitiendo de manera intra e interespecífica por el subsidio de recursos. Finalmente, al abordar el nicho espacio-temporal del zorro culpeo y el perro doméstico, se observó segregación de nicho temporal más que espacial, facilitada por la actividad nocturna del zorro y diurna del perro. La co-ocurrencia de estas especies permitió interacciones indirectas, que se concentraron en cercanía a ciudades. Los perros se asociaron a la presencia humana, pero gran parte deambuló sin ninguna medida de restricción, utilizando el paisaje sin patrones fijos. Lo anterior plantea escenarios de riesgo para el zorro culpeo, asociados a potencial competencia por interferencia o aparente, mediada por la transmisión de patógenos. Los resultados de esta investigación refuerzan la necesidad de profundizar en el estudio

de carnívoros con enfoques transdisciplinarios para generar estrategias de conservación adaptativas. Asimismo, los resultados apuntan a regular y planificar los cambios en el uso de suelo, con la finalidad de preservar la funcionalidad del paisaje. Finalmente, los resultados refuerzan la necesidad de explorar la plasticidad de los carnívoros nativos ante competidores exóticos, y de fortalecer la legislación sobre tenencia responsable de mascotas. De tal forma, esta investigación contribuye con el diseño de un marco legislativo que integra factores ambientales y sociales, apuntando a preservar la biodiversidad, la conectividad del paisaje y los intereses humanos en las nuevas matrices ecológicas metropolitanas.

## GENERAL ABSTRACT

The global increase in human population continually and extensively modifies habitats available for native wildlife, through changes in land use and the introduction of invasive exotic species. Terrestrial carnivores stand out for their sensitivity to these disturbances, undergoing modifications in their patterns of species richness, distribution and behavior. Particularly, the central zone of Chile provides a highly disturbed habitat for eight native carnivores under different degrees of threat. Therefore, the general objective of this research was to identify the determinants of the species richness of native terrestrial carnivores in the central zone of Chile, based on a gradient of anthropogenic disturbance, as well as the occupancy patterns of a generalist mesocarnivore, and describe its spatio-temporal niche segregation with a domestic carnivore. The study area covered the peri-urban interface of the Metropolitan and Valparaíso regions, where camera traps were installed in a stratified random manner, during a single season. With a sampling effort of 1962 traps-night, the eight species of native carnivores present in the area were recorded, highlighting the threatened Andean cat (*Leopardus jacobita*). The assemblages were heterogeneous but dominated by a common species, the Andean fox (*Lycalopex culpaeus*), accompanied by rare species. None of the models were explanatory for species richness, suggesting that there are methodological limitations that prevented the evaluation of species-specific responses, a potential adaptation scenario or even for the release of mesopredators. On the other hand, when addressing the occupancy patterns of the Andean fox, a negative association with agricultural land was detected, indicating that the species could use these disturbed landscapes when natural areas are scarce, assuming risks associated with humans and competing intra- and interspecifically for resources subsidy. Finally, when addressing the spatio-temporal niche of the Andean fox and the domestic dog, temporal rather than spatial niche segregation was observed, facilitated by the nocturnal activity of the fox and diurnal activity of the dog. The co-occurrence of these species enabled indirect interactions, which were concentrated near cities. Dogs were associated with human presence, but most of them roamed without any restriction measures, using the landscape without fixed patterns. The above poses risk scenarios for the Andean fox, associated with potential interference or apparent competition, mediated by pathogen transmission. The results of this research reinforce the need to deepen the study of carnivores with transdisciplinary approaches to generate adaptive conservation strategies. Likewise, the results aim to regulate and plan changes

in land use, with the aim of preserving landscape functionality. Finally, the results reinforce the need to explore the plasticity of native carnivores in the face of exotic competitors, and to strengthen legislation on responsible pet ownership. Therefore, this research contributes to the design of a legislative framework that integrates environmental and social factors, aiming to preserve biodiversity, landscape connectivity and human interests in the new metropolitan ecological matrices.

# ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>1</b>
<b>HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....</b>	<b>4</b>
Objetivo general.....	4
Capítulo I.....	4
Hipótesis.....	4
Predicción.....	4
Objetivos específicos.....	4
Capítulo II.....	4
Hipótesis.....	4
Predicción.....	5
Objetivo específico.....	5
<b>CAPÍTULO III.....</b>	<b>5</b>
Hipótesis.....	5
Predicciones.....	5
Objetivos específicos.....	5
<b>CAPÍTULO I: Desafíos para estudiar los determinantes de la riqueza de carnívoros nativos en Chile central.....</b>	<b>6</b>
Resumen.....	6
Abstract.....	7
Introducción .....	8
Métodos.....	10
Resultados.....	13
Discusión.....	15
Conclusiones.....	17

<b>CAPÍTULO II: Tolerancia limitada del zorro culpeo (<i>Lycalopex culpaeus</i>) al paisaje agrícola de la zona central de Chile</b> .....	19
Resumen.....	19
Abstract.....	20
Introducción .....	21
Métodos.....	24
Resultados.....	27
Discusión.....	29
Conclusiones.....	32
<b>CAPÍTULO III: Segregación de nicho e interacciones entre el zorro culpeo (<i>Lycalopex culpaeus</i>) y el perro doméstico (<i>Canis familiaris</i>) en la zona central de Chile</b> .....	33
Resumen.....	33
Abstract.....	34
Introducción .....	35
Métodos.....	37
Resultados.....	40
Discusión.....	44
Conclusiones.....	48
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL</b> .....	49
<b>RESUMEN PARA PÚBLICO NO ESPECIALIZADO</b> .....	52
<b>REFERENCIAS GENERALES</b> .....	54
<b>ANEXOS</b> .....	76

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La biodiversidad que compone los paisajes está enfrentando una crisis nivel mundial. La sexta extinción masiva, esta vez provocada no por eventos naturales si no por causas antropogénicas (Ceballos et al. 2015), ha acelerado el declive y extinción de especies, modificado rápida y dramáticamente la extensión y estructura de la vegetación nativa, y con ello los procesos ecológicos (Gomes et al. 2011; Lechner et al. 2017). En este contexto, se han identificado cinco tipos de “cambios ambientales rápidos inducidos por el humano” (“*HIREC*”, por sus siglas en inglés): la pérdida y fragmentación de hábitat, la diseminación de especies exóticas invasoras, la sobreexplotación de recursos, la contaminación y el cambio climático (Sih et al. 2011). Dichos cambios se materializan en actividades perturbadoras a múltiples escalas e intensidades, comprendiendo todos los procesos de origen antrópico que modifican y/o reestructuran el hábitat disponible para las especies silvestres (Zanin et al. 2015; Marinho et al. 2018).

Específicamente, el aumento exponencial de la población humana a nivel global se ha traducido históricamente en un incremento de requerimientos por espacio y alimento, modificando el uso de los suelos mediante la urbanización y la agricultura (CDB 2010; Crooks et al. 2017). Así, las zonas urbanas se han convertido en paisajes extensos y altamente dinámicos, conectados por carreteras, ciudades satélites y viviendas diseminadas, que se entremezclan con cursos de agua, tierras agrícolas o ecosistemas nativos restantes (Inostroza et al. 2013). El área ocupada por la cobertura del suelo urbano incluso ha superado la tasa de crecimiento de la población urbana en sí, lo que se expresa en expansión peri-urbana (Heimlich y Anderson 2001; Destefano et al. 2005). Esto deriva en un modelo de ciudad dispersa, usualmente gestionado y planificado de manera deficiente (Jiménez et al. 2018), que convierte la frontera urbana-silvestre en un espacio difuso (Kuijper et al. 2016). Estas características crean barreras de dispersión que modifican desproporcionadamente la permeabilidad de la matriz y a la vez potencian el conflicto humano-fauna, favoreciendo la interacción entre especies domésticas y silvestres (Riitters et al. 2000; Lunt y Spooner 2005; Bennet y Saunders 2010; Ehlers-Smith et al. 2018).

En este contexto, los efectos de la perturbación antrópica han afectado mundialmente a los carnívoros terrestres, dada su vulnerabilidad a la extinción. Las especies que conforman este grupo

poseen limitaciones energéticas, historias de vida lentas, bajas densidades poblacionales y/o requieren grandes rangos de ocupación (Cardillo et al. 2005; Moss et al. 2016). De tal forma, la extracción de recursos naturales y el cambio en el uso de suelos por parte del humano ha provocado que los rangos de distribución de los carnívoros se contraigan y que sus poblaciones sufran disminuciones sustanciales (Schipper et al. 2008; Ripple et al. 2014; Marneweck et al. 2021). A esto se suma la introducción de especies exóticas invasoras, como el perro doméstico, que puede imponer distintos tipos de competencia sobre los carnívoros nativos (Young et al. 2011; Hughes y Macdonald 2013).

Ante estos impactos, surge la necesidad de asegurar la supervivencia de los carnívoros nativos, dado su rol funcional y estructural en los ecosistemas. El proceso de depredación tiene efectos dramáticos que abarcan desde el comportamiento individual, la estructura y la diversidad comunitaria, hasta la dinámica y estabilidad del sistema, en escalas de tiempo que van desde las ecológicas a las evolutivas (del Rio et al. 2001; Gittleman y Gompper 2005; Wallach et al. 2010; Estes et al. 2011; Ripple et al. 2014). Asimismo, cabe destacar que la naturaleza e intensidad de los roles ecológicos que cumplen los carnívoros pueden no ser redundantes entre diferentes especies (Cardillo et al. 2005). De tal forma, los carnívoros pueden actuar como valiosos indicadores de la calidad del hábitat y funcionalidad ecosistémica (Estes et al. 2011; Marneweck et al. 2022), lo que históricamente les ha asignado el papel de especies bandera y/o paraguas (Linnell et al. 2000; Macdonald et al. 2020).

En este contexto, la zona central de Chile destaca por combinar un punto caliente de biodiversidad a nivel mundial (Myers 2000), habitado por ocho especies de carnívoros nativos bajo distinto grado de amenaza (Iriarte y Jaksic 2017; Ramírez-Álvarez et al. 2023), con un paisaje altamente perturbado. Toda la zona central entre la precordillera de los Andes y el océano Pacífico ha sufrido continuamente la mayor pérdida y fragmentación de hábitat a nivel nacional, como resultado de su reemplazo para el desarrollo de actividades agroforestales y la expansión urbana (Blondel y Fernández 2012; Miranda et al. 2017; MMA 2018). De hecho, las Regiones Metropolitanas y de Valparaíso acumulan a la mitad de la población del país (INE 2018), lo que se traduce en un considerable reemplazo en el uso del suelo para fines desarrollistas (Varela y Ortiz 2020). A estas amenazas se suma la existencia de una elevada población de perros domésticos, cuyo

mantenimiento irresponsable (Astorga et al. 2022; Garde et al. 2022) permite su interacción con los carnívoros nativos (e.g. Gálvez et al. 2021; Hernández et al. 2021).

De tal forma, se ha indicado que proteger las áreas nativas remanentes de la zona central del país beneficiaría la conservación de distintos carnívoros (Beltrami et al. 2021; García et al. 2021). No obstante, la mayoría de las especies existen fuera de los límites de las áreas protegidas, cuya eficiencia se restringe al mosaico que las rodea, junto a sus limitantes prácticas y políticas (Ehlers-Smith et al. 2018; Bedoya-Durán et al. 2021; Maheshwari 2021). Consecuentemente, es necesario comprender de qué manera los distintos tipos e intensidades de perturbación antrópica sobre el paisaje, y las interacciones con especies exóticas que ahí ocurren, permiten la persistencia de múltiples especies de carnívoros nativos a escala local (Linnell et al. 2000; Mitchell et al. 2012). Esta información permitiría desarrollar herramientas de gestión basadas en evidencia, que mitiguen la declinación de carnívoros nativos en matrices ecológicas metropolitanas (Kuijper et al. 2016; Rich et al. 2016; Baker y Leberg 2018; Sévêque et al. 2020). Por lo tanto, esta investigación exploró los determinantes de la riqueza de especies de carnívoros nativos en la zona central de Chile, en función de un gradiente de perturbación antrópica, así como los patrones de distribución de un mesocarnívoro sinantrópico, y sus interacciones espacio-temporales con un carnívoro exótico.

## **HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Identificar los determinantes de la riqueza de especies de carnívoros terrestres nativos en la zona central de Chile, en función de un gradiente de perturbación antrópica, así como los patrones de ocupación de un mesocarnívoro generalista, y describir su segregación de nicho espacio-temporal con un carnívoro doméstico.

### **Capítulo I: Desafíos para estudiar los determinantes de la riqueza de carnívoros nativos en Chile central**

#### Hipótesis

La riqueza de carnívoros terrestres nativos en la zona central de Chile se ve afectada negativamente por la intensidad de la perturbación antrópica sobre el paisaje.

#### Predicción

A medida que aumenta la intensidad de la perturbación antrópica sobre el paisaje, la riqueza de carnívoros terrestres nativos disminuye.

#### Objetivos específicos

- 1.1 Describir la riqueza de especies de carnívoros terrestres nativos y los ensamblajes presentes en la zona central de Chile.
- 1.2 Identificar los determinantes de la riqueza de especies, en función de un gradiente de perturbación antrópica.

### **Capítulo II: Tolerancia limitada del zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*) al paisaje agrícola de la zona central de Chile**

#### Hipótesis

- 2.1 La ocupación del zorro culpeo en la zona central de Chile varía en función de la intensidad de cambio del paisaje.

### Predicción

2.2 La probabilidad de ocupación del zorro culpeo disminuye a medida que aumenta la superficie de uso de suelo urbano.

### Objetivo específico

Identificar los factores que determinan la ocupación del zorro culpeo en la zona central de Chile, en función de un gradiente de perturbación antrópica.

## **Capítulo III: Segregación de nicho e interacciones entre el zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*) y el perro doméstico (*Canis familiaris*) en la zona central de Chile**

### Hipótesis

3.1 Existe segregación de nicho entre el zorro culpeo y el perro doméstico en el área de estudio.

3.2 La co-ocurrencia de zorros y perros domésticos supone riesgo de interacciones.

### Predicciones

3.1 La segregación de nicho entre el zorro culpeo y el perro doméstico es mayormente temporal.

3.2 La co-ocurrencia temporal de zorros y perros domésticos permite la ocurrencia de interacciones, que aumentan en cercanía a zonas urbanas.

### Objetivos específicos

3.1 Describir la segregación de nicho espacial y temporal entre el zorro culpeo y el perro doméstico en la zona central de Chile, en función de un gradiente de perturbación antrópica.

3.2 Evaluar la ocurrencia de interacciones entre estas dos especies y caracterizarlas.

## CAPÍTULO I

### **Desafíos para estudiar los determinantes de la riqueza de carnívoros nativos en Chile central**

Camila Dunner<sup>1\*</sup>, Alejandro Simeone<sup>2</sup>

<sup>(1)</sup> Programa de Doctorado en Medicina de la Conservación, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello, República 440, piso 1, Santiago, Región Metropolitana, Chile.

<sup>(2)</sup> Departamento de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello, República 440, piso 1, Santiago, Región Metropolitana, Chile.

\* Autor de correspondencia: C. Dunner [cfdunner@gmail.com]

### **RESUMEN: Desafíos para estudiar los determinantes de la riqueza de carnívoros nativos en Chile central**

La creciente perturbación antrópica tiene la capacidad de modificar la riqueza de especies y modelar los ensamblajes de carnívoros sin un patrón consistente. Particularmente, la zona central de Chile emplaza un hábitat altamente perturbado para ocho carnívoros terrestres nativos. Los objetivos de esta investigación fueron describir la riqueza de especies de carnívoros y sus ensamblajes, e identificar los determinantes de riqueza en función de un gradiente de perturbación antrópica. El área de estudio abarcó las regiones Metropolitana y de Valparaíso, Chile, donde se instalaron de manera aleatoria estratificada 72 cámaras trampa en verano. Las imágenes fueron procesadas con el paquete *camtrapR* en R 3.5.1, obteniéndose la riqueza de especies y ensamblajes por estación. Luego, se ajustaron modelos lineales generalizados con distribución de Poisson, utilizando variables predictivas de naturaleza ambiental y antropogénica. Se registraron las ocho especies de carnívoros terrestres descritos para la zona, destacando el amenazado gato andino (*Leopardus jacobita*). Los ensamblajes fueron heterogéneos pero dominados por una especie común, el zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*), acompañado de especies raras de baja detectabilidad. Ninguno de los modelos ni sus variables resultaron explicativos para la riqueza. Lo anterior sugiere que existen limitantes metodológicas que impidieron evaluar respuestas especie-específicas, un potencial escenario de adaptación o incluso de liberación de mesopredadores. Profundizar en el estudio de carnívoros con enfoques transdisciplinarios permitiría esclarecer estos escenarios y generar estrategias de conservación adaptativas, que garanticen la coexistencia de carnívoros y humanos en las nuevas matrices ecológicas metropolitanas.

**Palabras clave:** cámaras trampa; ensambles; perturbación antropogénica.

**ABSTRACT: Challenges to study the determinants native carnivore richness in central Chile**

Increasing anthropogenic disturbance has the capacity to modify species richness and shape carnivore assemblages without a consistent pattern. Particularly, the central zone of Chile provides a highly disturbed habitat for eight native terrestrial carnivores. The objectives of this research were to describe the richness of carnivore species and their assemblages, and to identify the determinants of richness based on a gradient of anthropogenic disturbance. The study area covered the Metropolitan and Valparaíso regions, Chile, where 72 camera traps were installed in a stratified random manner during the summer months. The images were processed with the package *camtrapR* in R 3.5.1, obtaining species richness and assemblages per station. Then, generalized linear models with Poisson distribution were fitted, using predictive variables of environmental and anthropogenic nature. The eight species of terrestrial carnivores described for the area were recorded, highlighting the threatened Andean cat (*Leopardus jacobita*). The assemblages were heterogeneous but dominated by a common species, the culpeo fox (*Lycalopex culpaeus*), accompanied by rare species of low detectability. None of the models or their variables were explanatory for richness. The above suggests that there might be methodological limitations that prevented evaluating species-specific responses, a potential scenario for adaptation or even for release of mesopredators. Deepening the study of carnivores with transdisciplinary approaches could clarify these scenarios and generate adaptive conservation strategies that guarantee the coexistence of carnivores and humans in the new metropolitan ecological matrices.

**Keywords:** anthropogenic disturbance; assemblages; trap cameras.

## Introducción

La creciente urbanización a nivel global viene asociada a aumentos dramáticos en la densidad poblacional humana, al cambio en el uso de suelos y a la introducción de especies exóticas invasoras. Estos cambios inducidos por el humano tienen la capacidad de transformar los hábitats disponibles para la fauna silvestre nativa (Jardine 2022), siendo los carnívoros terrestres uno de los grupos más susceptibles (Ripple et al. 2014; Di Minin et al. 2016; Magioli et al. 2021). Específicamente, su nichos espacial, temporal y trófico pueden verse alterados por cambios en el uso de suelo para fines urbanos y agropecuarios, que tienen la capacidad de ejercer perturbación *bottom-up*. A su vez, las actividades humanas recreativas y cinegéticas, y la presencia de especies exóticas, ejercen una perturbación *top-down* (Sévêque et al. 2020). De tal forma, estas perturbaciones tienen la capacidad de modelar el ensamble de carnívoros sin un patrón consistente, impidiendo o favoreciendo el particionamiento de nicho, modificando las interacciones intragremiales y, consecuentemente, reduciendo o aumentando la riqueza de especies (Gompper et al. 2016; Green et al. 2018; Sévêque et al. 2020).

En este contexto, el cambio en el uso de suelos ha sido intenso y extenso en la ecorregión mediterránea de Chile central, modificando históricamente casi toda el área entre la precordillera de los Andes y el océano Pacífico (Echeverría et al. 2006; MMA 2018). Específicamente, las Regiones Metropolitanas y de Valparaíso han enfrentado crecimiento poblacional y urbanización descontrolados (Schulz et al. 2010; Jiménez Barrado et al. 2020), concentrando prácticamente la mitad de la población del país (INE 2018). A esto se suma el estrés bioclimático proyectado para el año 2050, donde destacan como vulnerables los bosques esclerófilos característicos de la zona central, que se ven afectados tanto por la crisis hídrica como por los incendios forestales concomitantes (MMA 2018). A los cambios locales ya mencionados, se adiciona la introducción de especies de flora y fauna exótica, destacando nuevamente la zona central del país como aquella con mayor recuento (PNUD 2017).

El escenario descrito anteriormente emplaza el hábitat para ocho especies de carnívoros nativos bajo distinto grado de amenaza. Dentro la familia Felidae, la güiña (*Leopardus guigna*) representa al felino neotropical más pequeño y con la distribución más restringida (Iriarte y Jaksic 2017).

Actualmente, se encuentra categorizada como una especie Vulnerable, a causa de la pérdida y fragmentación de su hábitat boscoso, y la cacería de retaliación (Napolitano et al. 2015). El gato andino (*Leopardus jacobita*), por su parte, habita de manera discontinua la Cordillera de los Andes, en cercanía a bofedales altoandinos (Iriarte y Jaksic 2017). Dado su grado de especialización, se enfrenta a amenazas locales como la ganadería, minería y cambio climático, categorizándose en Peligro de Extinción (Villalba et al. 2016). En cambio, una de las cinco especies del complejo de gatos colocolo (*Leopardus colocola*), se distribuye en una amplia variedad de paisajes costeros hasta los Andes a lo largo de Chile central (Iriarte y Jaksic 2017; Nascimento et al. 2021). Se categoriza como Casi Amenazado, principalmente a causa de los cambios de uso de suelo (Lucherini et al. 2016a). A su vez, el puma (*Puma concolor*) es el felino más grande de Chile y se distribuye prácticamente en todo el continente americano (Iriarte y Jaksic 2017), estando categorizado en Preocupación Menor (Nielsen et al. 2015).

En la familia Canidae, se encuentran el zorro chilla (*Lycalopex griseus*) y el zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*), siendo este último el cánido de mayor tamaño presente en Chile. Ambas especies generalistas habitan una amplia variedad de paisajes a lo largo del país (Iriarte y Jaksic 2017), y se encuentran clasificados en la categoría de Preocupación Menor (Lucherini 2016b, 2016c). De la familia Mustelidae, el único representante terrestre en la zona central es el quique (*Galictis cuja*), distribuido en gran parte de Chile (Iriarte y Jaksic 2017) y categorizado como de Preocupación Menor (Helgen y Schiaffini 2016). Finalmente, en la Familia Mephitidae, el único representante en la zona es el chingüe común (*Conepatus chinga*), distribuido desde la zona centro-norte hasta el extremo austral (Iriarte y Jaksic 2017). Se categoriza de Preocupación Menor (Emmons et al. 2016).

Las respuestas a nivel comunitario de las especies mencionadas a las perturbaciones antrópicas en la zona central de Chile han sido variables. Un reciente estudio no detectó diferencias significativas en la composición y riqueza de especies de carnívoros al comparar distintos macrohábitats, pero sí detectó mayor abundancia de güiñas, quiques y chingües en el bosque esclerófilo (Ramírez-Álvarez et al. 2023). Otra investigación determinó que la riqueza de especies en viñedos se ve afectada negativamente por la densidad poblacional humana y por la presencia de perros domésticos (García et al. 2021). Asimismo, se ha señalado que la cobertura de bosque favorece la co-ocupación de la

güiña y del colocolo, mientras que la detección de ambas especies se afecta negativamente por la presencia de perros domésticos (Beltrami et al. 2023). En un ambiente dominado por plantaciones forestales, también se demostró que la güiña se restringía casi exclusivamente a hábitats con cobertura arbustiva densa, cercanos a grandes parches de bosque nativo y lejos de caminos. El zorro culpeo, ocupó zonas abiertas y cercanas a caminos (Acosta-Jamett y Simonetti 2004). Otra investigación detectó que la ocupación de la güiña se vio afectada positivamente por el suelo de hojarasca y negativamente por el suelo descubierto, mientras que el zorro culpeo se vio favorecido por áreas cosechadas (Guzmán-Aguayo et al. 2023).

A partir de lo anterior, se puede observar que el estudio de carnívoros rara vez aborda a múltiples especies en conjunto, ya que estas suelen responder de manera individual a los cambios en el paisaje inducidos por el humano, con reacciones mediadas por atributos ecológicos y conductuales (Caruso et al. 2016). No obstante, evaluar las respuestas de múltiples especies de carnívoros a nivel de gremio puede ayudar a diferenciar los factores que definen su distribución y estructura (Gompper et al. 2016). Por lo tanto, se requieren investigaciones que permitan identificar los procesos de origen antrópico que moldean los ensambles de especies, refiriéndose a la riqueza y composición en un lugar y tiempo específico, idealmente a escala local y abarcando un gremio que explote un mismo recurso (e.g. Pérez-Irineo y Santos-Moreno 2013; Ramesh et al. 2016; Ferreras et al. 2017). De tal forma, la hipótesis de esta investigación plantea que la riqueza de carnívoros terrestres nativos en la zona central de Chile se ve afectada negativamente por la intensidad de la perturbación antrópica sobre el paisaje, prediciendo que a medida que aumenta la intensidad de la perturbación, la riqueza de carnívoros disminuye. Los objetivos fueron describir la riqueza de especies de carnívoros terrestres nativos y los ensambles presentes en el área de estudio, e identificar los determinantes de la riqueza de especies en función de un gradiente de perturbación antrópica.

## **Métodos**

### Área de estudio

El área de estudio abordó 17 585 km<sup>2</sup>, correspondientes a la interfaz peri-urbana de 22 comunas, de las regiones de Valparaíso (-33.0630556, -71.63944444444445) y Metropolitana (-33.4377778, -70.65027777777779), Chile (Fig. 1). Esta zona se caracteriza por poseer un clima mediterráneo,

al cual se han adaptado especies de flora y fauna con alto grado de endemismo; su paisaje destaca por la presencia de bosque esclerófilo, bosque caducifolio y matorral (Fortes et al. 2020). En términos de superficie, un 39% corresponde a áreas de vegetación herbácea y/o arbustiva; 36% a bosques de hoja ancha; 10% a zonas agrícolas; 3% a zonas urbanas; y el porcentaje restante a cursos de agua permanentes, zonas de escasa o nula vegetación, nieve o hielo (Buchhorn 2022).

### Gradiente de perturbación antrópica

El área de estudio fue dividida en una grilla con pixeles de 4 km<sup>2</sup> (Dias et al. 2019) en QGIS 3.16.0 (QGIS.org), y al centroide de cada pixel se le otorgó un grado de perturbación antrópica (Fig. 1). Para esto, se hipotetizó que la distribución espacial de los carnívoros nativos podía estar influenciada por el porcentaje de uso de suelo agrícola, de suelo urbano, y por la cantidad de edificaciones (e.g. Llaneza et al. 2012; Wait et al. 2018; Cimatti et al. 2021). Se corroboró que no hubiera correlación entre estas tres variables ( $r_s \leq 0.6$ ), utilizando los coeficientes de correlación de Spearman con el paquete *corrplot* (Wei y Simko 2021) en R 3.5.1 (R Core Team 2020). Luego, se generó una escala de puntajes para cada variable. Para el uso de suelo agrícola y urbano, se otorgó cero puntos a pixeles con cobertura para cada uso <25%; un punto a  $\geq 25\%$  y <50%; dos puntos a  $\geq 50\%$  y <75%; y tres puntos a coberturas  $\geq 75\%$ . Para la cantidad de edificaciones, considerando un mínimo de cero y un máximo de 10 000 edificaciones en 4344 pixeles, la escala de puntaje se basó en los cuartiles. De tal forma, se otorgó cero puntos a pixeles con cero edificaciones; un punto a  $\geq 1$  y <141 edificaciones; dos puntos a  $\geq 141$  y <2271 edificaciones; y tres puntos a  $\geq 2271$  edificaciones. Finalmente, el puntaje otorgado por cada variable fue sumado en cada pixel, obteniéndose un puntaje de perturbación antrópica final. El resultado obtenido fue que a un 45.1% del área de estudio con puntaje de cero se le otorgó la clasificación de perturbación nula; al 4.89% con puntaje de uno a tres, se le clasificó como perturbación baja; al 24.69% con puntaje de cuatro a seis, se le clasificó como perturbación intermedia; y al 25.32% con puntaje de siete a nueve, se le clasificó como perturbación alta.

### Fototrampeo

Se instalaron 72 estaciones simples con cámaras trampa Bushnell Trophy Cam©, de manera aleatoria estratificada y proporcional a la cantidad de pixeles para cada grado de perturbación (Wearn et al. 2017). De estas unidades, seis presentaron problemas durante el periodo de estudio

(robo, daños por vandalismo o falla eléctrica), por lo que se obtuvieron datos de 66 unidades (Fig. 1). Los puntos se distribuyeron entre predios privados, áreas bajo distinto grado de protección, y sitios eriazos de libre acceso. Cada cámara se ubicó lo más cerca posible del centroide correspondiente, de forma horizontal a 40 cm del suelo. Las unidades se programaron para obtener una ráfaga de 3 fotografías al momento de la activación (Apps y McNutt 2018). Cada cámara permaneció activa por al menos 30 días, durante una sola estación (verano; 21 de diciembre 2020 al 20 de marzo de 2021), con el objetivo de lograr un mínimo de 1000 trampas noche (Kays et al. 2020). Adicionalmente, la mitad de las cámaras fue equipada aleatoriamente con un atractor olfativo (Lynx urine Halfhord's©), con la finalidad de incrementar la probabilidad de detección, sin necesariamente afectar los patrones de movimiento o actividad de las especies objetivos (Gerber et al. 2012).

#### Análisis de datos

Las imágenes obtenidas del fototrampeo fueron revisadas visualmente para identificar a las especies registradas. Todos los análisis fueron llevados a cabo mediante distintos paquetes del software R 3.5.1. Las imágenes fueron analizadas mediante el paquete *camtrapR* (Niedballa et al. 2016), para obtener los registros independientes, calcular la riqueza de especies por estación y describir los ensambles registrados. Se consideró un intervalo de 30 minutos para clasificar dos observaciones como registros independientes (Rich et al. 2017; Vitekere et al. 2020).

Consiguientemente, se ajustaron modelos lineales generalizados con distribución de Poisson, utilizando el esfuerzo de muestreo de cada cámara como *offset* (Burnham y Anderson 2002). Como variables predictivas, se seleccionaron a priori múltiples factores tanto ambientales como antropogénicos, cuya relación con la riqueza de carnívoros ya ha sido reportada en la literatura (e.g. Rich et al. 2017; Macdonald et al. 2020; Van der Weyde et al. 2022): uso de atractor olfativo; altitud en metros sobre el nivel del mar (CEDEUS 2015); precipitación promedio anual (DMC 2020); temperatura máxima anual (DMC 2020); Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) (Buchhorn 2022); porcentaje de superficie del pixel ocupada por bosque (abierto + cerrado), uso agrícola y urbano (Buchhorn 2022); cantidad de edificaciones presentes en el pixel (Schiavina et al. 2023); distancia en línea recta desde el centroide del pixel al curso de agua más cercano y al camino de uso vehicular más cercano (BCN 2019); distancia en línea recta desde el

centroide del pixel a la zona más cercana de alta intensidad agrícola y de alta intensidad urbana ( $\geq 50\%$  de su superficie destinada a ese uso) (Buchhorn 2022); y tasa de detección de presas, perros, gatos, ganado y humanos (número de registros independientes de cada especie por cámara/esfuerzo de muestreo de cada cámara). Para el caso específico de las presas, se consideró la sumatoria de registros independientes de roedores y lagomorfos. Con la finalidad de reducir las dimensiones del conjunto de datos, las variables continuas fueron estandarizadas con la función *scale* para luego ser sometidas a un análisis de componentes principales mediante la función *prcomp* (Anexos, Tabla 1). Se seleccionaron únicamente aquellos componentes que acumularon  $\geq 80\%$  de la varianza (Anexos, Tabla 2).

Los modelos fueron ordenados en función del Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños muestrales pequeños (AICc) (Symonds y Moussalli 2011), seleccionando aquellos de menor valor, con  $\Delta AICc \leq 2$  y cuyos predictores tuvieran significancia estadística ( $p \leq 0.05$ ).

## Resultados

Las 66 cámaras acumularon un esfuerzo de muestreo de 1962 trampas-noche, obteniendo 3151 registros independientes. De estos, 280 correspondieron a carnívoros nativos, registrándose ocho especies (Tabla 3). La riqueza promedio de carnívoros fue de 0.83 especies, con un mínimo de cero y un máximo de tres especies por estación. En 41 estaciones (62.12%), se registró únicamente a una especie de carnívoro: en 37 estaciones correspondió al zorro culpeo; en dos estaciones al zorro chilla; en una estación al quique; y en una estación al puma. Por otra parte, en cuatro estaciones (6.06%), se registraron distintos ensambles de dos especies de carnívoros, correspondientes a: zorro culpeo y güiña; zorro culpeo y gato colocolo; zorro culpeo y gato andino; zorro chilla y chingüe. Finalmente, en dos estaciones (3.03%) se registró un ensamble compuesto por zorro culpeo, zorro chilla y güiña (Figura 1).

Figura 1. Área de estudio y riqueza de carnívoros nativos registrados por estación, ilustrando aquellas en las que se detectaron ensambles de dos o más especies.

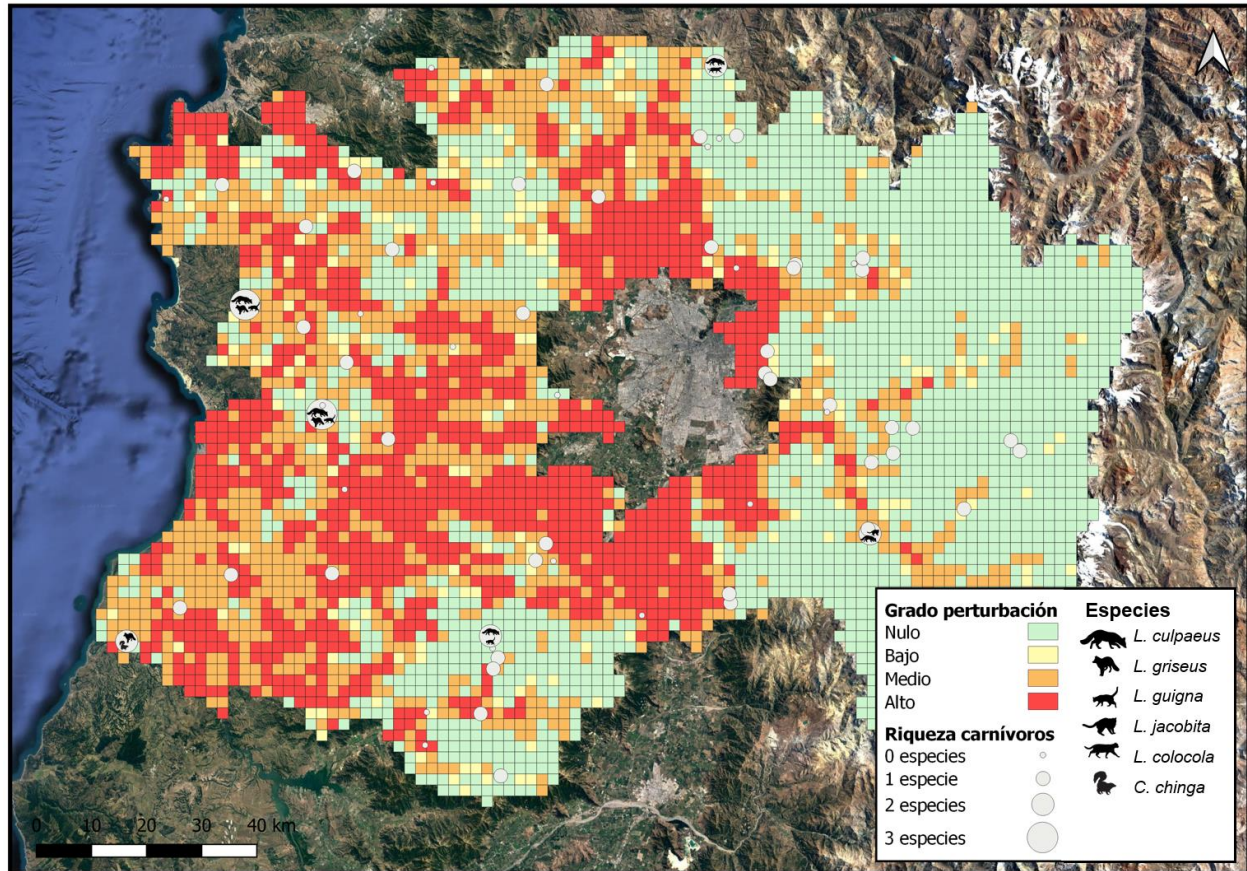


Tabla 3. Especies de carnívoros terrestres nativos registrados mediante fototrampeo, cantidad de registros independientes por especie y proporción de estaciones en las que hubo registros.

Especies de carnívoros nativos	Registros independientes	Proporción de estaciones con registros
Zorro culpeo ( <i>Lycalopex culpaeus</i> )	215	67%
Zorro chilla ( <i>Lycalopex griseus</i> )	53	8%
Güiña ( <i>Leopardus guigna</i> )	4	5%
Colocolo ( <i>Leopardus colocolo</i> )	2	3%
Puma ( <i>Puma concolor</i> )	1	3%
Gato andino ( <i>Leopardus jacobita</i> )	1	2%
Chingüe ( <i>Conepatus chinga</i> )	2	2%
Quique ( <i>Galictis cuja</i> )	2	2%

Adicionalmente, se registraron múltiples especies de aves, reptiles y roedores nativos, un marsupial, un anfibio y un arácnido (Anexos, Tabla 4), y nueve especies exóticas (Anexos, Tabla 5). Los registros independientes de humanos, por su parte, correspondieron a 246, con una proporción de registro en 29% de las estaciones.

En cuanto a los modelos, ninguno resultó explicativo para la riqueza de carnívoros nativos con respecto al modelo nulo (Tabla 6), y ningún predictor tuvo significancia estadística.

Tabla 6. Comparación de modelos con  $\Delta AICc \leq 2$  para explicar la riqueza de carnívoros terrestres nativos.

Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt
Nulo	1	165.49	0.00	0.23
Tasa de detección de perros	2	166.39	0.89	0.15
Cantidad de edificaciones + Distancia a zona de alta intensidad agrícola	3	166.80	1.31	0.12
Superficie de bosque + Cantidad de edificaciones	3	166.84	1.35	0.12
Atractor + Tasa de detección de perros	3	167.00	1.51	0.11

## Discusión

Los resultados confirman la presencia de una amplia diversidad de carnívoros terrestres nativos, registrándose las ocho especies que están descritas para la zona central del país (Iriarte y Jaksic 2017). Destaca particularmente el registro del amenazado gato andino, complementando los escasos reportes informales existentes en la Región Metropolitana<sup>123</sup>. No obstante, los resultados también evidenciaron que la perturbación antrópica en el área no se ha limitado a la modificación del paisaje, sino que también ha incluido la amplia distribución de especies exóticas de carácter doméstico, cuyos impactos ecológicos como especies invasoras deben ser identificados (Jaksic y Castro 2021).

En términos de ensamblajes, el zorro culpeo destacó como el carnívoro con mayor presencia en el área, conformando cinco de los seis ensamblajes descritos. Estos resultados sugieren que los ensamblajes están dominados por una especie generalista, pero se vuelven heterogéneos al integrar un conjunto adicional de especies con rareza aparente, que puede estar explicada por variaciones en su detectabilidad y por diferencias interespecíficas en sus preferencias de selección de hábitat. Las especies raras usualmente se encuentran amenazadas, su abundancia es reducida y poseen requerimientos especializados de hábitat y/o dieta (Flather y Sieg 2007). Esto provoca que sean

<sup>1</sup> <https://mma.gob.cl/captan-imagenes-de-un-gato-andino-cerca-de-santiago/>

<sup>2</sup> <https://www.parquemahuida.cl/gato-andino-en-parque-mahuida/>

<sup>3</sup> <https://revistacajondelmaipo.cl/2022/11/11/gato-andino-se-abre-un-nuevo-capitulo-para-el-estudio-del-gato-sagrado-de-los-andes-en-la-zona-central-de-chile/>

naturalmente difíciles de detectar, ya que tienden a interactuar con menor frecuencia (Chutipong et al. 2014) y son particularmente sensibles a perturbaciones de origen antropogénico como la urbanización (Start et al. 2020).

Por otra parte, los ensamblajes pueden ser menos diversos en paisajes perturbados por el humano, ya que no todas las especies poseen la misma flexibilidad para utilizarlos (Červinka et al. 2014). Los paisajes perturbados pueden facilitar la pérdida de grandes carnívoros que actúan como depredadores tope (Ripple et al. 2014), mientras simultáneamente provee a carnívoros generalistas de recursos alimenticios no estacionales subsidiados por el humano (Verdade et al. 2011; Bateman y Fleming 2012). Este escenario puede modificar la estructura y comportamiento de las comunidades locales y derivar en un fenómeno conocido como “liberación de mesopredadores” (Cove et al. 2012; Suraci et al. 2016). Los mesopredadores, como el zorro culpeo (Guntinas et al. 2021), suelen tener gran flexibilidad en cuanto al uso de espacio y recursos (Marneweck et al. 2022), por lo que al modificarse la cascada trófica pueden aumentar dramáticamente su abundancia, deprimir el número de presas y producir una pérdida generalizada de biodiversidad (Prugh et al. 2009; Ritchie y Johnson 2009; Brashares et al. 2010).

En cuanto a los modelos que exploraron los determinantes de la riqueza de carnívoros, que ninguno resultara explicativo plantea interrogantes sobre algunas limitantes metodológicas y refuerza la complejidad de evaluar procesos ecológicos en los que participan múltiples especies, que pueden exhibir respuestas individuales a las variables exploradas. Una de las limitantes de esta investigación incluye el diseño muestral sin una aproximación mixta, que puede reducir la detección (Iannarilli et al. 2021). De tal forma, la baja tasa de registro de algunas especies impidió evaluar respuestas especie-específicas frente a distintos grados de perturbación antrópica (Lyra-Jorge et al. 2010; Ehlers-Smith 2018). En términos de la escala espacial del estudio, es posible que haber abordado una extensión tan amplia no haya sido adecuado para determinar mecanismos de interacción interespecíficos, que ocurren en función de un contexto más local, definen la estructura de los ensamblajes (Chutipong et al. 2017; Müller et al. 2022) y tienden a modificarse a causa de la urbanización (Parsons et al. 2019). No obstante, se ha sugerido que las diferencias en el uso de hábitat pueden ser más importantes que las interacciones para mantener la distribución y estructura del gremio (Gompper et al. 2016). En tal caso, la escala utilizada para el muestreo a nivel de cámara

trampa puede haber sido demasiado pequeña en comparación con la escala a la que realmente operan los carnívoros (especialmente aquellos de mayor tamaño), pudiendo evitar que se detectaran respuestas ecológicas clave (O'Connor et al. 2017; Harmsen et al. 2020). Temporalmente, la escala limitada a una sola estación del año también pudo haber alterado la detectabilidad (O'Connor et al. 2017; Harmsen et al. 2020; Kays et al. 2020). El verano es la estación más seca y calurosa, por lo que los animales pueden haber reducido su actividad física y haberse mantenido cerca de cursos de agua o en refugios (Matos et al. 2009). Finalmente, es importante considerar que los ensambles pueden variar de manera no lineal durante años, interactuando simultáneamente con factores antropogénicos (Amarasekare 2008).

En consecuencia, es necesario exponer las limitaciones y desafíos que plantean los enfoques metodológicos tradicionalmente utilizados para el estudio de carnívoros: mientras que profundizar en estudios especie-específicos permite enfocar la metodología de muestreo (Iannarilli et al. 2021) y comprender de mejor manera los roles ecológicos individuales (Gompper et al. 2016), los estudios a nivel de gremio garantizan que se consideren todas las especies y sus interacciones (Dalerum et al. 2008), ofreciendo una comprensión holística de su ecología y, por extensión, de la salud del ecosistema y la supervivencia de especies individuales (Finnegan et al. 2021). Lo anterior sugiere la necesidad de explorar diferentes enfoques analíticos transdisciplinarios (e.g. King et al. 2021; Van Der Weyde et al. 2022), que incorporen variables de paisaje y a la vez de co-ocupación (e.g. Gompper et al. 2016; Dyck et al. 2022).

## **Conclusiones**

Los resultados de esta investigación permitieron capturar un inventario completo de la riqueza de carnívoros terrestres nativos descritos para la zona central de Chile, destacando su importancia para la conservación de especies bajo distinto grado de amenaza. Asimismo, los resultados expusieron específicamente al zorro culpeo como especie generalista común en la zona, dominando ensambles heterogéneos compuestos por especies raras. No obstante, la riqueza de especies de carnívoros nativos no respondió a la perturbación del paisaje, por lo que la hipótesis inicial se rechaza. De tal forma, se plantean los siguientes posibles escenarios: (1) La amplia variedad de especies objetivo de carnívoros, con características biológicas y ecológicas distintas, imposibilita la detección de una

respuesta conjunta a la escala espacial y temporal de esta investigación; (2) La perturbación antrópica sobre el paisaje de Chile central aún no alcanza el umbral de tolerancia de los carnívoros, pudiendo estos adaptarse a utilizar las áreas con vegetación nativa remanente (e.g. Ramírez-Álvarez et al. 2023); (3) Los ensambles se han modelado históricamente a las distintas intensidades de perturbación antrópica, favoreciendo al zorro culpeo y derivando en la liberación de este mesopredador.

Finalmente, esta investigación evidencia el desafío que representa capturar la complejidad y dinamismo de los sistemas ecológicos cuando interactúan múltiples especies a escala local. Mejorar las metodologías analíticas con enfoques transdisciplinarios permitiría generar el conocimiento teórico necesario para desarrollar estrategias y planes de conservación más flexibles y adaptativos (Aronsson y Persson 2017), cuya finalidad sea garantizar la coexistencia a largo plazo de cada una de las especies de carnívoros nativos con el humano en las nuevas matrices ecológicas metropolitanas (Linnell et al. 2000; Kuijper et al. 2016).

## CAPÍTULO II

### **Tolerancia limitada del zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*) al paisaje agrícola de la zona central de Chile**

Camila Dunner<sup>1\*</sup>, Alejandro Simeone<sup>2</sup>

<sup>(1)</sup> Programa de Doctorado en Medicina de la Conservación, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello, República 440, piso 1, Santiago, Región Metropolitana, Chile.

<sup>(2)</sup> Departamento de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello, República 440, piso 1, Santiago, Región Metropolitana, Chile.

\* Autor de correspondencia: C. Dunner [cfdunner@gmail.com]

### **RESUMEN: Tolerancia limitada del zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*) al paisaje agrícola de la zona central de Chile**

Los zorros, como el culpeo (*Lycalopex culpaeus*), poseen flexibilidad para utilizar distintos paisajes y recursos alimentarios, lo que les ha permitido colonizar exitosamente ambientes perturbados por el humano globalmente. De tal forma, el objetivo de esta investigación fue identificar los factores que determinan la ocupación del zorro culpeo en la zona central de Chile, en función de un gradiente de perturbación. El área de estudio abarcó la interfaz peri-urbana de las regiones Metropolitana y de Valparaíso, donde se instalaron de manera aleatoria estratificada 72 cámaras trampa, activas por un mínimo de 30 días y durante una sola estación. Las imágenes fueron procesadas con el paquete *camtrapR* en R 3.5.1, construyéndose un historial de detecciones para el zorro culpeo. A este, se asociaron variables predictivas de naturaleza ambiental y antropogénicas, para ajustar un modelo de detección y ocupación de una especie y una estación, con el paquete *unmarked*. Los resultados evidenciaron al zorro culpeo como un carnívoro común y ampliamente distribuido en Chile central, pero cuya ocupación se asoció negativamente a la superficie agrícola. Es posible que el zorro culpeo utilice paisajes agrícolas cuando las áreas naturales son escasas, asumiendo riesgos asociados al humano y compitiendo de manera intra e interespecífica por el subsidio de recursos. Es necesario brindar mayor atención a la planificación agrícola y se sugiere sistematizarla, con la finalidad de preservar la calidad y conectividad de las matrices agrícolas en función del contexto local, apuntando a un uso compartido entre carnívoros nativos e intereses humanos.

**Palabras clave:** cámaras trampa; ocupación; perturbación antropogénica.

**ABSTRACT: Limited tolerance of the Andean fox (*Lycalopex culpaeus*) to the agricultural landscape of central Chile**

Foxes like the culpeo (*Lycalopex culpaeus*) have the flexibility to use different landscapes and food resources, which has allowed them to successfully colonize environments disturbed by humans globally. Therefore, the objective of this research was to identify the factors that determine the occupancy of the Andean fox in the central zone of Chile, based on a disturbance gradient. The study area covered the peri-urban interface of the Metropolitan and Valparaíso regions, where 72 camera traps were installed in a stratified random manner, active for a minimum of 30 days and during a single season. The images were processed with the package camtrapR in R 3.5.1, creating a history of detections for the Andean fox. Predictive variables of environmental and anthropogenic nature were then associated, to fit a single-species, single-season detection and occupancy model with the package unmarked. The results showed the Andean fox as a common and widely distributed carnivore in central Chile, but whose occupation was negatively associated with agricultural land. It is possible that the Andean fox uses agricultural landscapes when natural areas are scarce, assuming human-associated risks and competing intra- and interspecifically for resource subsidies. Greater attention should be paid to agricultural planning and systematization is suggested, with the aim of preserving the quality and connectivity of agricultural matrices based on the local context, aiming for shared use between native carnivores and human interests.

**Keywords:** anthropogenic disturbance; occupancy; trap cameras.

## Introducción

Las crecientes áreas urbanas, donde se concentra la actividad humana y el uso de suelo han cambiado drásticamente, representan zonas hostiles para muchos carnívoros (Bateman y Fleming 2012). No obstante, algunas especies suficientemente flexibles han logrado establecerse en estos escenarios, llegando a prosperar al aprovechar recursos de origen antropogénico (Bateman y Fleming 2012; Wang et al. 2015). Específicamente los zorros, como mesocarnívoros generalistas, han destacado mundialmente por su exitosa colonización de áreas urbanas (Plumer et al. 2014). Dado que se consideran menos sensibles a la pérdida de hábitat en comparación con especies especialistas, pueden beneficiarse de los cambios en el paisaje inducidos por el hombre (Crooks 2002). En Europa, por ejemplo, el zorro rojo (*Vulpes vulpes*) es el carnívoro más ampliamente distribuido, colonizando áreas urbanas en simultáneo con los incrementos de población humana (Plumer et al. 2014).

La principal característica que ha permitido a los zorros la colonización exitosa de paisajes dominados por el humano es su flexibilidad alimentaria. Estos cánidos se clasifican como carnívoros especialistas facultativos (Hisano et al. 2021), especializándose en una presa primaria cuando está disponible, pero teniendo la capacidad de explotar otros recursos en caso de escasez (Doherty et al. 2015). Esta característica le permite a los zorros aprovechar recursos alimenticios no estacionales subsidiados por el humano, que otorgan seguridad alimentaria (Bateman y Fleming 2012). Los recursos en paisajes perturbados incluyen desechos, cultivos agrícolas, roedores y aves sinantrópicas, mascotas, ganado y animales atropellados, e incluso alimentos disponibles mediante alimentación deliberada (Shea y Chesson 2002). En Suiza, por ejemplo, se determinó que más de la mitad del contenido estomacal de zorros rojos correspondía a elementos antropogénicos, y que 85% de los hogares propiciaban el subsidio directa o indirectamente (Contesse et al. 2004). De tal forma, las fuentes permanentes de alimentos subsidiados por el humano pueden complementar o incluso reemplazar las fuentes naturales de alimentos (Gould et al. 2013; Newsome et al. 2015; Castañeda et al. 2019).

A su vez, la dieta de los zorros está determinada parcialmente por su uso de hábitat (Lavin et al. 2003). Estas especies demuestran un uso flexible del paisaje (Riley 2006), aunque se ha descrito

variación interespecífica en las preferencias según el contexto del paisaje, el grado de urbanización, la presencia de depredadores e incluso la estación del año. Los zorros rojos, por ejemplo, tuvieron mayor probabilidad de ocupar áreas cercanas a ciudades y su detección se redujo en presencia de depredadores como el coyote (*Canis latrans*), únicamente en otoño (Lombardi et al. 2017). Adicionalmente, las actividades humanas parecen afectar negativamente la ocupación de esta especie en áreas dominadas por bosques, mientras que los parches de uso agrícola y la cercanía a áreas urbanas tienen una influencia positiva en áreas con bajo porcentaje de bosque (Alexandre et al. 2019). En una localidad del sur de Chile, los zorros chilla (*Lycalopex griseus*) utilizaron las praderas por sobre el bosque nativo en periodos de actividad (Silva-Rodríguez et al. 2010). También se ha reportado que el zorro rojo tiende a evitar áreas con alta densidad de edificaciones (Kimmig et al. 2020), tal como se ha descrito para el zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*), cuya probabilidad de ocupar áreas cercanas a ciudades se asoció a una baja densidad de edificaciones y al periodo de verano (Lombardi et al. 2017). Los zorros indios (*Vulpes bengalensis*), por su parte, parecen considerar mayormente la disponibilidad de presas y la evitación de depredadores para su uso de hábitat, creando madrigueras en estructuras creadas por el humano (Punjabi et al. 2013). En términos de rango de hogar, se ha reportado que el zorro rojo puede mostrar una amplia variación en función del grado de alteración del paisaje y de su productividad (Walton et al. 2017).

No obstante, la flexibilidad de los zorros los expone a una serie de riesgos asociados al humano (Riley 2006). Es importante reconocer que los cambios antropogénicos sobre el paisaje imponen nuevas barreras, que impactan directamente los patrones de movimientos y la capacidad de dispersión de las poblaciones (Walton et al. 2017; Kimmig et al. 2020). Por otra parte, la disponibilidad de presas en paisajes dominados por el humano se modifica, alterando la distribución y abundancia de los depredadores (Fischer et al. 2012). Esto puede provocar que las especies sinantrópicas exhiban áreas de distribución más pequeñas en zonas urbanas en comparación con las naturales (Janko et al. 2012; Gould et al. 2013), alcanzando densidades más altas que pueden derivar en mayores interacciones intragremiales antagónicas (Bateman y Fleming 2012; Šálek et al. 2015). Adicionalmente, el subsidio alimentario no sólo puede tener un impacto significativo en el comportamiento de búsqueda de alimento, sino que además puede afectar negativamente la salud de los individuos y derivar en consecuencias ecológicas, asociadas a la dispersión de semillas (Bateman y Fleming 2011; Villalobos Escalante et al. 2014; Murray et al.

2015). Finalmente, los zorros pueden verse forzados a volverse más nocturnos para adaptarse a la presencia y perturbaciones humanas (Gil-Fernández et al. 2020).

Específicamente en Chile, el zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*) representa al cánido de mayor tamaño. Se distribuye desde Colombia hasta Tierra del Fuego, habitando zonas desérticas, de matorral y bosque templado, desde el nivel del mar hasta los 4800 m.s.n.m. (Iriarte y Jaksic 2017). Su dieta se basa en roedores y lagomorfos, aunque demuestra amplia flexibilidad local y estacional, consumiendo también reptiles, aves, huevos, artrópodos, material vegetal e incluso a otros carnívoros menores (Lobos et al. 2020; Castillo-Ravanel et al. 2021; Guntinas et al. 2021). En el sur de Chile, por ejemplo, se ha reportado que los ítems tróficos de mayor representación son los roedores (Zúñiga y Fuenzalida 2016), mientras que en el ecosistema mediterráneo de Chile central la presa principal es el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), especialmente en verano (Rubio et al. 2013; Lobos et al. 2020). Particularmente en la Región Metropolitana, en el Parque Nacional Río Clarillo, también se ha demostrado que los zorros consumen basura y restos de alimentos dejados por los visitantes (García et al. 2018). En términos de uso de hábitat, se ha sugerido que el zorro culpeo no responde a la pérdida y fragmentación de hábitat (Malhotra et al. 2021). En Chile central, por ejemplo, ocupó áreas con menos cobertura vegetal y cercanas a caminos, correspondientes a plantaciones forestales (Acosta-Jamett y Simonetti 2004). No obstante, los escasos estudios sobre la selección de hábitat de la especie muestran resultados altamente variables según la zona geográfica (Guntinas et al. 2021). Adicionalmente, el zorro culpeo no está exento de otras amenazas de origen antropogénico, como la cacería de retaliación, los incendios forestales, la tala y la ganadería ilegal, y la depredación por perros domésticos (*Canis familiaris*) (Lucherini 2016c; Zamora-Nasca et al. 2021; Marín et al. 2022).

De tal forma, si bien la perturbación antropogénica puede beneficiar a algunos mesodepredadores, no todas las especies responderán de la misma forma (Morin et al. 2022) y, dada la amplia variación en el uso de hábitat del zorro culpeo, es posible que múltiples factores jueguen un rol en determinar su presencia. En consecuencia, se requiere establecer la distribución a escala fina y los límites de tolerancia para la especie (Guntinas et al. 2021), considerando que debido a su clasificación internacional como especie de Preocupación Menor no existen programas de monitoreo, no se han identificado sitios de importancia para su conservación, ni se han generado planes de manejo a

nivel regional (Lucherini 2016c). Así, el objetivo de esta investigación fue identificar los factores que determinan la ocupación del zorro culpeo en la zona central de Chile, en función de un gradiente de perturbación antrópica. Se hipotetizó que la ocupación del zorro culpeo varía en función de la intensidad de cambio del paisaje, prediciendo que esta disminuye a medida que aumenta la superficie de uso de suelo urbano.

## **Métodos**

### Área de estudio

El área de estudio abordó 17 585 km<sup>2</sup>, correspondientes a la interfaz peri-urbana de 22 comunas, de las regiones de Valparaíso (-33.0630556, -71.63944444444445) y Metropolitana (-33.4377778, -70.65027777777779), Chile (Fig. 1). Esta zona se caracteriza por poseer un clima mediterráneo, al cual se han adaptado especies de flora y fauna con alto grado de endemismo; su paisaje destaca por la presencia de bosque esclerófilo, bosque caducifolio y matorral (Fortes et al. 2020). En términos de superficie, un 39% corresponde a áreas de vegetación herbácea y/o arbustiva; 36% a bosques de hoja ancha; 10% a zonas agrícolas; 3% a zonas urbanas; y el porcentaje restante a cursos de agua permanentes, zonas de escasa o nula vegetación, nieve o hielo (Buchhorn 2022).

### Gradiente de perturbación antrópica

El área de estudio fue dividida en una grilla con píxeles de 4 km<sup>2</sup> (Dias et al. 2019) en QGIS 3.16.0 (QGIS.org), y al centroide de cada píxel se le otorgó un grado de perturbación antrópica (Fig. 1). Para esto, se hipotetizó que la distribución espacial del zorro culpeo podía estar influenciada por el porcentaje de uso de suelo agrícola, de suelo urbano, y por la cantidad de edificaciones (e.g. Murdoch et al. 2016; Lombardi et al. 2017; Rich et al. 2017). Se corroboró que no hubiera correlación entre estas tres variables ( $r_s \leq 0.6$ ), utilizando los coeficientes de correlación de Spearman con el paquete *corrplot* (Wei y Simko 2021) en R 3.5.1 (R Core Team 2020). Luego, se generó una escala de puntajes para cada variable. Para el uso de suelo agrícola y urbano, se otorgó cero puntos a píxeles con cobertura para cada uso <25%; un punto a  $\geq 25\%$  y <50%; dos puntos a  $\geq 50\%$  y <75%; y tres puntos a coberturas  $\geq 75\%$ . Para la cantidad de edificaciones, considerando un mínimo de cero y un máximo de 10 000 edificaciones en 4344 píxeles, la escala de puntaje se basó en los cuartiles. De tal forma, se otorgó cero puntos a píxeles con cero edificaciones; un punto

a  $\geq 1$  y  $< 141$  edificaciones; dos puntos a  $\geq 141$  y  $< 2271$  edificaciones; y tres puntos a  $\geq 2271$  edificaciones. Finalmente, el puntaje otorgado por cada variable fue sumado en cada pixel, obteniéndose un puntaje de perturbación antrópica final. El resultado obtenido fue que a un 45.1% del área de estudio con puntaje de cero se le otorgó la clasificación de perturbación nula; al 4.89% con puntaje de uno a tres, se le clasificó como perturbación baja; al 24.69% con puntaje de cuatro a seis, se le clasificó como perturbación intermedia; y al 25.32% con puntaje de siete a nueve, se le clasificó como perturbación alta.

### Fototrampeo

Se instalaron 72 estaciones simples con cámaras trampa Bushnell Trophy Cam®, de manera aleatoria estratificada y proporcional a la cantidad de pixeles para cada grado de perturbación (Wearn et al. 2017). De estas unidades, seis presentaron problemas durante el periodo de estudio (robo, daños por vandalismo o falla eléctrica), por lo que se obtuvieron datos de 66 unidades (Fig. 1). Los puntos se distribuyeron entre predios privados, áreas bajo distinto grado de protección, y sitios eriazos de libre acceso. Cada cámara se ubicó lo más cerca posible del centroide correspondiente, de forma horizontal a 40 cm del suelo. Las unidades se programaron para obtener una ráfaga de 3 fotografías al momento de la activación (Apps y McNutt 2018). Cada cámara permaneció activa por al menos 30 días, durante una sola estación (verano; 21 de diciembre 2020 al 20 de marzo de 2021), con el objetivo de lograr un mínimo de 1000 trampas noche (Kays et al. 2020). Adicionalmente, la mitad de las cámaras fue equipada aleatoriamente con un atractor olfativo (Lynx urine Halfhord's®), con la finalidad de incrementar la probabilidad de detección, sin necesariamente afectar los patrones de movimiento o actividad de la especie objetivo (Gerber et al. 2012).

### Modelo de detección y ocupación

Las imágenes obtenidas del fototrampeo fueron revisadas visualmente para identificar a las especies registradas. Los análisis fueron llevados a cabo mediante distintos paquetes del software R 3.5.1. Las imágenes fueron analizadas mediante el paquete *camtrapR* (Niedballa et al. 2016), para obtener los registros independientes de cada especie por estación. Se consideró un intervalo de 30 minutos para clasificar dos observaciones como registros independientes (Rich et al. 2017; Vitekere et al. 2020).

Luego, se ajustaron modelos de detección y ocupación de una especie y una sola estación (MacKenzie et al. 2002) con el paquete *unmarked* (Fiske y Chandler 2011) de R 3.5.1. Este tipo de modelo permite estimar la probabilidad de ocupación ( $\Psi$ ), incorporando la probabilidad de detección ( $p$ ) y tomando en cuenta la detección imperfecta, en función de covariables asociadas al sitio y al muestreo. Para generar el historial de detecciones (y) del zorro culpeo, se utilizaron los registros independientes de la especie, considerando ocasiones de muestreo de cinco días (Burton et al. 2015).

Como variables predictivas de muestreo (ObsCovs), se seleccionaron factores asociados a la instalación y configuración de las cámaras trampa (Iannarilli et al. 2021) y a perturbaciones de origen antropogénico (Silva et al. 2017; Zapata-Ríos y Branch 2018) que pueden afectar la actividad de la especie objetivo (y en consecuencia la detectabilidad): esfuerzo de muestreo de cada cámara; uso de atractor olfativo; sensibilidad del sensor de la cámara; instalación en sendero de uso humano; tasa de detección de perros y de humanos (registros independientes de cada especie por cámara/esfuerzo de muestreo por cámara).

Para las variables de sitio (SiteCovs), se seleccionaron a priori múltiples factores asociados al paisaje, a la presencia de otras especies nativas y a perturbaciones de origen antropogénico, cuya relación con la ocupación de zorros ya ha sido reportada en la literatura (e.g. Murdoch et al. 2016; Rich et al. 2017; Egan et al. 2020; Vitekere et al. 2020; Castro et al. 2022): altitud en metros sobre el nivel del mar (CEDEUS 2015); temperatura máxima anual (DMC 2020); Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) (Buchhorn 2022); porcentaje de superficie del pixel ocupada por vegetación baja, bosque abierto, bosque cerrado, uso agrícola y uso urbano (Buchhorn 2022); cantidad de edificaciones presentes en el pixel (Schiavina et al. 2023); distancia en línea recta desde el centroide del pixel a la zona más cercana de alta intensidad agrícola y de alta intensidad urbana ( $\geq 50\%$  de su superficie destinada a ese uso) (Buchhorn 2022); distancia en línea recta desde el centroide del pixel al curso de agua más cercano (BCN 2019a) y al camino de uso vehicular más cercano (BCN 2019b); tasa de detección de zorro chilla (*Lycalopex griseus*), de presas, perros, ganado y humanos (número de registros independientes de cada especie por cámara/esfuerzo de muestreo de cada cámara). Para el caso específico de las presas, se consideró la sumatoria de

registros independientes de roedores y lagomorfos, mientras que para el ganado se consideraron bovinos, ovinos, caprinos y equinos domésticos. Con la finalidad de reducir las dimensiones del conjunto de datos, estas variables fueron estandarizadas con la función *scale* para luego ser sometidas a un análisis de componentes principales mediante la función *prcomp* (Anexos, Tabla 1). Se seleccionaron únicamente aquellos componentes que acumularon  $\geq 80\%$  de la varianza (Anexos, Tabla 2).

Los modelos fueron generados siguiendo una metodología de saturación en dos pasos, integrando las covariables de observación y de sitio de manera secuencial (e.g. Silva et al. 2017; King et al. 2021). Primero, se modeló la probabilidad de detección, mientras se mantuvo la ocupación constante (e.g.  $\psi(\cdot)$ ,  $p(\text{covariable})$ ). Luego, se combinó el modelo de mejor ajuste de detectabilidad con modelos candidatos que representan hipótesis biológicas plausibles para explicar la probabilidad de ocupación. Se utilizaron 10.000 iteraciones para ajustar los modelos. Los modelos finales que mejor describieron la influencia de las covariables sobre  $p$  y  $\Psi$  fueron seleccionados utilizando el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), con  $\Delta\text{AIC} \leq 2$  con respecto al modelo más parsimonioso (Burnham y Anderson 2002), y cuyos predictores tuvieran significancia estadística ( $p \leq 0,05$ ).

## Resultados

Mediante un esfuerzo de muestreo de 1962 trampas-noche, se obtuvieron 3151 registros independientes de fauna nativa y exótica. De estos registros, 215 (6.82%) correspondieron a zorro culpeo, siendo el carnívoro más registrado con detecciones en 67% de las estaciones.

Los registros permitieron ajustar un único modelo para el zorro culpeo (Tabla 3), mostrando una asociación positiva de la detección con la tasa de detección de perros, y una asociación negativa de la ocupación con el porcentaje de superficie utilizado para fines agrícolas (Tabla 4). El siguiente modelo de mejor ajuste incorporó una asociación negativa de la ocupación con la distancia a cursos de agua, no obstante, este predictor no fue significativo.

Tabla 3. Comparación de modelos con  $\Delta AICc \leq 2$  para explicar la detección y ocupación del zorro culpeo en el área de estudio.

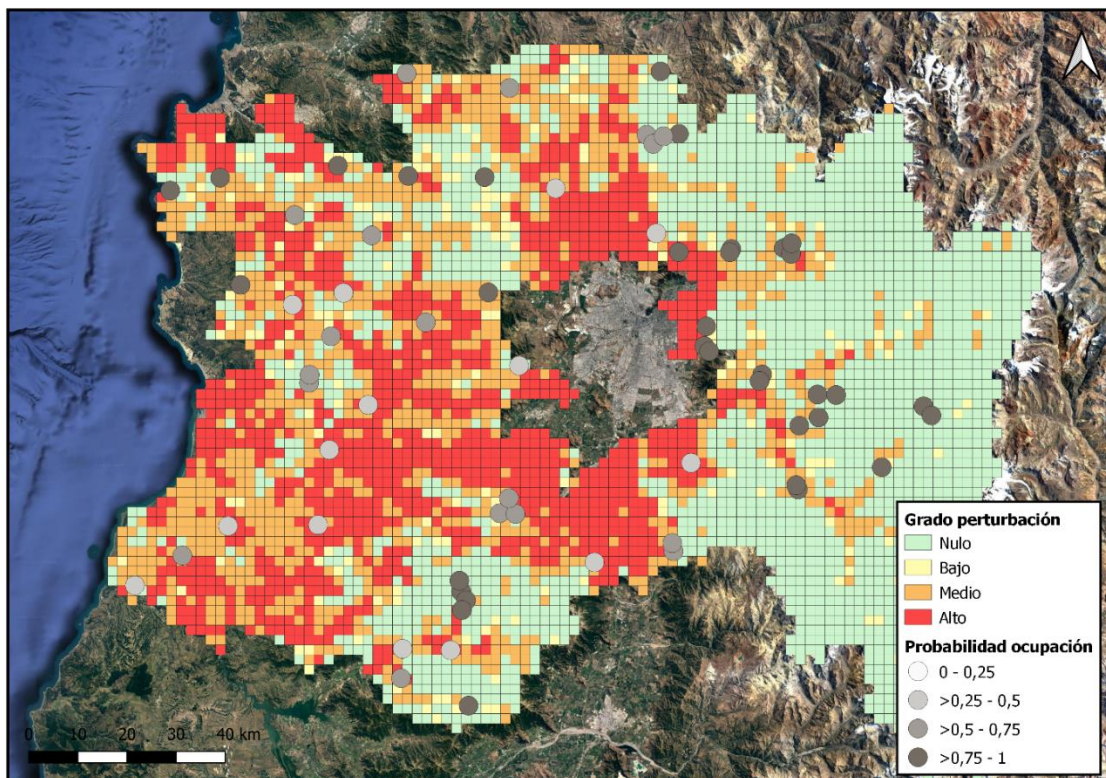
Modelos	AIC	$\Delta AIC$
p(tasa captura perros) – $\Psi$ (superficie agrícola)	415.15	0
p(tasa captura perros) – $\Psi$ (superficie agrícola + distancia agua)	416.56	1.40

Tabla 4. Efectos fijos para la ocupación y detección en el modelo de mejor ajuste.

Detección (p)	Estimado	Error estándar	Z	P(> Z )
(Intercepto)	-0,50	0,15	-3,26	0,00113
Tasa captura perros	1,18	0,32	3,69	0,00022
Ocupación (psi)	Estimado	Error estándar	Z	P(> Z )
(Intercepto)	0,93	0,34	2,75	0,00605
Superficie agrícola	-0,75	0,31	-2,45	0,01432

En función del modelo más parsimonioso, la probabilidad de ocupación promedio estimada para el zorro culpeo fue de 0.74, con un mínimo de 0.33 y un máximo de 0.99 por estación (Fig. 1).

Figura 1. Probabilidad de ocupación estimada por estación para el zorro culpeo en el área de estudio.



## Discusión

Los resultados de este estudio permiten comprobar que el zorro culpeo es un carnívoro común en el área de estudio, con amplia distribución y alta probabilidad de ocupación. No obstante, a pesar de su flexibilidad para explotar distintos hábitats y recursos alimenticios (Iriarte y Jaksic 2017), su ocupación se asoció negativamente a la proporción de suelo modificado para la agricultura. En este contexto, el incremento global de la población humana ha requerido suplir la necesidad de alimento mediante la conversión de hábitats naturales a extensas áreas agrícolas, implicando consecuencias mayormente negativas para los carnívoros (Baker et al. 2008). Cabe destacar que las áreas prioritarias de conservación para este gremio han estado espacialmente correlacionadas con las predicciones de distribución agrícola (Dobrovolski et al. 2013).

Una de las mayores consecuencias de la agricultura es su capacidad para alterar de manera variable las abundancias y dinámicas entre depredadores carnívoros y sus presas (Shapira et al. 2008). La abundancia y distribución de roedores, por ejemplo, puede variar sin un patrón fijo en función de variables meteorológicas, de las prácticas agrícolas y de los recursos disponibles (Fraschina et al. 2011; Mayamba et al. 2020; Ruscoe et al. 2021). Lo mismo ocurre con la abundancia de lagomorfos, que puede modificarse principalmente en función de la calidad del hábitat y de la intensidad de las prácticas agrícolas (Panek 2018; Mayer y Sunde 2020). De tal forma, la abundancia de presas para los zorros en áreas agrícolas es inconstante y puede llegar a reducirse (e.g. Warrick et al. 2007), provocando respuestas numéricas y funcionales complejas de cuantificar en un carnívoro generalista (Krebs 2022). Específicamente en Chile, Moreira-Arce y colaboradores (2015) reportaron que la declinación de pequeños mamíferos en plantaciones forestales podría modificar la selección de presas de los mesocarnívoros nativos. De hecho, se ha reportado que la dieta del zorro culpeo en Chile central fue menos diversa en sitios más perturbados (Rubio et al. 2013), reflejando posiblemente una respuesta a la reducida disponibilidad de presas.

Por otra parte, dado que en áreas agrícolas los carnívoros explotan recursos subsidiados por el humano adicionales a las presas, pueden reducir su rango de hogar y alcanzar densidades mayores que en áreas naturales (Bateman y Fleming 2012; Šálek et al. 2015). En zorros rojos, por ejemplo, se registró una asociación negativa del tamaño de su rango de hogar con la proporción de suelo

agrícola (Walton et al. 2017). Esta situación puede aumentar considerablemente la superposición del nicho trófico, desencadenando interacciones competitivas intragremiales (Manlick y Pauli 2020). Es sabido que la fuerza y dirección de dichas interacciones están modeladas principalmente por la proximidad filogenética, morfología y comportamiento de las especies involucradas (Kronfeld-Schor y Dayan 2003; Donadio y Buskirk 2006; Davies et al. 2018). Especies estrechamente relacionadas suelen ser similares en cuanto a necesidades de recursos, como ocurre con el zorro culpeo y el zorro chilla, que comparten el género *Lycalopex* (Iriarte y Jaksic 2017). De tal forma, es posible que el zorro culpeo esté enfrentando interacciones competitivas intra e interespecíficas en áreas agrícolas con mayor frecuencia que en áreas naturales, limitando su uso de este tipo de paisaje cuando la densidad de zorros alcanza un punto que impide la diferenciación de nicho espaciotemporal o trófico (e.g. Du Preez et al. 2017).

Además, los paisajes agrícolas pueden estar reduciendo la supervivencia de las poblaciones de zorro (Gosselink et al. 2007), limitando los sitios para crear madrigueras (Warrick et al. 2007), imponiendo barreras de dispersión (Pia 2011; Kimmig et al. 2019) y aumentando el conflicto directo con el humano (Riley et al. 2006; Manlick y Pauli 2020; Guntinas et al. 2021). Las áreas perturbadas representan zonas donde los culpeos pueden ser fácilmente detectados y cazados (Pia 2011). Consecuentemente, en función de todas las amenazas ya mencionadas, es esperable que el zorro rojo, por ejemplo, ocupe sitios con cobertura nativa por sobre plantaciones, evitando áreas de alta perturbación antrópica (Castro et al. 2022). De la misma forma, para el zorro indio (*Vulpes bengalensis*) las zonas agrícolas fueron un predictor negativo de ocupación (Vanak y Gompper 2010), en concordancia con esta investigación.

En cuanto a la detección, es importante reconocer aquellos factores que modifican la actividad de la especie objetivo, con la finalidad de generar protocolos de investigación costo-eficientes (Buyaskas et al. 2020). En el caso de esta investigación, se detectó una asociación positiva de la detección del zorro culpeo con la detección del perro doméstico, coincidiendo con Malhotra y colaboradores (2021). Los autores describieron una asociación positiva de la detección de los zorros culpeo y chilla con la ocupación de perros en el sur de Chile, sugiriendo que esta situación puede reflejar una respuesta a escala fina por el riesgo impuesto por los perros. Morin y colaboradores (2022), por ejemplo, reportaron que la presencia de perros disminuyó la

detectabilidad del zorro gris, sugiriendo evitación o supresión de actividades. De tal forma, se podría especular que los perros domésticos puedan actuar como carnívoros interactivos de tamaño mediano dentro del gremio nativo (Vanak y Gompper 2009), compitiendo por interferencia (Vanak et al. 2014) y modificando la velocidad de movimiento que adoptan los cánidos en áreas de mayor riesgo de interacción intragremial (Péron et al. 2017; Broadley et al. 2019).

Por otro lado, también es posible que los zorros estén respondiendo a la competencia por interferencia generada por los perros (o viceversa) mediante el marcaje con olores (Vanak et al. 2014). La función más importante del marcaje facial, mediante orina o heces es la demostración de dominancia sobre un territorio, aunque las marcas también pueden ser utilizadas para obtener información sobre potenciales competidores simpátricos (Anisko 1976; Apps et al. 2019). Incluso se ha sugerido que los zorros grises utilizan el olor de las marcas de puma para disuadir la depredación (Allen et al. 2017). Aun así, no es posible descartar que el marcaje también se asocie al uso de atractor olfativo, que tiene consecuencias negativas no intencionales, como un aumento del contacto inter e intraespecífico que puede derivar en competencia por interferencia (Harmsen et al. 2010; Mills et al. 2019; Buyaskas et al. 2020). En esta investigación, la totalidad de los registros de marcaje en zorros y perros ocurrieron en cámaras que habían sido equipadas con atractor, temática que será abordada en el capítulo III.

Finalmente, la asociación positiva de la detección de zorros y perros podría estar mediada por su selección de microhábitat (e.g. Moreira-Arce et al. 2015), basada en la explotación de recursos subsidiados por el humano (García et al. 2018; Manlick y Pauli 2020). Goshal y colaboradores (2016), por ejemplo, detectaron una débil asociación positiva de la ocurrencia del zorro rojo con la densidad de perros y la disponibilidad de basura. Efectivamente, la abundancia y distribución de los perros domésticos se ha asociado con la densidad poblacional humana, la distribución de sus asentamientos y la disponibilidad de sus desechos (Acosta-Jamett et al. 2010; Silva-Rodríguez et al. 2010; Morin et al. 2018; Tiwari et al. 2019).

## Conclusiones

Esta investigación evidenció al zorro culpeo como un carnívoro común en la zona central de Chile, con alta flexibilidad a los cambios de origen antropogénico sobre el paisaje. La especie no respondió negativamente a la superficie del uso de suelo urbano, por lo que la hipótesis inicial se rechaza. No obstante, la tolerancia del zorro culpeo no es ilimitada, respondiendo negativamente a la superficie agrícola. De tal forma, es posible que el zorro esté utilizando este tipo de paisaje como alternativa cuando las áreas naturales disponibles son escasas (e.g. Alexandre et al. 2020), asumiendo riesgos con consecuencias potencialmente letales asociadas al humano (Baker et al. 2008) y compitiendo de manera intra e interespecífica por el subsidio de recursos de origen antropogénico (Shamoon et al. 2017).

De tal forma, entendiendo que la presencia de un carnívoro en un área agrícola no necesariamente indica que existen suficientes recursos o hábitat disponible para asegurar la viabilidad de la población a largo plazo (Ferreira et al. 2018), el escenario anterior requiere ser explorado en profundidad mediante estudios demográficos que permitan evaluar las dinámicas de los zorros a largo plazo (e.g. Bakker et al. 2009), así como a través de modelos de co-ocupación que incorporen presas, carnívoros nativos y exóticos (e.g. Dechner et al. 2018). Finalmente, se sugiere brindar mayor atención a la planificación agrícola y sistematizarla, con la finalidad de preservar la calidad y conectividad de la matriz en función del contexto local, apuntando a un uso compartido entre carnívoros nativos e intereses humanos (Shackelford et al. 2015; Bruskotter et al. 2022).

## CAPÍTULO III

### **Segregación de nicho e interacciones entre el zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*) y el perro doméstico (*Canis familiaris*) en la zona central de Chile**

Camila Dunner<sup>1\*</sup>, Alejandro Simeone<sup>2</sup>

<sup>(1)</sup> Programa de Doctorado en Medicina de la Conservación, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello, República 440, piso 1, Santiago, Región Metropolitana, Chile.

<sup>(2)</sup> Departamento de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello, República 440, piso 1, Santiago, Región Metropolitana, Chile.

\* Autor de correspondencia: C. Dunner [cfdunner@gmail.com]

### **RESUMEN: Segregación de nicho e interacciones entre el zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus*) y el perro doméstico (*Canis familiaris*) en la zona central de Chile**

El perro doméstico es el carnívoro más abundante del mundo, y tiene la capacidad de interactuar negativamente con los carnívoros silvestres nativos en matrices urbanas. En Chile, ya ha sido reconocido como una amenaza, por lo que los objetivos de esta investigación fueron describir la segregación de nicho espacial y temporal entre zorro culpeo y perro doméstico, en función de un gradiente de perturbación antrópica, así como evaluar la ocurrencia de interacciones entre estas dos especies y caracterizarlas. El área de estudio abarcó la interfaz peri-urbana de las regiones Metropolitana y de Valparaíso, donde se instalaron 66 cámaras trampa de manera aleatoria estratificada. Las imágenes se analizaron mediante el paquete *camtrapR* en R 3.5.1. Los resultados mostraron que existe segregación de nicho temporal más que espacial, facilitada por la actividad principalmente nocturna del zorro y diurna del perro. La co-ocurrencia de estas especies posibilitó interacciones indirectas, que se concentraron en cercanía a ciudades. Particularmente, los perros se asociaron a la presencia humana, pero gran parte deambuló sin ninguna medida de restricción, utilizando el paisaje sin patrones fijos. Lo anterior plantea escenarios de riesgo para el zorro culpeo, asociados a potencial competencia por interferencia o aparente, mediada por la transmisión de patógenos. Los resultados refuerzan la necesidad de explorar la plasticidad de los carnívoros nativos ante competidores exóticos, y de fortalecer la legislación sobre tenencia responsable de mascotas, integrando factores ecológicos y sociales que mitiguen amenazas asociadas a interacciones de animales domésticos y silvestres.

**Palabras clave:** cámaras trampa; competencia; co-ocupación; tenencia responsable.

**ABSTRACT: Niche segregation and interactions between the Andean fox (*Lycalopex culpaeus*) and the domestic dog (*Canis familiaris*) in central Chile**

The domestic dog is the most abundant carnivore in the world and can negatively interact with native wild carnivores in urban environments. In Chile, it has already been recognized as a threat, so the objectives of this research were to describe the spatial and temporal niche segregation between the Andean fox and domestic dog, based on an anthropic disturbance gradient, as well as to evaluate the occurrence of interactions between these two species and characterize them. The study area covered the peri-urban interface of the Metropolitan and Valparaíso regions, where 66 trail cameras were installed in a stratified random manner. Images were analyzed using the package *camtrapR* in R 3.5.1. The results showed there is temporal rather than spatial niche segregation, facilitated by the mainly nocturnal activity of the fox and diurnal activity of the dog. The co-occurrence of these species enabled indirect interactions, which were concentrated near cities. Dogs in particular were associated with human presence, but a large part roamed without any restriction measures, using the landscape without fixed patterns. The above poses risk scenarios for the Andean fox, associated with potential interference or apparent competition, mediated by pathogen transmission. The results reinforce the need to explore the plasticity of native carnivores in the face of exotic competitors, and to strengthen legislation on responsible pet ownership, integrating ecological and social factors that mitigate threats associated with interactions between domestic and wild animals.

**Keywords:** competence; co-occurrence; responsible ownership; trail cameras.

## Introducción

La introducción de especies exóticas invasoras es la segunda amenaza más importante asociada mundialmente a la extinción de especies nativas (Bellard et al. 2016), destacando particularmente el perro doméstico (*Canis familiaris*). El perro es ubicuitario y ha sido cuantificado como el carnívoro más abundante del mundo. Al año 2014, ya se había estimado una población de al menos 1000 millones de individuos (Gompper 2014), de los cuales 70% corresponde a animales de libre deambular (Belsare y Vanak 2020). Estos individuos sin restricción, con o sin un tutor a su cargo, son aquellos que pueden resultar más problemáticos (Silva-Rodríguez et al. 2023), especialmente en áreas urbanas y suburbanas donde cuentan con recursos subsidiados por el humano que les permiten competir con carnívoros nativos (Vanak y Gompper 2009; Gompper 2014; Gompper 2021).

Se ha estudiado ampliamente el rol del perro doméstico como carnívoro interactivo de tamaño mediano dentro del gremio nativo (Vanak y Gompper 2009; Hughes y MacDonald 2013; Gompper 2014; Doherty et al. 2017). La interacción más evidente y estudiada es la competencia por interferencia, manifestada en forma de perturbación por presencia y marcaje, hostigamiento dirigido (mediante persecución y ladridos), agresión y depredación intragremial (George y Crooks 2006; Vanak et al. 2014). Dado que los perros pueden utilizar de manera generalista el espacio (Torres y Prado 2010; Krauze-Gryz y Gryz 2014), provocan no solo estrés, costos comportamentales y costos energéticos en los carnívoros nativos (Lenth et al. 2008; Young et al. 2011), sino que además modifican su ecología poblacional y espacial. La actividad de perros en hábitats naturales es suficiente para reducir la riqueza, detectabilidad y ocupación de carnívoros nativos simpátricos (Lenth et al. 2008; Vanak y Gompper 2010; Young et al. 2011; Zapata-Ríos y Branch 2016; Williams et al. 2017; Zapata-Ríos y Branch 2018). Otro de los impactos negativos más estudiados es la competencia aparente, mediada por la transmisión de patógenos (Vanak et al. 2014). El perro doméstico puede actuar como reservorio y vector para algunos de los patógenos más devastadores hacia carnívoros silvestres, con el potencial de alterar el ecosistema completo (Deem et al. 2000; Hughes y Macdonald 2013; Knobel et al. 2014). En este contexto, la superposición geográfica entre distintas especies se considera uno de los mejores indicadores de contacto y potencial transmisión (e.g. Woolhouse et al. 2012).

En Chile, los perros han sido identificados como un riesgo sanitario, económico y ambiental (Rojas et al. 2018; Alegría-Morán et al. 2021; Vallejos-Romero et al. 2021; Silva-Rodríguez et al. 2023). No obstante, las características demográficas de la población de perros en la actualidad no son claras. Mediante datos que abarcaron hasta el año 2012, se estimó una densidad media a nivel nacional de 5.3 perros/km<sup>2</sup> y una razón de 4.8 perros/humano (Astorga et al. 2015). Específicamente, las regiones Metropolitana y de Valparaíso, que acumulan la mitad de la población nacional (INE 2018), mostraron razones aún mayores en algunas de sus comunas (e.g. 7.4 perros/humano en Santiago y 7.9 en Quillota). Adicionalmente, en estas regiones la tenencia responsable de mascotas se ha considerado de nivel intermedio, destacando los cuidados veterinarios deficientes y la permisividad para deambular libremente por parte de los tutores (SUBDERE 2022). A esto se suma que gran parte de los perros de libre deambular en estas regiones no se encuentran en condiciones sanitarias que provean de bienestar (Chávez et al. 2019). Desafortunadamente, el marco legal que engloba la tenencia de animales de compañía y su fiscalización son deficientes, a lo cual se suma una fuerte reticencia social para mitigar la problemática (Bonacic y Abarca 2014; Garde et al. 2022).

Bajo este escenario, los carnívoros nativos que son capaces de habitar áreas urbanas y peri-urbanas, como los zorros (Plumer et al. 2014), se enfrentan continuamente al riesgo impuesto por la presencia de perros. El en sur de Chile, por ejemplo, se observó el perro no demostraba segregación espacial con el zorro chilla (*Lycalopex griseus*) (Zúñiga et al. 2022). No obstante, al evaluar estos patrones a escala fina, el perro si parece restringir el uso del espacio del zorro chilla, especialmente en horario diurno y a corta distancia de asentamientos humanos. Adicionalmente, se registró la depredación de este zorro por parte del perro (Silva-Rodríguez et al. 2010). Al considerar al zorro chilla y al culpeo (*Lycalopex culpaeus*) en conjunto, su probabilidad de ocupación se redujo al co-ocurrir con perros, con una superposición temporal intermedia (Gálvez et al. 2021). Otro estudio proyectó que un incremento del 12% en la ocupación de los perros impactaría negativamente en el uso del espacio del zorro culpeo (Malhotra et al. 2021). La presencia del cánido doméstico también tuvo consecuencias negativas para el zorro de Darwin (*Lycalopex fulvipes*), disminuyendo su ocurrencia tanto en horario diurno como nocturno (Moreira-Arce et al. 2015; Silva-Rodríguez et al. 2018). En la zona centro-norte del país, por su parte, perros, zorros chilla y culpeo demostraron una marcada segregación temporal, pero que no impidió que interactuaran de manera indirecta en

cercanía a las ciudades, sugiriendo un alto riesgo de transmisión de patógenos (Hernández et al. 2021). En este contexto, en Chile destaca la exposición del zorro culpeo al virus del distemper canino, al parvovirus canino (Acosta-Jamett et al. 2015) y al ectoparásito *Sarcoptes scabiei* (Montecino-Latorre et al. 2020).

Es así que surge la necesidad de explorar los mecanismos de coexistencia a escala local entre carnívoros nativos y exóticos (Farris et al. 2020), considerando aspectos asociados a la perturbación antrópica que pudieran tener efectos sinérgicos sobre dichas dinámicas (Doherty et al. 2015). En consecuencia, los objetivos de esta investigación fueron describir la segregación de nicho espacial y temporal entre zorro culpeo y perro doméstico, en función de un gradiente de perturbación antrópica, así como evaluar la ocurrencia de interacciones entre estas dos especies y caracterizarlas. Se hipotetizó que existe segregación de nicho entre zorros y perros, prediciendo que es mayormente temporal. También se hipotetizó que la co-ocurrencia de zorros y perros supone riesgo de interacciones, prediciendo que estas ocurren y que aumentan en cercanía a zonas urbanas.

## **Métodos**

### Área de estudio

El área de estudio abordó 17 585 km<sup>2</sup>, correspondientes a la interfaz peri-urbana de 22 comunas, de las regiones de Valparaíso (-33.0630556, -71.63944444444445) y Metropolitana (-33.4377778, -70.65027777777779), Chile (Fig. 3). Esta zona se caracteriza por poseer un clima mediterráneo, con un paisaje que destaca por la presencia de bosque esclerófilo, bosque caducifolio y matorral (Fortes et al. 2020). En términos de superficie, un 39% corresponde a áreas de vegetación herbácea y/o arbustiva; 36% a bosques de hoja ancha; 10% a zonas agrícolas; 3% a zonas urbanas; y el porcentaje restante a cursos de agua permanentes, zonas de escasa o nula vegetación, nieve o hielo (Buchhorn 2022).

### Gradiente de perturbación antrópica

El área de estudio fue dividida en una grilla con pixeles de 4 km<sup>2</sup> (Dias et al. 2019) en QGIS 3.16.0 (QGIS.org), y al centroide de cada pixel se le otorgó un grado de perturbación antrópica (Fig. 3). Para esto, se hipotetizó que la distribución espacial del zorro culpeo podía estar influenciada por el

porcentaje de uso de suelo agrícola, de suelo urbano, y por la cantidad de edificaciones (e.g. Murdoch et al. 2016; Lombardi et al. 2017; Rich et al. 2017). Se corroboró que no hubiera correlación entre estas tres variables ( $r_s \leq 0.6$ ), utilizando los coeficientes de correlación de Spearman con el paquete *corrplot* (Wei y Simko 2021) en R 3.5.1 (R Core Team 2020). Luego, se generó una escala de puntajes para cada variable. Para el uso de suelo agrícola y urbano, se otorgó cero puntos a pixeles con cobertura para cada uso  $<25\%$ ; un punto a  $\geq 25\%$  y  $<50\%$ ; dos puntos a  $\geq 50\%$  y  $<75\%$ ; y tres puntos a coberturas  $\geq 75\%$ . Para la cantidad de edificaciones, considerando un mínimo de cero y un máximo de 10 000 edificaciones en 4344 pixeles, la escala de puntaje se basó en los cuartiles. De tal forma, se otorgó cero puntos a pixeles con cero edificaciones; un punto a  $\geq 1$  y  $<141$  edificaciones; dos puntos a  $\geq 141$  y  $<2271$  edificaciones; y tres puntos a  $\geq 2271$  edificaciones. Finalmente, el puntaje otorgado por cada variable fue sumado en cada pixel, obteniéndose un puntaje de perturbación antrópica final. El resultado obtenido fue que a un 45.1% del área de estudio con puntaje de cero se le otorgó la clasificación de perturbación nula; al 4.89% con puntaje de uno a tres, se le clasificó como perturbación baja; al 24.69% con puntaje de cuatro a seis, se le clasificó como perturbación intermedia; y al 25.32% con puntaje de siete a nueve, se le clasificó como perturbación alta.

### Fototrampeo

Se instalaron 72 estaciones simples con cámaras trampa Bushnell Trophy Cam®, de manera aleatoria estratificada y proporcional a la cantidad de pixeles para cada grado de perturbación (Wearn et al. 2017). De estas unidades, seis presentaron problemas durante el periodo de estudio (robo, daños por vandalismo o falla eléctrica), por lo que se obtuvieron datos de 66 unidades (Fig. 3). Los puntos se distribuyeron entre predios privados, áreas bajo distinto grado de protección, y sitios eriazos de libre acceso. Cada cámara se ubicó lo más cerca posible del centroide correspondiente, de forma horizontal a 40 cm del suelo. Las unidades se programaron para obtener una ráfaga de 3 fotografías al momento de la activación (Apps y McNutt 2018). Cada cámara permaneció activa por al menos 30 días, con el objetivo de lograr un mínimo de 1000 trampas noche (Kays et al. 2020). El muestreo se llevó a cabo durante una sola estación (verano; 21 de diciembre 2020 al 20 de marzo de 2021), para cumplir con el principio de modelo demográfico cerrado (Devarajan 2020). Adicionalmente, la mitad de las cámaras fue equipada aleatoriamente

con un atractor olfativo (Lynx urine Halfhord's©), con la finalidad de incrementar la probabilidad de detección de los cánidos (Chamberlain et al. 1999).

### Análisis de datos

Las imágenes obtenidas del fototrampeo fueron revisadas visualmente para identificar a zorros y perros. Se obtuvieron los registros independientes de cada especie por estación mediante el paquete *camtrapR* (Niedballa et al. 2016) del software R 3.5.1. Se consideró un intervalo de 30 minutos para clasificar dos observaciones como registros independientes (Vitekere et al. 2020). Luego, para evaluar el solapamiento espacial entre perros y zorros, se utilizó el valor porcentual de estaciones en las que se registraron a ambas especies. Para el solapamiento temporal, se obtuvo el coeficiente de solapamiento (*dhat*) mediante el paquete *camtrapR*, aplicando un análisis de densidad de Kernel interespecífico entre perros y zorros (Ridout y Linkie 2009) e intraespecífico entre zorros ante la presencia y ausencia de perros (Gálvez et al. 2021). El nivel de solapamiento espacial y temporal fue clasificado como bajo (<50%), intermedio ( $\geq 50\%$  y  $\leq 70\%$ ) o alto (>70%) (e.g. Monterroso et al. 2014).

En cuanto al contacto interespecífico potencial que puede conllevar la co-ocupación espacio-temporal, se definió como “interacción indirecta” todo aquel registro independiente de zorro obtenido de manera previa o posterior a un registro de perro, sin registros de otros carnívoros entre ellos (e.g. Hernández et al. 2021). En cambio, se definió como “interacción directa” todo aquel registro simultáneo de zorro y perro en una misma imagen. En Microsoft Excel®, se cuantificó la cantidad de interacciones indirectas y directas, y se determinó su direccionalidad según el orden en que se registraron las especies. También se obtuvo el intervalo de tiempo entre las interacciones, considerando la hora de la última imagen de la primera especie registrada, y la primera imagen de la segunda especie registrada. Para comparar si existían diferencias significativas entre los intervalos de tiempo según su direccionalidad, se aplicó la prueba U de Mann-Whitney con la función *wilcox.test* (Hollander y Wolfe 1973) en R 3.5.1.

Por otra parte, se describió la cantidad de individuos involucrados por interacción y los comportamientos observados en cada especie. Luego, se cuantificó a los perros registrados por estación en función de sus patrones corporales (e.g. Maffei et al. 2005) y se describieron sus

características de tenencia, especificando si poseían algún tipo de identificación de tutela (e.g. collar o arnés), y si su movilidad estaba siendo restringida por un humano mediante una correa, tal como establece la Ley de N° 21.020 (2017) “Sobre Tenencia Responsable de Mascotas y Animales de Compañía”.

Finalmente, se ajustaron modelos lineales generalizados en R 3.5.1: con distribución de Poisson inflado con ceros para explicar la cantidad de interacciones y el recuento de perros individualizados por cámara; y Gaussiana para los coeficientes de solapamiento por estación y los intervalos entre interacciones. En todos los modelos se utilizó el esfuerzo de muestreo de cada cámara como *offset* (Burnham y Anderson 2002). Como variables predictivas, se seleccionaron una serie de perturbaciones de origen antropogénico que se han asociado a interacciones interespecíficas (e.g. Mills et al. 2009; Gompper 2014; Rasambainarivo et al. 2017; Gálvez et al. 2021; Hernández et al. 2021): uso de atractor olfativo; cantidad de edificaciones (Pesaresi y Panagiotis 2023); porcentaje de uso de suelo agrícola y urbano (Buchhorn 2022); distancia en línea recta desde el centroide de cada pixel a la zona más cercana de alta intensidad agrícola y urbana ( $\geq 50\%$  de su superficie destinada a ese uso) (Buchhorn 2022); distancia en línea recta desde el centroide de cada pixel al camino vehicular más cercano (BCN 2019); tasa de detección de humanos (registros independientes en cada cámara/esfuerzo de muestreo de cada cámara) y recuento de perros por estación (excepto para el modelo en el que este componente correspondía a la variable respuesta). Las variables continuas fueron estandarizadas con la función *scale* y evaluadas para determinar que no estuvieran correlacionadas ( $r \leq 0.6$ ), utilizando los coeficientes de correlación de Spearman con el paquete *corrplot* (Wei y Simko 2021).

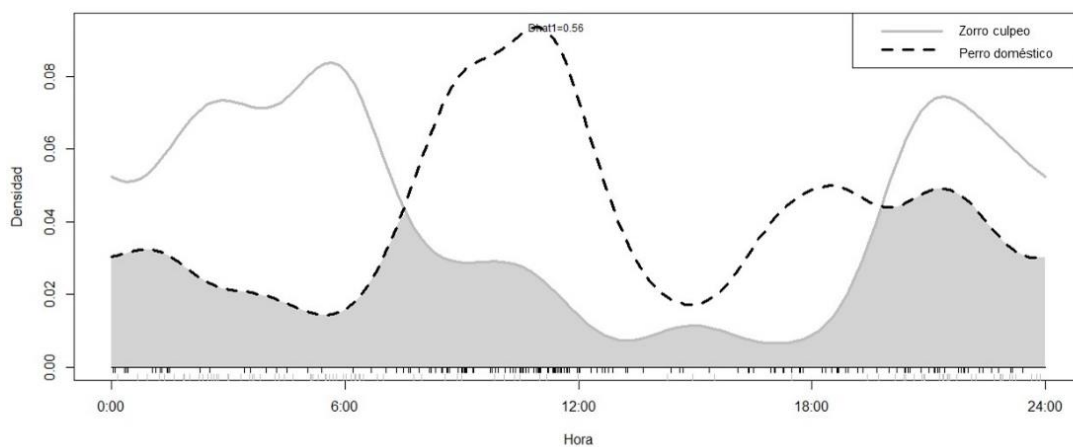
Los modelos fueron ordenados en función del Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños muestrales pequeños (AICc) (Symonds y Moussalli 2011), seleccionando aquellos de menor valor, con  $\Delta AICc \leq 2$  y cuyos predictores tuvieran significancia estadística ( $p \leq 0.05$ ).

## **Resultados**

Mediante un esfuerzo de muestreo de 1962 trampas-noche, se obtuvieron 3151 registros independientes de fauna nativa y exótica. De estos registros, 217 (6.88%) correspondieron a zorro

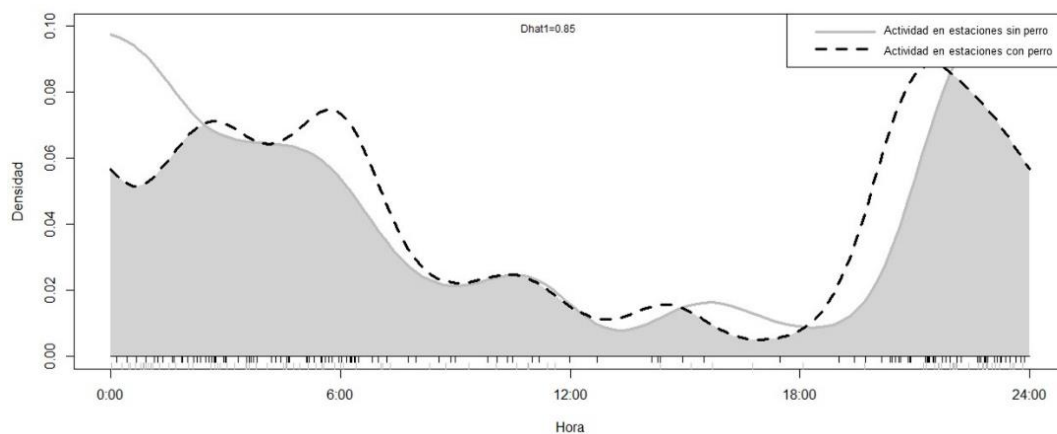
culpeo, con detección en 44 estaciones (66.66%). En cuanto al perro, se obtuvieron 265 registros independientes (8.41%) en 30 estaciones (45.45%). Se registró solapamiento espacial bajo entre ambas especies, en 18 cámaras correspondientes al 27.27% del total de estaciones. En cuanto al solapamiento temporal, se obtuvo un coeficiente de solapamiento interespecífico intermedio ( $dhat = 0.56$  o 56%) (Fig. 1). El zorro culpeo mostró una tendencia a la nocturnidad, mientras que el perro doméstico mostró actividad principalmente diurna.

Figura 1. Superposición temporal entre zorro culpeo y perro doméstico en el área de estudio.



En cuanto al coeficiente de superposición intraespecífico, el zorro culpeo obtuvo un coeficiente alto ( $dhat = 0.85$  o 85%) al comparar estaciones con presencia y ausencia de perro (Fig.2).

Figura 2. Superposición temporal intraespecífica para el zorro culpeo, en presencia y ausencia de perros domésticos.



Se registraron 97 interacciones interespecíficas (Fig. 3), todas de tipo indirecto. Su direccionalidad fue equitativa: en cuarenta y nueve interacciones se registró primero al perro y luego al zorro, y en 48 primero al zorro y luego al perro. Los intervalos entre estas interacciones registraron un tiempo mínimo de 1.14 horas y uno máximo de 256.35 horas (equivalentes a aproximadamente 11 días) (Fig. 4), sin diferencias significativas según su direccionalidad ( $p = 0.5295$ ).

Figura 3. Cantidad de interacciones interespecíficas indirectas registradas por estación en el área de estudio, en función de un gradiente de perturbación antrópica.

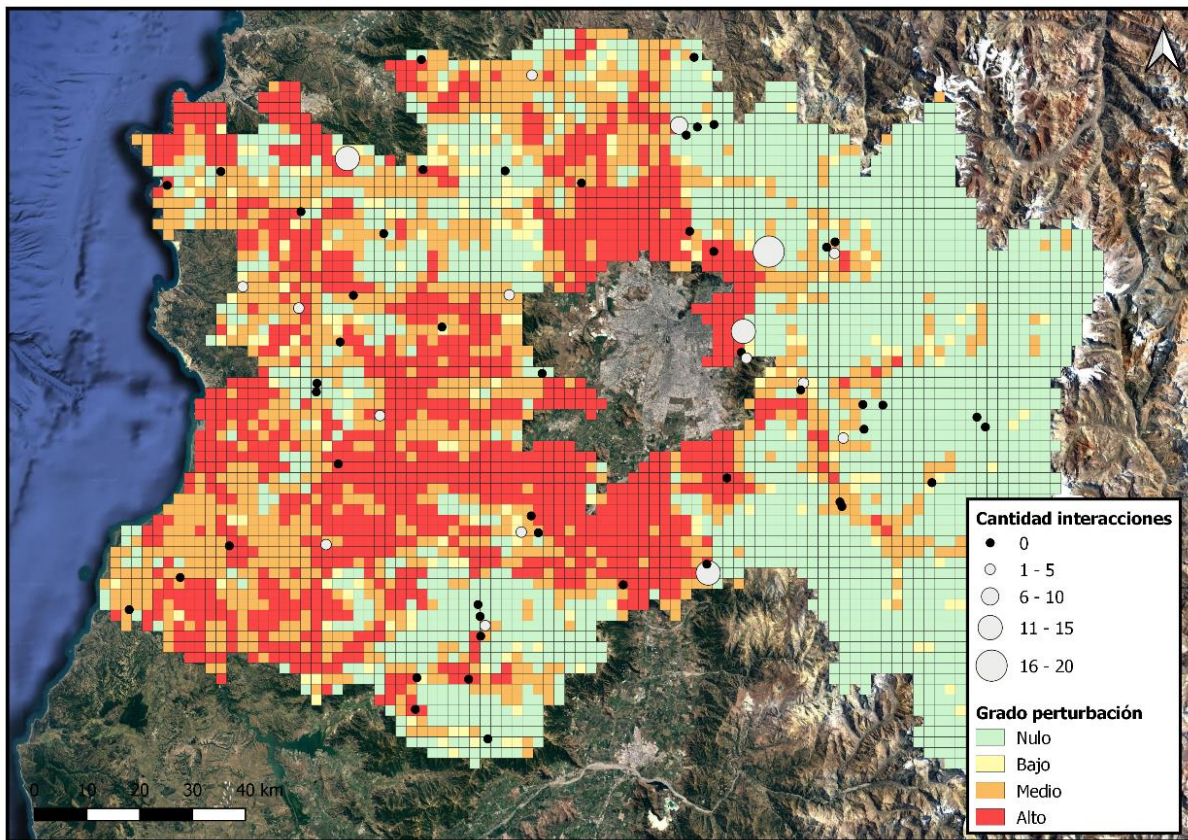
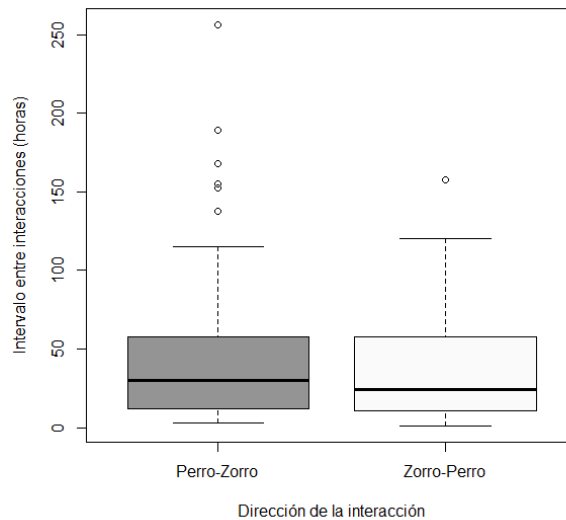


Figura 4. Intervalos entre interacciones interespecíficas según su direccionalidad.



En cuanto a la cantidad de individuos involucrados en las interacciones, se registró la participación de uno a dos individuos de zorro, y de uno a cuatro individuos de perro por interacción. En términos de los comportamientos registrados, en 62 interacciones (63.92%), los zorros se registraron caminando o corriendo frente a la cámara; en 25 interacciones (25.77%) olfateando; en cinco interacciones (5.15%) marcando facialmente, con orina o heces; y en cinco interacciones (5.15%) alimentándose. En el caso de los perros, en 81 interacciones (83.51%) se registraron caminando o corriendo; en 15 interacciones (15.46%) olfateando; y en una interacción (1.03%) marcando con orina.

Se identificaron 166 individuos distintos de perro doméstico, y ninguno de ellos fue avistado más de una vez en una misma cámara o en cámaras adyacentes. En 79 individuos (47.59%) no se pudo evaluar fotográficamente las características de tutoría y/o de restricción de movilidad por parte de un humano. No obstante, si se pudo determinar que 63 individuos (37.95%) no tenían identificación de tutela ni se encontraban restringidos por un humano; 17 individuos (10.24%) si tenían identificación pero no se encontraban restringidos por un humano; y los siete individuos restantes (4.22%) si tenían identificación y se encontraban restringidos por un humano, siendo paseados con correa.

En cuanto al ajuste de modelos para explicar la cantidad de interacciones entre perros y zorros, destacó un único modelo que mostró una significativa asociación negativa con la distancia a zonas urbanas y con la cantidad de edificaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Efectos fijos del modelo de mejor ajuste para la cantidad de interacciones entre perro doméstico y zorro culpeo.

	Estimado	Error estándar	z	Pr(> z )
(Intercepto)	-2.13	0.17	-11.89	<2e-16
Distancia zona urbana	-0.73	0.17	-4.24	2.16e-05
Cantidad edificaciones	-0.22	0.09	-2.26	0.0237

Entre los modelos de mejor ajuste para explicar el recuento de perros por estación, también destacó un único modelo, que mostró una significativa asociación positiva con la presencia humana y negativa con la distancia a caminos (Tabla 2).

Tabla 2. Efectos fijos del modelo de mejor ajuste para el recuento de perros domésticos por estación.

	Estimado	Error estándar	z	Pr(> z )
(Intercepto)	-2.66	0.09	-28.07	<2e-16
Tasa detección humanos	0.37	0.02	13.28	<2e-16
Distancia caminos	-0.55	0.12	-4.57	4.76e-06

En cuanto a los modelos para explicar los coeficientes de solapamiento por estación y los intervalos entre interacciones, ninguno mostró mejor ajuste con respecto al modelo nulo.

## Discusión

Los resultados de esta investigación demostraron que el zorro culpeo y el perro doméstico hacen uso compartido del espacio y del tiempo en la zona central de Chile. Específicamente, en términos de la distribución espacial, el zorro se registró ampliamente en los distintos paisajes del área de estudio, en concordancia con lo reportado para la especie (Iriarte y Jaksic 2017). El perro, por su parte, demostró una distribución moderada en el área, con apariciones individuales o en grupo, esporádicas y no repetitivas. Dichos patrones resultaron en una superposición espacial baja entre ambas especies, a diferencia de lo reportado por otros estudios (e.g. Silva-Rodríguez et al. 2010;

Zúñiga et al. 2022). Lo anterior podría soportar que las instancias de co-ocupación se asocian a incursiones extra-territoriales temporales por parte de los perros, sin un patrón de ocupación fijo (e.g. Silva-Rodríguez et al. 2010). Tal como se observó en el modelo de recuento de perros de este estudio, los perros tienden a existir en conjunto con el humano (Gompper 2014) y la cantidad y extensión de caminos o senderos bien marcados facilitan sus movimientos (Sepúlveda et al. 2015). Además, existe una fracción importante de perros que son abandonados en caminos rurales (Villatoro et al. 2016).

En términos del solapamiento temporal entre zorros y perros, este fue clasificado de nivel intermedio, con gran similitud al valor reportado por Gálvez y colaboradores (2021) en el sur de Chile, considerando al zorro culpeo y chilla en conjunto. Otro estudio en la zona centro-norte, en cambio, mostró un solapamiento menor para ambas especies (Hernández et al. 2021). No obstante, hubo coincidencia con estos estudios con respecto a la tendencia a la nocturnidad por parte del zorro culpeo (en presencia y ausencia del perro) y a la actividad diurna por parte del perro. En consecuencia, es posible que los patrones de actividad naturales de ambas especies reduzcan la probabilidad de encuentros, o que no exista una estrategia de evitación medible a la escala utilizada en este estudio. La evitación temporal de carnívoros competidores puede tomar la forma de una respuesta reactiva corta, que no impacta los patrones de actividad a largo plazo (Sévêque et al. 2021).

Dado lo anterior, es importante considerar que la superposición temporal entre el perro y el zorro culpeo puede estar sujeta a variaciones a escala fina en el paisaje (e.g. Silva-Rodríguez et al. 2010). Por ejemplo, se ha reportado variación en el coeficiente de superposición temporal al comparar sitios peri-urbanos y rurales (Hernández et al. 2021), pero resulta complejo comparar su impacto real si no se establece de manera concisa un gradiente de perturbación. Particularmente en este estudio, a pesar del establecimiento del gradiente en función de medidas de perturbación del paisaje, ningún modelo fue capaz de explicar la variación en los coeficientes de superposición por estación ni los intervalos entre interacciones. De tal forma, se vuelve necesario considerar otros aspectos de la dimensión humana que definen el grado de coexistencia y las interacciones entre carnívoros nativos y uno exóticos.

Las condiciones sociales, políticas y económicas, por ejemplo, pueden definir las medidas de manejo de los perros por parte de los propietarios, particularmente el grado de confinamiento y dependencia (Vanak y Gompper 2009; Morin et al. 2018; Schüttler et al. 2018; Silva-Rodríguez et al. 2023). Así, tal como se ha reportado en la zona central de Chile, la tenencia de perros suele ser irresponsable (Astorga et al. 2022) y la caracterización de perros de esta investigación lo soporta. La mayoría de los individuos no tenía identificación externa indicadora de tutela, ni deambulaba en compañía directa de un humano, siendo restringido con correa como lo establece la Ley N° 21.020 (2017) “Sobre Tenencia Responsable de Mascotas y Animales de Compañía”.

Específicamente en cuanto a las interacciones entre perros y zorros, su co-ocupación espacial y temporal permitió que ocurrieran, aunque siempre fueron de tipo indirecto. Las interacciones directas suelen ser raras y difíciles de detectar en una imagen en comparación con las indirectas (Sepúlveda et al. 2014; Rasambainarivo et al. 2017). Además, pueden ser contrastantes según el área (Craft et al. 2017). En este caso, los resultados coinciden con Hernández y colaboradores (2021), ya que la cantidad de interacciones indirectas se relacionó de manera negativa con la distancia a zonas urbanas, sitios donde existe mayor cantidad de perros (Gompper 2014) y por lo tanto mayor probabilidad de encuentros interespecíficos. Asimismo, la cantidad de interacciones se relacionó de manera negativa con la cantidad de edificaciones. Se ha reportado que el zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y el zorro rojo (*Vulpes vulpes*), por ejemplo, tienden a evitar áreas con alta densidad de edificaciones (Lombardi et al. 2017; Kimmig et al. 2020). En este contexto, el uso de paisajes con distinto grado de urbanización por parte de los zorros parece estar mediado por el acceso a áreas naturales circundantes, que suelen ser aledañas a zonas con baja densidad de edificaciones donde los recursos subsidiados no estarán aglomerados (Kapfer y Kirk 2012; Lombardi et al. 2017), disminuyendo así la probabilidad de eventuales encuentros en dichas zonas.

En relación a los intervalos entre interacciones, los tiempos fueron inferiores a los reportados por Hernández y colaboradores (2021), considerando que obtuvieron mayores tasas de detección tanto para perro como para zorro. En esta investigación, destaca que el 80% de las interacciones ocurrió en un intervalo menor a 72 horas, tiempo por el cual podrían sobrevivir en el ambiente patógenos de interés para la conservación del zorro culpeo. El virus del distemper canino, por ejemplo, se transmite por medio de aerosoles o secreciones corporales (Knobel et al. 2014), prolongando su

supervivencia en el ambiente cuando disminuye la temperatura (e.g. 48 horas a 25°C y 14 días a 5°C) (Shen y Gorham 1980). En el norte de Chile, un brote de esta enfermedad el año 2002 provocó muerte de zorros culpeo (González-Acuña et al. 2003, Moreira y Stutzin 2005), y años más tarde se comprobaron altas seroprevalencias en perros y zorros, especialmente en cercanía a zonas urbanas (Acosta-Jamett et al. 2011, 2015). Por otra parte, los parvovirus y específicamente el parvovirus canino tipo 2 (CPV-2) se transmite a través de heces o por fómites, pudiendo persistir semanas a meses en el ambiente (Steinel et al. 2001). En Chile, nuevamente en una localidad del norte se detectó alta seroprevalencia en perros y zorros, pero no se pudo comprobar el reservorio o la direccionalidad de la transmisión (Acosta-Jamett et al. 2015). Adicionalmente, existen parásitos externos como el ácaro *Sarcoptes scabiei*, agente causal de la sarna sarcóptica, que puede resultar en epidemias fatales en zorros (Niedringhaus et al. 2019; Scott et al. 2020; Escobar et al. 2022; Willebrand et al. 2022). Este ácaro es capaz de sobrevivir hasta 19 días en ambientes fríos y húmedos, y demuestra comportamientos de búsqueda activa de hospederos (Browne et al. 2022). En Chile, la enfermedad parece haber aumentado su incidencia en los últimos 15 años, afectando principalmente al zorro culpeo (Montecino-Latorre et al. 2020).

De tal forma, los resultados plantean escenarios de riesgo para el zorro culpeo. En primer lugar, la presencia de perros domésticos deambulando libremente en horarios de actividad del zorro, sin condiciones de tenencia responsable, sumado a interacciones con intervalos de tiempo reducidos, representa un riesgo de competencia por interferencia. Los zorros pueden aumentar la vigilancia en presencia de perros (Vanak y Gompper 2009), induciendo estrés crónico y comprometiendo la respuesta inmunológica, aumentando así la predisposición a enfermedades (Brearley et al. 2013; Hing et al. 2016). De tal forma, es necesario adicionar estudios a escala fina que detecten potenciales modificaciones de comportamiento y sus potenciales consecuencias a largo plazo.

En segundo lugar, este escenario de interacciones con intervalos reducidos que además involucran comportamientos de marcaje con fluidos corporales (Hutchings et al. 2002), posiblemente potenciados por el uso de atractor olfativo, puede facilitar la competencia aparente mediada por transmisión de patógenos que permanecen en el ambiente (Tolhurst et al. 2011). Esto representa un escenario de riesgo epidemiológico para el zorro culpeo, especialmente en cercanía a ciudades. No obstante, es esencial comprobar la factibilidad y direccionalidad de transmisión (Knobel et al.

2014), a medida que aumenta la urbanización y se transforman las dinámicas de propagación de patógenos mediadas por interacciones interespecíficas (Hernández et al. 2021). Así, se hace necesaria la vigilancia epidemiológica activa, para la cual los zorros pueden ser un excelente centinela, incluso para patógenos de importancia para la salud pública (Plumer et al. 2014; Dougherty 2019).

## **Conclusiones**

Esta investigación expuso los patrones de co-ocupación espacial y temporal entre el zorro culpeo y el perro doméstico en la zona central de Chile. Los resultados permitieron aceptar la primera hipótesis, mostrando que existe segregación de nicho mayormente temporal entre perros y zorros, factor que posiblemente facilita su coexistencia. Asimismo, se aceptó la segunda hipótesis, comprobándose que la co-ocupación del cánido nativo y del doméstico permite que ocurran interacciones de tipo indirecto, que se relacionan con la cercanía a áreas urbanas. De tal forma, la coexistencia del zorro culpeo con el perro doméstico en este tipo de paisaje modificado por el humano no está exenta de riesgos, que pueden impactar desde su comportamiento hasta su salud.

En consecuencia, es necesaria una mejor comprensión de la plasticidad de los carnívoros nativos ante competidores exóticos, para evaluar hasta que punto es posible la coexistencia en matrices urbanas y mediante qué mecanismos (Farris et al. 2020). Es importante desatacar la posibilidad de que los efectos negativos del perro doméstico aún no alcanzan un umbral suficiente a nivel de paisaje para desencadenar una respuesta ecológica irreversible en los zorros (Malhotra et al. 2021). Así, los resultados de esta investigación confirman la importancia del estudio de la ecología de mesocarnívoros, para su conservación como indicadores de cambio global (Marneweck et al. 2022). Adicionalmente, los resultados refuerzan la necesidad de actualizar y fortalecer la legislación sobre tenencia responsable de mascotas, integrando factores ecológicos y sociales, enfocándose en lograr cambios culturales que mitiguen amenazas por interacciones entre animales domésticos y silvestres (Torres 2020; Garde et al. 2022).

## **DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL**

Los resultados de esta investigación permiten corroborar que la zona central de Chile aún es capaz de sostener una amplia riqueza de carnívoros nativos, a pesar de estar sometida a distintos tipos y niveles de perturbación antropogénica. No obstante, los mecanismos que posibilitan la persistencia de estas especies no están del todo claros, lo que dificulta el planteamiento de predicciones a largo plazo. En paisajes modificados por el humano que inicialmente se vuelven heterogéneos, se ha sugerido que los carnívoros son capaces de coexistir y persistir a través de adaptaciones en su nicho espacial, temporal y trófico (Bateman y Fleming 2012; Gehr et al. 2017; Manlick et al. 2020; Davies et al. 2021), enfrentándose continuamente a una compleja balanza de nuevos riesgos y beneficios (Silva-Rodríguez et al. 2010; Bateman y Fleming 2012). No obstante, a medida que las perturbaciones aumentan, y el espacio y los recursos se vuelven limitados, más especies se verán forzadas a utilizar estos paisajes y las capacidades adaptativas del gremio se reducirán (Bateman y Fleming 2012; Manlick et al. 2020). Incluso especies generalistas y resilientes como los zorros se enfrentan a estos desafíos (Castro et al. 2022), tal como se observó en esta investigación. Adicionalmente, las perturbaciones del paisaje pueden asociarse a la presencia del perro doméstico, provocando efectos aditivos y sinérgicos que rara vez se detallan o cuantifican (Young et al. 2011; Doherty et al. 2015).

Desafortunadamente, las adaptaciones del gremio de carnívoros a las perturbaciones anteriores los vuelven impredecibles, lo que dificulta la comprensión de las consecuencias sobre la cadena trófica, la proporción de servicios ecosistémicos, las interacciones intragremiales y los conflictos con el humano (Plumer et al. 2014; Ripple et al. 2014; Soulsbury y White 2015). Justamente en Latinoamérica, dichas consecuencias han recibido poca atención (Pauchard et al. 2006; Dobbs et al. 2019), especialmente en áreas periurbanas, las más desafiantes en términos de gestión (Bateman y Fleming 2012). En este contexto, las variables de perturbación antrópica consideradas en esta investigación se relacionan directamente con herramientas de gestión transdisciplinarias (Aguirre et al. 2002), que involucran desde planes regulatorios a nivel local para la planificación del desarrollo urbano y rural, hasta políticas públicas a nivel nacional e internacional dirigidas a mitigar la pérdida de biodiversidad.

A nivel de paisaje, por ejemplo, las áreas urbanas y peri-urbanas a menudo contienen fragmentos de hábitat que pueden permitir la supervivencia de los carnívoros y que deberían ser protegidos (Stark et al. 2019). Esta medida facilitaría la partición de nicho entre carnívoros con distinta flexibilidad, reduciendo las probabilidades de encuentro y la competencia, facilitando la coexistencia (Tsunoda et al. 2020). No obstante, expandir la red de áreas protegidas como herramienta de conservación aislada y sin medidas de gestión integrales no beneficiará a los carnívoros, especialmente considerando que muchas especies se encuentran fuera de sus límites (Chape et al. 2005; Petit et al. 2018; Kearney et al. 2020; Macdonald et al. 2020). Al contrario, es necesario aprovechar las áreas protegidas ya existentes para comparar de qué manera las distintas especies responden a distintos tipos e intensidades de perturbación antrópica dentro y fuera de ellas (Baker y Leberg 2018). Es así que se sugiere considerar un enfoque de integrativo de conservación a nivel de paisaje, evitando dicotomías como “puntos fríos” y “puntos calientes” de biodiversidad (Kareiva y Marvier 2003). Asimismo, se debe apuntar a disminuir la modificación en el uso de suelos y a mejorar la permeabilidad de la matriz (Ferreira et al. 2018).

Ahora bien, en términos de especies exóticas invasoras, los perros tenderán a existir siempre en conjunto con el humano dado su fuerte vínculo (Gompper et al. 2021), lo que plantea una amenaza latente para la fauna silvestre nativa. En consecuencia, es necesario replantear las políticas de tenencia responsable y control poblacional canino a nivel nacional, para reducir la densidad de perros a corto plazo mientras se trabaja en un cambio cultural generacional (Garde et al. 2022; Silva-Rodríguez et al. 2023). Cabe destacar que la educación por si sola no necesariamente modifica comportamientos tendientes a la conservación (Schultz 2011), por lo que la fiscalización del cumplimiento del marco legal se vuelve fundamental (Keane et al. 2008).

Conservar predadores en un planeta cada vez más hacinado plantea desafíos complejos, especialmente cuando las sociedades subestiman los beneficios asociados, su valor intrínseco y responsabilidad moral de protección (Ripple et al. 2014; Chapron y López-Bao 2016). Desafortunadamente, esta crisis no podrá ser resuelta únicamente a través de la ciencia: debe existir voluntad política e inversión a nivel legal, financiero, educacional y social (Djomo-Nana 2021). De tal forma, a pesar de sus limitantes, la información generada en esta investigación contribuye con los lineamientos iniciales para diseñar un marco holístico de gestión ambiental presente y

futura, que apunta a preservar la biodiversidad, la conectividad del paisaje y los intereses humanos (Linnell y Strand 2000; Shamooun et al. 2017; Sévêque et al. 2020). La replicación de esta investigación en otros sistemas vulnerables a las mismas presiones en el país, por ejemplo, permitiría una evaluación integral de la compatibilidad de la conservación de la biodiversidad local con la expansión urbana. Así, conservando al gremio completo de carnívoros terrestres, este podrá cumplir su rol ecológico clave en las nuevas matrices metropolitanas (Dalerum et al. 2008; Finnegan et al. 2021).

## RESUMEN PARA PÚBLICO NO ESPECIALIZADO

A medida que aumenta la cantidad de humanos en el mundo, se va destinando más espacio para construir viviendas y para cultivar alimento. Esto reduce y modifica el hábitat disponible para los carnívoros nativos, un grupo muy sensible, que necesita grandes espacios y abundante cantidad de presas para sobrevivir y mantener el equilibrio de los ecosistemas. Además, el humano viene acompañado de mascotas como el perro doméstico, que no siempre es mantenido de manera responsable y puede hostigar a los carnívoros nativos. Estos impactos del humano y sus mascotas sobre la fauna se denominan perturbaciones. Particularmente, la zona central de Chile está altamente perturbada por acumular a la mitad de la población del país, y allí habitan ocho especies de carnívoros nativos que están o eventualmente estarán amenazados. Es por eso que el objetivo de esta investigación fue identificar qué factores se relacionaban con la presencia de distintas especies de carnívoros nativos en esa zona, en relación a varios niveles de perturbación. Además, la investigación exploró qué factores determinaban el uso del espacio por parte de una especie de zorro, el culpeo, y cómo éste interactuaba en el espacio y en el tiempo con el perro doméstico. Para lograrlo, se instalaron cámaras trampa en las regiones Metropolitana y de Valparaíso durante un verano. Con las imágenes obtenidas, se pudo detectar a los ocho carnívoros que viven en la zona central de Chile, destacando el gato andino, un pequeño felino en peligro de extinción. El zorro culpeo fue el carnívoro más común registrado, habitando en conjunto con especies raras y más difíciles de detectar. Sin embargo, los modelos estadísticos no lograron predecir si había algún factor que definiera la presencia de las distintas especies. Es posible que cada especie tenga distinta sensibilidad a las perturbaciones humanas, por lo que es necesario estudiarlas por separado pero protegerlas en conjunto, para que puedan cumplir su rol ecológico. También es posible que algunas hayan logrado adaptarse con el tiempo, y que las más flexibles como los zorros incluso se vean beneficiadas. No obstante, al abordar específicamente el uso del espacio por parte del zorro culpeo, se observó que este evitaba las zonas agrícolas mientras más grandes fueran. Esto sugiere que el zorro usa este tipo de hábitat únicamente como alternativa cuando no le quedan áreas naturales disponibles, teniendo que enfrentarse a peligros letales, y a la competencia por alimentos con zorros chilla o de su misma especie. Finalmente, en cuanto a las interacciones del zorro culpeo y el perro doméstico, se pudo observar que estas especies comparten el mismo espacio pero logran coexistir realizando sus actividades en distinto horario: el zorro principalmente durante la noche y el perro

durante el día. Los perros se registraron principalmente cuando había presencia de personas, pero se observó que gran parte deambulaba libre y sin correa. Por otra parte, no se observaron zorros y perros interactuando directamente, pero sí olfateando o marcando los mismos lugares con pocas horas de diferencia y con mayor frecuencia en cercanía a las ciudades. Esto implica un riesgo de potencial transmisión de enfermedades graves hacia los zorros culpeos, causadas por patógenos que pueden sobrevivir en el ambiente por un tiempo. Así, esta investigación demostró que la zona central de Chile es un lugar muy importante para conservar a distintos carnívoros nativos a pesar de enfrentar distintos tipos de perturbación de origen humano. No obstante, para lograr compatibilizar la supervivencia de estas especies con los intereses humanos a largo plazo, es necesario llevar a cabo más estudios para cada especie, implementar leyes que eviten que el paisaje se siga modificando sin control, y regular la tenencia responsable de mascotas.

## REFERENCIAS GENERALES

- Acosta-Jamett, G., & Simonetti, J. A. (2004). Habitat use by *Oncifelis guigna* and *Pseudalopex culpaeus* in a fragmented forest landscape in central Chile. *Biodiversity & Conservation*, 13(6), 1135-1151.
- Acosta-Jamett, G., Chalmers, W. S. K., Cunningham, A. A., Cleaveland, S., Handel, I. G., & Bronsvoort, B. D. (2011). Urban domestic dog populations as a source of canine distemper virus for wild carnivores in the Coquimbo region of Chile. *Veterinary Microbiology*, 152(3-4), 247-257.
- Acosta-Jamett, G., Cleaveland, S., Cunningham, A. A., & Bronsvoort, B. D. (2010). Demography of domestic dogs in rural and urban areas of the Coquimbo region of Chile and implications for disease transmission. *Preventive veterinary medicine*, 94(3-4), 272-281.
- Acosta-Jamett, G., Cunningham, A. A., Bronsvoort, B. M., & Cleaveland, S. (2015). Serosurvey of canine distemper virus and canine parvovirus in wild canids and domestic dogs at the rural interface in the Coquimbo Region, Chile. *European Journal of Wildlife Research*, 61(2), 329-332.
- Aguirre, A. A., Ostfeld, R. S., Tabor, G. M., House, C., & Pearl, M. C. (Eds.). (2002). *Conservation medicine: ecological health in practice*. Oxford University Press.
- Alegría-Morán, R., Pastenes, Á., Cabrera, G., Fredes, F., & Ramírez-Toloza, G. (2021). Urban public squares as potential hotspots of dog-human contact: A spatial analysis of zoonotic parasites detection in Gran Santiago, Chile. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 24, 100579.
- Alexandre, M., Hipólito, D., Ferreira, E., Fonseca, C., & Rosalino, L. M. (2020). Humans do matter: determinants of red fox (*Vulpes vulpes*) presence in a western Mediterranean landscape. *Mammal Research*, 65, 203-214.
- Allen, M. L., Gunther, M. S., & Wilmers, C. C. (2017). The scent of your enemy is my friend? The acquisition of large carnivore scent by a smaller carnivore. *Journal of Ethology*, 35, 13-19.
- Amarasekare, P. (2008). Spatial dynamics of foodwebs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 479-500.
- Anisko, J. J. (1976). Communication by chemical signals in Canidae. *Mammalian olfaction, reproductive processes, and behavior*, 283-293.
- Apps, P. J., & McNutt, J. W. (2018). How camera traps work and how to work them. *African Journal of Ecology* 564, 702-709.
- Apps, P., Rafiq, K., & McNutt, J. W. (2019). Do carnivores have a world wide web of interspecific scent signals? En: Buesching, C. D. (Ed.), *Chemical signals in vertebrates* 14, pp 182-202. Springer Nature Switzerland, Suiza.

- Aronsson, M., & Persson, J. (2017). Mismatch between goals and the scale of actions constrains adaptive carnivore management: the case of the wolverine in Sweden. *Animal Conservation*, 20(3), 261-269.
- Astorga, F., Escobar, L. E., Poo-Muñoz, D. A., & Medina-Vogel, G. (2015). Dog ownership, abundance and potential for bat-borne rabies spillover in Chile. *Preventive Veterinary Medicine*, 118(4), 397-405.
- Astorga, F., Poo-Muñoz, D. A., Organ, J., & Medina-Vogel, G. (2022). Why let the dogs out? Exploring variables associated with dog confinement and general characteristics of the free-ranging owned-dog population in a peri-urban area. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 25(4), 311-325.
- Baker, A. D., & Leberg, P. L. (2018). Impacts of human recreation on carnivores in protected areas. *PLoS One*, 13(4), e0195436.
- Baker, P. J., Boitani, L., Harris, S., Saunders, G., & White, P. C. (2008). Terrestrial carnivores and human food production: impact and management. *Mammal Review*, 38(2-3), 123-166.
- Bakker, V. J., Doak, D. F., Roemer, G. W., Garcelon, D. K., Coonan, T. J., Morrison, S. A., et al. (2009). Incorporating ecological drivers and uncertainty into a demographic population viability analysis for the island fox. *Ecological Monographs*, 79(1), 77-108.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2012). Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, 287(1), 1-23.
- BCN Biblioteca del Congreso Nacional de Chile. 2019a. Mapas vectoriales; Red hidrográfica y Red Vial: polilíneas de los drenes y caminos de todo Chile. [https://www.bcn.cl/siit/mapas\\_vectoriales/index\\_html](https://www.bcn.cl/siit/mapas_vectoriales/index_html) [Accedido 17 de junio de 2019].
- Bedoya-Durán, M. J., Murillo-García, O. E., & Branch, L. C. (2021). Factors outside privately protected areas determine mammal assemblages in a global biodiversity hotspot in the Andes. *Global Ecology and Conservation*, 32, e01921.
- Bellard, C., Genovesi, P., & Jeschke, J. M. (2016). Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152454.
- Belsare, A., & Vanak, A. T. (2020). Modelling the challenges of managing free-ranging dog populations. *Scientific reports*, 10(1), 1-12.
- Beltrami, E., Gálvez, N., Osorio, C., Kelly, M. J., Morales-Moraga, D., & Bonacic, C. (2021). Ravines as conservation strongholds for small wildcats under pressure from free-ranging dogs and cats in Mediterranean landscapes of Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 58(1), 138-154.
- Bennett, A. F., & Saunders, D. A. (2010). Habitat fragmentation and landscape change. *Conservation biology for all*, 93, 1544-1550.

- Blondel, M., & Fernández, I. C. (2012). Efectos de la fragmentación del paisaje en el tamaño y frecuencia de incendios forestales en la zona central de Chile. *Revista Conservación Ambiental*, 2(1), 7-16.
- Bonacic, C., & Abarca Villaseca, K. (2014). Hacia una política y legislación para el control de poblaciones de cánidos y calidad de vida de las personas: un enfoque multidisciplinario. *Centro de Políticas Públicas UC*, 9(65).
- Brashares, J. S., Prugh, L. R., Stoner, C. J., & Epps, C. W. (2010). Ecological and conservation implications of mesopredator release. En: Terborgh, J., Estes, J. A. (Eds), *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature*, pp 221-240. Washington, Estados Unidos.
- Brearley, G., Rhodes, J., Bradley, A., Baxter, G., Seabrook, L., Lunney, D., et al. (2013). Wildlife disease prevalence in human-modified landscapes. *Biological Reviews*, 88(2), 427-442.
- Broadley, K., Burton, A. C., Avgar, T., & Boutin, S. (2019). Density-dependent space use affects interpretation of camera trap detection rates. *Ecology and evolution*, 9(24), 14031-14041.
- Browne, E., Driessen, M. M., Cross, P. C., Escobar, L. E., Foley, J., López-Olvera, J. R., et al. (2022). Sustaining transmission in different host species: the emblematic case of *Sarcoptes scabiei*. *Bioscience*, 72(2), 166-176.
- Bruskotter, J. T., Vucetich, J. A., Gilbert, S. L., Carter, N. H., & George, K. A. (2022). Tragic trade-offs accompany carnivore coexistence in the modern world. *Conservation Letters*, 15(2), e412841.
- Buchhorn, M. (2022). Copernicus Global Land Service: Global biome cluster layer for the 100m global land cover processing line v1.0 [Data set]. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5848610> [Accedido 13 de junio de 2019].
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). A practical information-theoretic approach. *Model selection and multimodel inference*, 2, 70-71.
- Burton, A. C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J. T., Bayne, E., & Boutin, S. (2015). Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52, 675–685.
- Buyaskas, M., Evans, B. E., & Mortelliti, A. (2020). Assessing the effectiveness of attractants to increase camera trap detections of North American mammals. *Mammalian Biology*, 100(1), 91-100.
- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R., Sechrest, W., et al. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309(5738), 1239-1241.
- Caruso, N., Lucherini, M., Fortin, D., & Casanave, E. B. (2016). Species-specific responses of carnivores to human-induced landscape changes in central Argentina. *PLoS One*, 11(3), e0150488.

- Castañeda, I., Bellard, C., Jarić, I., Pisanu, B., Chapuis, J. L., & Bonnaud, E. (2019). Trophic patterns and home-range size of two generalist urban carnivores: a review. *Journal of Zoology*, 307(2), 79-92.
- Castillo-Ravanel, B., Vallejos-Garrido, P., & Rodríguez-Serrano, E. (2021). Diet of Culpeo fox (*Lycalopex culpaeus*, Molina 1782): the role of non-native prey in a strongly seasonal environment of south-central Chile. *Mammalia*, 85(2), 123-126.
- Castro, G., Teixeira, D., Ares-Pereira, G., Lima, C., Magalhaes, A., Camarinha, C., et al. (2022). Drivers of occupancy patterns for the red fox, *Vulpes vulpes*, in Mediterranean Eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management*, 519, 120293.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances*, 1(5), e1400253.
- CEDEUS (Centro de Desarrollo Urbano Sustentable Universidad Católica). (2015). Niveles de altura Chile. [http://datos.cedeus.cl/layers/geonode:cl\\_niveles\\_altura250m\\_geo](http://datos.cedeus.cl/layers/geonode:cl_niveles_altura250m_geo) [Accedido 17 de junio de 2019].
- Červinka, J., Drahníková, L., Kreisinger, J., & Šálek, M. (2014). Effect of habitat characteristics on mesocarnivore occurrence in urban environment in the Central Europe. *Urban Ecosystems* 17, 893-909.
- Chamberlain, M. J., Mangrum, J. W., Leopold, B. D., & Hill, E. P. (1999). A comparison of attractants used for carnivore track surveys. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*, 53, pp. 296-304.
- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M., & Lysenko, I. (2005). Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 443-455.
- Chapron, G., & López-Bao, J. V. (2016). Coexistence with large carnivores informed by community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(8), 578-580.
- Chávez, G., Clementi, G., Águila, C., & Ubilla, M. (2019). Determinación del estado de bienestar en perros callejeros de dos centros urbanos de Chile. *Sci Tech*.
- Chutipong, W., Lynam, A. J., Steinmetz, R., Savini, T., & Gale, G. A. (2014). Sampling mammalian carnivores in western Thailand: Issues of rarity and detectability. *Raffles Bulletin of Zoology* 62, 521-535.
- Chutipong, W., Steinmetz, R., Savini, T., & Gale, G. A. (2017). Assessing resource and predator effects on habitat use of tropical small carnivores. *Mammal Research*, 62(1), 21-36.
- Cimatti, M., Ranc, N., Benítez-López, A., Maiorano, L., Boitani, L., Cagnacci, F., et al. (2021). Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. *Diversity and Distributions* 274, 602-617.

- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S. A. N. D. R. A., Bontadina, F., & Deplazes, P. (2004). The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian biology*, 69(2), 81-95.
- Cove, M. V., Jones, B. M., Bossert, A. J., Clever, D. R., Dunwoody, R. K., White, B. C., & Jackson, V. L. (2012). Use of camera traps to examine the mesopredator release hypothesis in a fragmented Midwestern landscape. *The American Midland Naturalist*, 168(2), 456-465.
- Craft, M. E., Vial, F., Miguel, E., Cleaveland, S., Ferdinands, A., & Packer, C. (2017). Interactions between domestic and wild carnivores around the greater Serengeti ecosystem. *Animal Conservation*, 20(2), 193-204.
- Crooks, K. R. (2002). Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation biology*, 16(2), 488-502.
- Crooks, K. R., Burdett, C. L., Theobald, D. M., King, S. R., Di Marco, M., Rondinini, C., & Boitani, L. (2017). Quantification of habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 114(29), 7635-7640.
- Dalerum, F., Somers, M. J., Kunkel, K. E., & Cameron, E. Z. (2008). The potential for large carnivores to act as biodiversity surrogates in southern Africa. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2939-2949.
- Davies, A. B., Tambling, C. J., Marneweck, D. G., Ranc, N., Druce, D. J., Crowsigt, J. P., et al. (2021). Spatial heterogeneity facilitates carnivore coexistence. *Ecology*, 102(5), e03319.
- Davis, C. L., Rich, L. N., Farris, Z. J., Kelly, M. J., Di Bitetti, M. S., Blanco, Y. D., ... & Miller, D. A. (2018). Ecological correlates of the spatial co-occurrence of sympatric mammalian carnivores worldwide. *Ecology Letters*, 21(9), 1401-1412.
- de Cassia Bianchi, R., Olifiers, N., Riski, L. L., Gouvea, J. A., Cesário, C. S., Fornitano, L., et al. (2020). Dog activity in protected areas: behavioral effects on mesocarnivores and the impacts of a top predator. *European journal of wildlife research*, 66(3), 1-10.
- Dechner, A., Flesher, K. M., Lindell, C., Vega de Oliveira, T., & Maurer, B. A. (2018). Determining carnivore habitat use in a rubber/forest landscape in Brazil using multispecies occupancy models. *PloS one*, 13(4), e0195311.
- Deem, S. L., Spelman, L. H., Yates, R. A., & Montali, R. J. (2000). Canine distemper in terrestrial carnivores: a review. *Journal of Zoo and Wildlife medicine*, 31(4), 441-451.
- del Rio, C. M., Dugelby, B., Foreman, D., Miller, B., Noss, R., & Phillips, M. (2001). The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered species update*, 18(5), 202-210.
- Destefano, S., Deblinger, R. D., & Miller, C. (2005). Suburban wildlife: lessons, challenges, and opportunities. *Urban Ecosystems*, 8(2), 131-137.

Devarajan, K., Morelli, T. L., & Tenan, S. (2020). Multi-species occupancy models: Review, roadmap, and recommendations. *Ecography* 4311, 1612-1624.

Di Minin, E., Slotow, R., Hunter, L. T., Montesino Pouzols, F., Toivonen, T., Verburg, P. H. & Moilanen, A. (2016). Global priorities for national carnivore conservation under land use change. *Scientific reports* 61, 1-9.

Dias, D. D. M., Lima Massara, R., de Campos, C. B., & Henrique Guimarães Rodrigues, F. (2019). Human activities influence the occupancy probability of mammalian carnivores in the Brazilian Caatinga. *Biotropica* 512, 253-265.

Djomo-Nana, E. (2021). The paradigm of conservation in Central Africa is failing: an analysis of the current situation. *Academia Letters*.

DMC Dirección Meteorológica de Chile. 2020. Resumen Climatológico Diciembre 2020. [https://geonode.meteochile.gob.cl/layers/geonode%3Aresumen climatologico diciembre 2020](https://geonode.meteochile.gob.cl/layers/geonode%3Aresumen%20climatologico%20diciembre%202020) [Accedido 15 de mayo de 2021].

Dobbs, C., Escobedo, F. J., Clerici, N., de la Barrera, F., Eleuterio, A. A., MacGregor-Fors, I., et al. (2019). Urban ecosystem Services in Latin America: mismatch between global concepts and regional realities? *Urban ecosystems*, 22(1), 173-187.

Dobrovolski, R., Loyola, R. D., Guilhaumon, F., Gouveia, S. F., & Diniz-Filho, J. A. F. (2013). Global agricultural expansion and carnivore conservation biogeography. *Biological Conservation*, 165, 162-170.

Doherty, T. S., Dickman, C. R., Glen, A. S., Newsome, T. M., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., et al. (2017). The global impacts of domestic dogs on threatened vertebrates. *Biological conservation*, 210, 56-59.

Doherty, T. S., Dickman, C. R., Nimmo, D. G., & Ritchie, E. G. (2015). Multiple threats, or multiplying the threats? Interactions between invasive predators and other ecological disturbances. *Biological Conservation*, 190, 60-68.

Donadio, E., & Buskirk, S. W. (2006). Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *The American Naturalist*, 167(4), 524-536.

Dougherty, K. (2019). Relative Density and Resource Selection of Urban Red Foxes in Lincoln, Nebraska. Tesis para optar al grado de Maestría en Ciencias, Faculty of The Graduate College, University of Nebraska. Nebraska, Estados Unidos.

Du Preez, B., Purdon, J., Trethowan, P., Macdonald, D. W., & Loveridge, A. J. (2017). Dietary niche differentiation facilitates coexistence of two large carnivores. *Journal of Zoology*, 302(3), 149-156.

Dyck, M. A., Iosif, R., Promberger-Fürpass, B., & Popescu, V. D. (2022). Dracula's ménagerie: A multispecies occupancy analysis of lynx, wildcat, and wolf in the Romanian Carpathians. *Ecology and Evolution* 125, e8921.

- Echeverría, C., Coomes, D., Salas, J., Rey-Benayas, J. M., Lara, A., & Newton, A. (2006). Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biological conservation* 1304, 481-494.
- Egan, M. E., Day, C. C., Katzner, T. E., & Zollner, P. A. (2021). Relative abundance of coyotes (*Canis latrans*) influences gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*) occupancy across the eastern United States. *Canadian Journal of Zoology*, 99(2), 63-72.
- Ehlers Smith, Y. C., Ehlers Smith, D. A., Ramesh, T., & Downs, C. T. (2018). Forest habitats in a mixed urban-agriculture mosaic landscape: patterns of mammal occupancy. *Landscape Ecology*, 33(1), 59-76.
- Emmons, L., Schiaffini, M. & Schipper, J. (2016). *Conepatus chinga*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41630A45210528.en> [Accedido 13 de junio de 2023].
- Escobar, L. E., Carver, S., Cross, P. C., Rossi, L., Almberg, E. S., Yabsley, M. J., et al. (2022). Sarcoptic mange: An emerging panzootic in wildlife. *Transboundary and Emerging Diseases*, 69(3), 927-942.
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., et al. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, 333(6040), 301-306.
- Farris, Z. J., Gerber, B. D., Karpanty, S., Murphy, A., Wampole, E., Ratelolahy, F., & Kelly, M. J. (2020). Exploring and interpreting spatiotemporal interactions between native and invasive carnivores across a gradient of rainforest degradation. *Biological Invasions*, 22(6), 2033-2047.
- Ferreira, A. S., Peres, C. A., Bogoni, J. A., & Cassano, C. R. (2018). Use of agroecosystem matrix habitats by mammalian carnivores (Carnivora): a global-scale analysis. *Mammal Review*, 48(4), 312-327.
- Ferreras, P., Díaz-Ruiz, F., Alves, P. C., & Monterroso, P. (2017). Optimizing camera-trapping protocols for characterizing mesocarnivore communities in south-western Europe. *Journal of Zoology* 3011, 23-31.
- Finnegan, S. P., Gantchoff, M. G., Hill, J. E., Silveira, L., Tôrres, N. M., Jácomo, A. T., & Uzal, A. (2021). “When the felid’s away, the mesocarnivores play”: seasonal temporal segregation in a neotropical carnivore guild. *Mammalian Biology*, 1-8.
- Fischer, J. D., Cleeton, S. H., Lyons, T. P., & Miller, J. R. (2012). Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities. *Bioscience*, 62(9), 809-818.
- Fiske, I., & Chandler, R. (2011). Unmarked: an R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of statistical software*, 43, 1-23.

- Flather, C. H., & Sieg, C. H. (2007). Species rarity: definition, causes and classification. En: Raphael, M. G., Molina, R. (Eds), Conservation of rare or little-known species: Biological, social, and economic considerations, pp 40-66. Washington, Estados Unidos.
- Fortes, J. A., Silva, J. L. A., & Mardones, D. Z. (2020). Análisis vegetacional del bosque nativo en la región mediterránea de la zona central de Chile: zona de estudio valle de Colliguay. *Investigaciones Geográficas* 59, 105-119.
- Fraschina, J., León, V. A., & Busch, M. (2012). Long-term variations in rodent abundance in a rural landscape of the Pampas.
- Gálvez, N., Infante, J., Fernandez, A., Díaz, J., & Petracca, L. (2021). Land use intensification coupled with free-roaming dogs as potential defaunation drivers of mesocarnivores in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 58(12), 2962-2974.
- García, C. B., Svensson, G. L., Bravo, C., Undurraga, M. I., Díaz-Forestier, J., Godoy, K., et al. (2021). Remnants of native forests support carnivore diversity in the vineyard landscapes of central Chile. *Oryx*, 55(2), 227-234.
- García, C., Sandoval, N., Silva, A., Godoy-Güinao, J., & Díaz, I. (2018). Consumo de residuos y desechos de origen antrópico por zorros (*Lycalopex* sp.) en la Reserva Nacional Río Clarillo, Región Metropolitana, Chile. *Biodiversidad*, 6, 27-32.
- Garde, E., Marín-Vial, P., Pérez, G. E., & Sandvig, E. M. (2022). A Review and Analysis of the National Dog Population Management Program in Chile. *Animals*, 12(3), 228.
- Gehr, B., Hofer, E. J., Muff, S., Ryser, A., Vimercati, E., Vogt, K., & Keller, L. F. (2017). A landscape of coexistence for a large predator in a human dominated landscape. *Oikos*, 126(10), 1389-1399.
- George, S. L., & Crooks, K. R. (2006). Recreation and large mammal activity in an urban nature reserve. *Biological Conservation*, 133(1), 107-117.
- Gerber, B. D., Karpanty, S. M., & Kelly, M. J. (2012). Evaluating the potential biases in carnivore capture–recapture studies associated with the use of lure and varying density estimation techniques using photographic-sampling data of the Malagasy civet. *Population Ecology* 54(1), 43-54.
- Ghoshal, A., Bhatnagar, Y. V., Mishra, C., & Suryawanshi, K. (2016). Response of the red fox to expansion of human habitation in the Trans-Himalayan mountains. *European Journal of Wildlife Research*, 62, 131-136.
- Gil-Fernandez, M., Harcourt, R., Newsome, T., Towerton, A., & Carthey, A. (2020). Adaptations of the red fox (*Vulpes vulpes*) to urban environments in Sydney, Australia. *Journal of urban ecology*, 6(1), juaa009.
- Gittleman, J. L., & Gompper, M. E. (2005). Plight of predators: the importance of carnivores for understanding patterns of biodiversity and extinction risk. *Ecology of predator–prey interactions*, 370-388.

- Gomes, V., Ribeiro, R., & Carretero, M. A. (2011). Effects of urban habitat fragmentation on common small mammals: species versus communities. *Biodiversity and Conservation*, 20(14), 3577-3590.
- Gompper, M. E. (2014). The dog-human-wildlife interface: assessing the scope of the problem. *Free-ranging dogs and wildlife conservation*, 9-54.
- Gompper, M. E. (2021). Adding nuance to our understanding of dog–wildlife interactions and the need for management. *Integrative and Comparative Biology*, 61(1), 93-102.
- Gompper, M.E., Lesmeister, D.B., Ray, J.C., Malcolm, J.R., Kays, R. (2016). Differential Habitat Use or Intraguild Interactions: What Structures a Carnivore Community? *PLoS ONE* 111: e0146055.
- González-Acuña, D., Ortega-Vásquez, R., Rivera-Ramírez, P., & Cabello-Cabalin, J. (2003). A presumed case of canine distemper in a gray fox (*Pseudalopex griseus*) from central Chile. *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft*, 49(4), 323-326.
- Gosselink, T. E., Van Deelen, T. R., Warner, R. E., & Mankin, P. C. (2007). Survival and cause-specific mortality of red foxes in agricultural and urban areas of Illinois. *The Journal of Wildlife Management*, 71(6), 1862-1873.
- Gould, N. P., & Andelt, W. F. (2013). Effect of anthropogenically developed areas on spatial distribution of island foxes. *Journal of Mammalogy*, 94(3), 662-671.
- Green, D. S., Johnson-Ulrich, L., Couraud, H. E., & Holekamp, K. E. (2018). Anthropogenic disturbance induces opposing population trends in spotted hyenas and African lions. *Biodiversity and Conservation*, 27, 871-889.
- Guntinas, M., Lozano, J., Cisneros, R., LLorente, E., & Malo, A. F. (2021). Ecology of the culpeo (*Lycalopex culpaeus*): a synthesis of existing knowledge. *Hystrix*, 32(1).
- Guzmán-Aguayo, L., Magni-Pérez, F., González, B. A., Estades, C. F., Medel, R., & Hernández, H. J. (2023). Occupancy patterns of two contrasting carnivores in an industrial forest mosaic. *Forest Ecology and Management* 544, 121170.
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., & Quigley, H. (2020). Spatially explicit capture recapture density estimates: Robustness, accuracy and precision in a long-term study of jaguars (*Panthera onca*). *PLoS One*, 15(6), e0227468.
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S., Ostro, L., & Doncaster, C. P. (2010). Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. *Biotropica*, 42(1), 126-133.
- Heimlich, R. E., & Anderson, W. D. (2001). Development at the urban fringe and beyond: Impacts on agriculture and rural land. No. 1473-2016-120733.

Helgen, K. & Schiaffini, M. (2016). *Galictis cuja*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41639A45211832.en>. [Accedido 13 de junio de 2023].

Hernández, F. A., Manqui, J., Mejías, C., & Acosta-Jamett, G. (2021). Domestic Dogs and Wild Foxes Interactions in a Wildlife-Domestic Interface of North-Central Chile: Implications for Multi-Host Pathogen Transmission. *Frontiers in Veterinary Science*, 8, 631788.

Hing, S., Narayan, E. J., Thompson, R. A., & Godfrey, S. S. (2016). The relationship between physiological stress and wildlife disease: consequences for health and conservation. *Wildlife Research*, 43(1), 51-60.

Hisano, M., Evans, M. J., Soga, M., & Tsunoda, H. (2022). Red foxes in Japan show adaptability in prey resource according to geography and season: A meta-analysis. *Ecological Research*, 37(2), 197-214.

Hollander, M., Wolfe, D. A. (1973). Two-Sample. En: Nonparametric Statistical Methods, pp 68-75. John Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos.

Hughes, J., & Macdonald, D. W. (2013). A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife. *Biological Conservation*, 157, 341-351.

Hutchings, M. R., Service, K. M., & Harris, S. (2002). Is population density correlated with faecal and urine scent marking in European badgers (*Meles meles*) in the UK? *Mammalian Biology*, 67(5), 286-293.

Iannarilli, F., Erb, J., Arnold, T. W., & Fieberg, J. R. (2021). Evaluating species-specific responses to camera-trap survey designs. *Wildlife Biology*, 2021(1), 1-12.

INE (Instituto Nacional de Estadísticas). (2018). Memoria del Censo 2017. [http://www.censo2017.cl/memoria/descargas/memoria/libro\\_memoria\\_censal\\_2017\\_final.pdf](http://www.censo2017.cl/memoria/descargas/memoria/libro_memoria_censal_2017_final.pdf) [Accedido 10 de junio de 2019].

Inostroza, L., Baur, R., & Csaplovics, E. (2013). Urban sprawl and fragmentation in Latin America: A dynamic quantification and characterization of spatial patterns. *Journal of environmental management*, 115, 87-97.

Iriarte, A., & Jaksic, F. M. (2017). Los carnívoros de Chile. En: Flora & Fauna Chile, Centro UC CAPES (Eds.), Los carnívoros de Chile, pp 98-195. Santiago, Chile.

Jaksic, F. M., & Castro, S. A. (2021). Ecological Impact. En: Jaksic, F. M., & Castro, S. A. (Eds), Biological invasions in the South American Anthropocene: global causes and local impacts, pp 135-161. Springer Nature Switzerland, Suiza.

Janko, C., Schröder, W., Linke, S., & König, A. (2012). Space use and resting site selection of red foxes (*Vulpes vulpes*) living near villages and small towns in Southern Germany. *Acta Theriologica*, 57, 245-250.

Jardine, C. (2022). Urbanization. En: Stephen, C. (Ed.), *Wildlife Population Health*, pp 145-152. Springer, Edimburgo, Reino Unido.

Jiménez Barrado, V., Larraín Suckel, J., Trincado Olhabé, B., & Cabrera Cona, F. (2020). Promoted urbanization of the countryside: the case of Santiago's periphery, Chile 1980–2017. *Land* 910, 370.

Jiménez, V., Hidalgo, R., Campesino, A. J., & Alvarado, V. (2018). Normalización del modelo neoliberal de expansión residencial más allá del límite urbano en Chile y España. *EURE*, 44(132), 27-46.

Kareiva, P., & Marvier, M. (2003). Conserving biodiversity coldspots: Recent calls to direct conservation funding to the world's biodiversity hotspots may be bad investment advice. *American Scientist*, 91(4), 344-351.

Kays, R., Arbogast, B. S., Baker-Whetton, M., Beirne, C., Boone, H. M., Bowler, M. & Gonçalves, A. L. S. (2020). An empirical evaluation of camera trap study design: how many, how long, and when? *Methods in Ecology and Evolution* 11(6), 700-713.

Kapfer, J. M., & Kirk, R. W. (2012). Observations of gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in a suburban landscape in the piedmont of North Carolina. *Southeastern Naturalist*, 11(3), 507-516.

Keane, A., Jones, J. P., Edwards-Jones, G., & Milner-Gulland, E. J. (2008). The sleeping policeman: understanding issues of enforcement and compliance in conservation. *Animal conservation*, 11(2), 75-82.

Kearney, S. G., Adams, V. M., Fuller, R. A., Possingham, H. P., & Watson, J. E. (2020). Estimating the benefit of well-managed protected areas for threatened species conservation. *Oryx*, 54(2), 276-284.

Kimmig, S. E., Beninde, J., Brandt, M., Schleimer, A., Kramer-Schadt, S., Hofer, H., et al. (2020). Beyond the landscape: Resistance modelling infers physical and behavioural gene flow barriers to a mobile carnivore across a metropolitan area. *Molecular Ecology*, 29(3), 466-484.

King, T. W., Vynne, C., Miller, D., Fisher, S., Fitkin, S., Rohrer, J., et al. (2021). The influence of spatial and temporal scale on the relative importance of biotic vs. abiotic factors for species distributions. *Diversity and Distributions*, 27(2), 327-343.

Knobel, D. L., Butler, J. R., Lembo, T., Critchlow, R., & Gompper, M. E. (2014). Dogs, disease, and wildlife. *Free-ranging dogs and wildlife conservation*, 144-169.

Krauze-Gryz, D., & Gryz, J. (2014). Free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) in Central Poland: density, penetration range and diet composition. *Polish Journal of Ecology*, 62(1), 183-193.

Krebs, C. J. (2022). Some historical thoughts on the functional responses of predators to prey density. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 1052289.

Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 153-181.

Kuijper, D. P. J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamailé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K., & Cromsigt, J. P. G. M. (2016). Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841), 20161625.

Lavin, S. R., Van Deelen, T. R., Brown, P. W., Warner, R. E., & Ambrose, S. H. (2003). Prey use by red foxes (*Vulpes vulpes*) in urban and rural areas of Illinois. *Canadian journal of zoology*, 81(6), 1070-1082.

Lechner, A. M., Sprod, D., Carter, O., & Lefroy, E. C. (2017). Characterizing landscape connectivity for conservation planning using a dispersal guild approach. *Landscape ecology*, 32(1), 99-113.

Lenth, B. E., Knight, R. L., & Brennan, M. E. (2008). The effects of dogs on wildlife communities. *Natural Areas Journal*, 28(3), 218-227.

Ley N° 21.020. Diario Oficial de la República de Chile, Santiago, Chile, 2 de agosto de 2017. <https://www.bcn.cl/leychile/navegar?idNorma=1106037> [Accedido 20 de agosto de 2019].

Linnell, J. D., & Strand, O. (2000). Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions*, 6(4), 169-176.

Llaneza, L., López-Bao, J. V., & Sazatornil, V. (2012). Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. *Diversity and Distributions* 185, 459-469.

Lobos, G., Tapia, G., Alzamora, A., Rebolledo, N., Salinas, H., Trujillos, J. C., et al. (2020). Dieta del zorro culpeo *Lycalopex culpaeus* (Molina, 1782) durante la megasequía de Chile central: rol del ganado y evidencia de una alta interacción trófica entre mamíferos carnívoros. *Mastozoología neotropical*, 27(2), 319-327.

Lombardi, J. V., Comer, C. E., Scognamillo, D. G., & Conway, W. C. (2017). Coyote, fox, and bobcat response to anthropogenic and natural landscape features in a small urban area. *Urban Ecosystems*, 20, 1239-1248.

Lucherini, M. (2016c). *Lycalopex culpaeus*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T6929A85324366.en>. [Accedido 13 de junio de 2023].

Lucherini, M. (2016b). *Lycalopex griseus* errata version published in 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T6927A86440397.en>. [Accedido 13 de junio de 2023].

Lucherini, M., Eizirik, E., de Oliveira, T., Pereira, J. & Williams, R.S.R. (2016a). *Leopardus colocolo*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T15309A97204446.en>. [Accedido 13 de junio de 2023].

- Lunt, I. D., & Spooner, P. G. (2005). Using historical ecology to understand patterns of biodiversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Biogeography*, 32(11), 1859-1873.
- Lyra-Jorge, M. C., Ribeiro, M. C., Ciocheti, G., Tambosi, L. R., & Pivello, V. R. (2010). Influence of multi-scale landscape structure on the occurrence of carnivorous mammals in a human-modified savanna, Brazil. *European Journal of Wildlife Research* 563, 359-368.
- Macdonald, D. W., Chiaverini, L., Bothwell, H. M., Kaszta, Ż., Ash, E., Bolongon, G., et al. (2020). Predicting biodiversity richness in rapidly changing landscapes: climate, low human pressure or protection as salvation? *Biodiversity and Conservation*, 29(14), 4035-4057.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248-2255.
- Maffei, L., Noss, A. J., Cuéllar, E., & Rumiz, D. I. (2005). Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology*, 21(3), 349-353.
- Magioli, M., de Barros, K. M. P. M., Chiarello, A. G., Galetti, M., Setz, E. Z. F., Paglia, A. P., et al. (2021). Land-use changes lead to functional loss of terrestrial mammals in a Neotropical rainforest. *Perspectives in ecology and conservation* 192, 161-170.
- Maheshwari, A. (2020). Out of the box: Protect the Unprotected. *Authorea Preprints*.
- Malhotra, R., Jiménez, J. E., & Harris, N. C. (2021). Patch characteristics and domestic dogs differentially affect carnivore space use in fragmented landscapes in southern Chile. *Diversity and Distributions*, 27(11), 2190-2203.
- Manlick, P. J., & Pauli, J. N. (2020). Human disturbance increases trophic niche overlap in terrestrial carnivore communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(43), 26842-26848.
- Manlick, P. J., Windels, S. K., Woodford, J. E., & Pauli, J. N. (2020). Can landscape heterogeneity promote carnivore coexistence in human-dominated landscapes? *Landscape Ecology*, 35, 2013-2027.
- Marín, B. C. G., José-González, M., Palma, N., Guerrero, J., & Peña, P. M. (2022). New records of *Leopardus guigna tigrillo* and *Lycalopex culpaeus* in Placilla de Peñuelas, Chile and threats to their conservation. *Therya Notes*, 3, 36-40.
- Marinho, P. H., Bezerra, D., Antongiovanni, M., Fonseca, C. R., & Venticinque, E. M. (2018). Estimating occupancy of the Vulnerable northern tiger cat *Leopardus tigrinus* in Caatinga drylands. *Mammal Research*, 63(1), 33-42.
- Marneweck, C. J., Allen, B. L., Butler, A. R., Do Linh San, E., Harris, S. N., Jensen, A. J., et al. (2022). Middle-out ecology: small carnivores as sentinels of global change. *Mammal Review*, 52(4), 471-479.

- Marneweck, C., Butler, A. R., Gigliotti, L. C., Harris, S. N., Jensen, A. J., Muthersbaugh, M., et al. (2021). Shining the spotlight on small mammalian carnivores: global status and threats. *Biological Conservation*, 255, 109005.
- Matos, H. M., Santos, M. J., Palomares, F., & Santos-Reis, M. (2009). Does riparian habitat condition influence mammalian carnivore abundance in Mediterranean ecosystems? *Biodiversity and Conservation* 182, 373-386.
- Mayamba, A., Byamungu, R. M., Broecke, B. V., Leirs, H., Hieronimo, P., Nakiyemba, A., ... & Mulungu, L. S. (2020). Factors influencing the distribution and abundance of small rodent pest species in agricultural landscapes in Eastern Uganda. *Journal of Vertebrate Biology*, 69(2), 20002-1.
- Mayer, M., & Sunde, P. (2020). Colonization and habitat selection of a declining farmland species in urban areas. *Urban Ecosystems*, 23, 543-554.
- Mills, D., Fattebert, J., Hunter, L., & Slotow, R. (2019). Maximising camera trap data: Using attractants to improve detection of elusive species in multi-species surveys. *PloS one*, 14(5), e0216447.
- Miranda, A., Altamirano, A., Cayuela, L., Lara, A., & González, M. (2017). Native forest loss in the Chilean biodiversity hotspot: revealing the evidence. *Regional Environmental Change*, 17, 285-297.
- Mitchell, M.S.; Hebblewhite, M.; Boitani, L.; Powell, R.A. (2012). Carnivore habitat ecology: Integrating theory and application. In *Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*; Boitani, L., Powell, R.A., Eds.; Oxford University Press: London, UK. pp. 218–255.
- MMA (Ministerio del Medioambiente). (2018). Estrategia nacional de biodiversidad 2017-2030. Santiago, Chile. [https://estrategia-aves.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2023/03/MMA\\_2017\\_Estrategia\\_Nacional\\_Biodiversidad\\_2017-2030.pdf](https://estrategia-aves.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2023/03/MMA_2017_Estrategia_Nacional_Biodiversidad_2017-2030.pdf) [Accedido 23 de junio de 2019].
- Montecino-Latorre, D., Napolitano, C., Briceño, C., & Uhart, M. M. (2020). Sarcoptic mange: An emerging threat to Chilean wild mammals? *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(4), 267-276.
- Monterroso, P., Alves, P. C., & Ferreras, P. (2014). Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(9), 1403-1417.
- Moreira-Arce, D., Vergara, P. M., & Boutin, S. (2015). Diurnal human activity and introduced species affect occurrence of carnivores in a human-dominated landscape. *PLoS one*, 10(9), e0137854.
- Moreira, R., & Stutzin, M. (2005). Estudio de la mortalidad de zorros en la IV Región. *Boletín Veterinario Oficial*, 3, 1-8.

- Morin, D. J., Lesmeister, D. B., Nielsen, C. K., & Schaubert, E. M. (2018). The truth about cats and dogs: Landscape composition and human occupation mediate the distribution and potential impact of non-native carnivores. *Global Ecology and Conservation*, 15, e00413.
- Morin, D. J., Lesmeister, D. B., Nielsen, C. K., & Schaubert, E. M. (2022). Asymmetrical intraguild interactions with coyotes, red foxes, and domestic dogs may contribute to competitive exclusion of declining gray foxes. *Ecology and Evolution*, 12(7), e9074.
- Moss, W. E., Alldredge, M. W., & Pauli, J. N. (2016). Quantifying risk and resource use for a large carnivore in an expanding urban–wildland interface. *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 371–378.
- Müller, L., Briers-Louw, W. D., Amin, R., Lochner, C. S., & Leslie, A. J. (2022). Carnivore coexistence facilitated by spatial and dietary partitioning and fine-scale behavioural avoidance in a semi-arid ecosystem. *Journal of Zoology*, 317(2), 114–128.
- Murdoch, J. D., Davie, H., Galbadrah, M., & Reading, R. P. (2016). Factors influencing red fox occupancy probability in central Mongolia. *Mammalian Biology*, 81, 82–88.
- Murray, M., Edwards, M. A., Abercrombie, B., & St. Clair, C. C. (2015). Poor health is associated with use of anthropogenic resources in an urban carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806), 20150009.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.
- Napolitano, C., Gálvez, N., Bennett, M., Acosta-Jamett, G. & Sanderson, J. (2015). *Leopardus guigna*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T15311A50657245.en>. [Accedido 13 de junio de 2019].
- Nascimento, F. O. D., Cheng, J., & Feijó, A. (2021). Taxonomic revision of the pampas cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(2), 575–611.
- Newsome, S. D., Garbe, H. M., Wilson, E. C., & Gehrt, S. D. (2015). Individual variation in anthropogenic resource use in an urban carnivore. *Oecologia*, 178(1), 115–128.
- Niedballa J, Sollmann R, Courtiol A, Wilting A. (2016). camtrapR: an R package for efficient camera trap data management. *Methods in Ecology and Evolution* 712, 1457–1462.
- Niedringhaus, K. D., Brown, J. D., Sweeley, K. M., & Yabsley, M. J. (2019). A review of sarcoptic mange in North American wildlife. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 9, 285–297.
- Nielsen, C., Thompson, D., Kelly, M. & Lopez-Gonzalez, C.A. (2015). *Puma concolor* errata version published in 2016. *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T18868A50663436.en>. [Accedido 13 de julio de 2023].

O'Connor, K. M., Nathan, L. R., Liberati, M. R., Tingley, M. W., Vokoun, J. C., & Rittenhouse, T. A. (2017). Camera trap arrays improve detection probability of wildlife: Investigating study design considerations using an empirical dataset. *PLoS One*, *12*(4), e0175684.

Panek, M. (2018). Habitat factors associated with the decline in brown hare abundance in Poland in the beginning of the 21st century. *Ecological Indicators*, *85*, 915-920.

Parsons, A. W., Rota, C. T., Forrester, T., Baker-Whatton, M. C., McShea, W. J., Schuttler, S. G., et al. (2019). Urbanization focuses carnivore activity in remaining natural habitats, increasing species interactions. *Journal of Applied Ecology* *56*(8), 1894-1904.

Pauchard, A., Aguayo, M., Peña, E., & Urrutia, R. (2006). Multiple effects of urbanization on the biodiversity of developing countries: the case of a fast-growing metropolitan area (Concepción, Chile). *Biological conservation*, *127*(3), 272-281.

Pérez-Irineo, G., & Santos-Moreno, A. (2013). Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México. *Therya* *43*, 551-564.

Péron, G., Fleming, C. H., de Paula, R. C., Mitchell, N., Strohbach, M., Leimgruber, P., & Calabrese, J. M. (2017). Periodic continuous-time movement models uncover behavioral changes of wild canids along anthropization gradients. *Ecological Monographs*, *87*(3), 442-456.

Pesaresi, Martino, Politis, Panagiotis. (2023). GHS-BUILT-H R2023A - GHS building height, derived from AW3D30, SRTM30, and Sentinel2 composite (2018). European Commission, Joint Research Centre (JRC) [Dataset] doi: 10.2905/85005901-3A49-48DD-9D19-6261354F56FE PID: <http://data.europa.eu/89h/85005901-3a49-48dd-9d19-6261354f56fe> [Accedido 13 de junio de 2019].

Petit, I. J., Campoy, A. N., Hevia, M. J., Gaymer, C. F., & Squeo, F. A. (2018). Protected areas in Chile: are we managing them? *Revista chilena de historia natural*, *91*(1), 1-8.

Pia, M. V. (2011). Influencia conjunta de la vegetación, asentamientos humanos, caminos y actividades ganaderas sobre la ocurrencia y dieta de los carnívoros tope de Achala. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, Argentina.

Plumer, L., Davison, J., & Saarma, U. (2014). Rapid urbanization of red foxes in Estonia: distribution, behaviour, attacks on domestic animals, and health-risks related to zoonotic diseases. *PLoS One*, *9*(12), e115124.

PNUD (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo). (2017). Catálogo de las especies exóticas asilvestradas/ naturalizadas en Chile. Proyecto GEF/MMA/PNUD Fortalecimiento de los Marcos Nacionales para la Gobernabilidad de las Especies Exóticas Invasoras. Laboratorio de Invasiones Biológicas, Universidad de Concepción, Santiago de Chile. 61 pp. <https://bibliotecadigital.ciren.cl/bitstream/handle/20.500.13082/32888/Catálogo-EEI-Interior.pdf?sequence=1&isAllowed=y> [Accedido 23 de agosto de 2022].

Prugh, L. R., Stoner, C. J., Epps, C. W., Bean, W. T., Ripple, W. J., Laliberte, A. S., & Brashares, J. S. (2009). The rise of the mesopredator. *Bioscience*, *59*(9), 779-791.

Punjabi, G. A., Chellam, R., & Vanak, A. T. (2013). Importance of native grassland habitat for den-site selection of Indian foxes in a fragmented landscape. *PLoS One*, 8(10), e76410.

QGIS.org. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org> [Accedido 10 de marzo de 2018].

R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> [Accedido 10 de marzo de 2018].

Ramesh, T., Kalle, R., & Downs, C. T. (2016). Predictors of mammal species richness in KwaZulu-Natal, South Africa. *Ecological Indicators*, 60, 385-393.

Ramírez-Álvarez, D., Napolitano, C., Arriagada, G., Salgado, I., Cox, S., & Céspedes-Parada, B. (2023). Native Carnivore Diversity and Relative Abundance in Landscapes of the Coast Range in Central Chile: Insights for Conservation Decision-Making. *Conservation*, 3(3), 379-393.

Rasambainarivo, F., Farris, Z. J., Andrianalizah, H., & Parker, P. G. (2017). Interactions between carnivores in Madagascar and the risk of disease transmission. *EcoHealth*, 14(4), 691-703.

Rich, L. N., Davis, C. L., Farris, Z. J., Miller, D. A., Tucker, J. M., Hamel, S., et al. (2017). Assessing global patterns in mammalian carnivore occupancy and richness by integrating local camera trap surveys. *Global Ecology and Biogeography* 268, 918-929.

Rich, L. N., Miller, D. A., Robinson, H. S., McNutt, J. W., & Kelly, M. J. (2016). Using camera trapping and hierarchical occupancy modelling to evaluate the spatial ecology of an African mammal community. *Journal of Applied Ecology*, 53(4), 1225-1235.

Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14, 322-337.

Riitters, K., Wickham, J., O'Neill, R., Jones, B., & Smith, E. (2000). Global-scale patterns of forest fragmentation. *Conservation ecology*, 4(2).

Riley, S. P. (2006). Spatial ecology of bobcats and gray foxes in urban and rural zones of a national park. *The Journal of Wildlife Management*, 70(5), 1425-1435.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M. & Schmitz, O. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.

Ritchie, E. G., & Johnson, C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology letters*, 12(9), 982-998.

Rojas, C. A., Lüders, C. F., Manterola, C., & Velazco, M. (2018). La pérdida de la percepción al riesgo de zoonosis y la figura del perro comunitario. *Revista chilena de infectología*, 35(2), 186-188.

Rubio, A. V., Alvarado, R., & Bonacic, C. (2013). Introduced European rabbit as main prey of the native carnivore culpeo fox (*Lycalopex culpaeus*) in disturbed ecosystems of central Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 48(2), 89-94.

Šálek, M., Drahníková, L., & Tkadlec, E. (2015). Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mammal Review*, 45(1), 1-14.

Schiavina, M., Freire, S., Carioli, A., MacManus, K. 2023. GHS population grid multitemporal (1975-2030). European Commission, Joint Research Centre (JRC). <http://data.europa.eu/89h/2ff68a52-5b5b-4a22-8f40-c41da8332cfe> [Accedido 16 de enero de 2023].

Schipper, J., Chanson, J. S., Chiozza, F., Cox, N. A., Hoffmann, M., Katariya, V. & Baillie, J. (2008). The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science*, 322(5899), 225-230.

Schmidt, N. M., Asferg, T., & Forchhammer, M. C. (2004). Long-term patterns in European brown hare population dynamics in Denmark: effects of agriculture, predation and climate. *BMC ecology*, 4(1), 1-7.

Schulz, J. J., Cayuela, L., Echeverria, C., Salas, J., & Benayas, J. M. R. (2010). Monitoring land cover change of the dryland forest landscape of Central Chile 1975–2008. *Applied Geography* 303, 436-447.

Schultz, P. W. (2011). Conservation means behavior. *Conservation biology*, 25(6), 1080-1083.

Schüttler, E., Saavedra-Aracena, L., & Jiménez, J. E. (2018). Domestic carnivore interactions with wildlife in the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile: husbandry and perceptions of impact from a community perspective. *PeerJ*, 6, e4124.

Scott, D. M., Baker, R., Tomlinson, A., Berg, M. J., Charman, N., & Tolhurst, B. A. (2020). Spatial distribution of sarcoptic mange (*Sarcoptes scabiei*) in urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Great Britain as determined by citizen science. *Urban Ecosystems*, 23(5), 1127-1140.

Sepúlveda, M. A., Singer, R. S., Silva-Rodriguez, E., Stowhas, P., & Pelican, K. (2014). Domestic dogs in rural communities around protected areas: conservation problem or conflict solution? *PLoS one*, 9(1), e86152.

Sepúlveda, M., Pelican, K., Cross, P., Eguren, A., & Singer, R. (2015). Fine-scale movements of rural free-ranging dogs in conservation areas in the temperate rainforest of the coastal range of southern Chile. *Mammalian Biology*, 80(4), 290-297.

Sévêque, A., Gentle, L. K., López-Bao, J. V., Yarnell, R. W., & Uzal, A. (2020). Human disturbance has contrasting effects on niche partitioning within carnivore communities. *Biological Reviews*, 95(6), 1689-1705.

Sévêque, A., Gentle, L. K., Vicente López-Bao, J., Yarnell, R. W., & Uzal, A. (2021). Impact of human disturbance on temporal partitioning within carnivore communities. *Mammal Review*, 52(1), 67-81.

Shackelford, G. E., Steward, P. R., German, R. N., Sait, S. M., & Benton, T. G. (2015). Conservation planning in agricultural landscapes: hotspots of conflict between agriculture and nature. *Diversity and Distributions*, 21(3), 357-367.

Shamoon, H., Saltz, D., & Dayan, T. (2017). Fine-scale temporal and spatial population fluctuations of medium sized carnivores in a Mediterranean agricultural matrix. *Landscape Ecology*, 32, 1243-1256.

Shapira, I., Sultan, H., & Shanas, U. (2008). Agricultural farming alters predator–prey interactions in nearby natural habitats. *Animal Conservation*, 11(1), 1-8.

Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170-176.

Shen, D. T., & Gorham, J. R. (1980). Survival of pathogenic distemper virus at 5C and 25C. *Veterinary Medicine & Small Animal Clinician*, 75(1), 69-72.

Sih, A., Ferrari, M. C., & Harris, D. J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary applications*, 4(2), 367-387.

Silva, A. P., Curveira-Santos, G., Kilshaw, K., Newman, C., Macdonald, D. W., Simões, L. G., & Rosalino, L. M. (2017). Climate and anthropogenic factors determine site occupancy in Scotland's Northern-range badger population: implications of context-dependent responses under environmental change. *Diversity and Distributions*, 23(6), 627-639.

Silva-Rodríguez, E. A., Cortés, E. I., Zambrano, B., Naughton-Treves, L., & Farías, A. A. (2023). On the causes and consequences of the free-roaming dog problem in southern Chile. *Science of The Total Environment*, 891, 164324.

Silva-Rodríguez, E. A., Ovando, E., González, D., Zambrano, B., Sepúlveda, M. A., Svensson, G. L., et al. (2018). Large-scale assessment of the presence of Darwin's fox across its newly discovered range. *Mammalian Biology*, 92(1), 45-53.

Silva-Rodríguez, E.A., Ortega-Solís, G. R., & Jimenez, J. E. (2010). Conservation and ecological implications of the use of space by chilla foxes and free-ranging dogs in a human-dominated landscape in southern Chile. *Austral Ecology*, 35(7), 765-777.

Soulsbury, C. D., & White, P. C. (2015). Human–wildlife interactions in urban areas: a review of conflicts, benefits and opportunities. *Wildlife research*, 42(7), 541-553.

Stark, J. R., Aiello-Lammens, M., & Grigione, M. M. (2020). The effects of urbanization on carnivores in the New York metropolitan area. *Urban ecosystems*, 23, 215-225.

Start, D., Barbour, M. A., & Bonner, C. (2020). Urbanization reshapes a food web. *Journal of Animal Ecology* 89(3), 808-816.

Steinel, A., Parrish, C. R., Bloom, M. E., & Truyen, U. (2001). Parvovirus infections in wild carnivores. *Journal of Wildlife Diseases*, 37(3), 594-607.

SUBERE (Subsecretaría de Desarrollo Regional). (2022). Estimación de la población canina y felina del país y diagnóstico de la tenencia responsable. Boletín técnico Proyecto SUBDERE Licitación N° ID 761-30-B221. <http://www.tenenciaresponsablemascotas.cl/biblioteca-digital/> [Accedido 10 de marzo de 2023]

Suraci, J. P., Clinchy, M., Dill, L. M., Roberts, D., & Zanette, L. Y. (2016). Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature communications*, 7(1), 1-7.

Symonds, M. R. E., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 13– 21.

Tiwari, H. K., Robertson, I. D., O'Dea, M., & Vanak, A. T. (2019). Demographic characteristics of free-roaming dogs (FRD) in rural and urban India following a photographic sight-resight survey. *Scientific Reports*, 9(1), 16562.

Tolhurst, B. A., Ward, A. I., & Delahay, R. J. (2011). A study of fox (*Vulpes vulpes*) visits to farm buildings in Southwest England and the implications for disease management. *European journal of wildlife research*, 57(6), 1227-1230.

Torres, E. S. F. (2020). Understanding the influence of social and ecological components on the occupation of domestic dogs and wild mammals in rural landscapes of the temperate forests of southern Chile. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias de la Agricultura, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.

Torres, P. C., & Prado, P. I. (2010). Domestic dogs in a fragmented landscape in the Brazilian Atlantic Forest: abundance, habitat use and caring by owners. *Brazilian Journal of Biology*, 70, 987-994.

Tsunoda, H., Newman, C., Peeva, S., Raichev, E., Buesching, C. D., & Kaneko, Y. (2020). Spatio-temporal partitioning facilitates mesocarnivore sympatry in the Stara Planina Mountains, Bulgaria. *Zoology*, 141, 125801.

Vallejos-Romero, A., Sáez-Ardura, F., Aledo, A., & Aznar-Crespo, P. (2021). Regulación de riesgos socioambientales en Chile. El caso de la tenencia responsable de animales en la Región de La Araucanía. *Andamios*, 18(46), 357-387.

Van der Weyde, L. K., Tobler, M. W., Gielen, M. C., Cozzi, G., Weise, F. J., Adams, T., et al. (2022). Collaboration for conservation: Assessing countrywide carnivore occupancy dynamics from sparse data. *Diversity and Distributions* 285, 917-929.

- Vanak, A. T., & Gompper, M. E. (2009). Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. *Mammal review*, 39(4), 265-283.
- Vanak, A. T., & Gompper, M. E. (2010). Interference competition at the landscape level: the effect of free-ranging dogs on a native mesocarnivore. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1225-1232.
- Vanak, A. T., Dickman, C. R., Silva-Rodriguez, E. A., Butler, J. R., & Ritchie, E. G. (2014). Top-dogs and under-dogs: competition between dogs and sympatric carnivores. *Free-ranging dogs and wildlife conservation*, 69-93.
- Varela, S. L., & Ortiz, S. G. (2020). La Infraestructura Verde como alternativa ante la expansión urbana en Santiago de Chile. *Revista de Arquitectura*, 12(28), 94-105.
- Verdade, L. M., Rosalino, L. M., Gheler-Costa, C., Pedroso, N. M., & Lyra-Jorge, M. C. (2011). Adaptation of mesocarnivores (Mammalia: Carnivora) to agricultural landscapes of Mediterranean Europe and southeastern Brazil: a trophic perspective. *Middle-Sized Carnivores in Agricultural Landscapes*. Nova Science Publishers, Inc, 1-38.
- Villalba, L., Lucherini, M., Walker, S., Lagos, N., Cossios, D., Bennett, M. & Huaranca, J. (2016). *Leopardus jacobita*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T15452A50657407.en>. [Accedido 13 de junio de 2023].
- Villalobos Escalante, A., Buenrostro-Silva, A., & Sánchez-de la Vega, G. (2014). Dieta de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* y su contribución a la dispersión de semillas en la costa de Oaxaca, México. *Therya*, 5(1), 355-363.
- Villatoro, F. J., Sepúlveda, M. A., Stowhas, P., & Silva-Rodríguez, E. A. (2016). Urban dogs in rural areas: Human-mediated movement defines dog populations in southern Chile. *Preventive Veterinary Medicine*, 135, 59-66.
- Vitekere, K., Wang, J., Karanja, H., Consolée, K. T., Jiang, G., & Hua, Y. (2020). Dynamic in species estimates of carnivores leopard cat, red fox, and north Chinese leopard: A multi-year assessment of occupancy and coexistence in the Tieqiaoshan Nature Reserve, Shanxi Province, China. *Animals* 108, 1333.
- Wait, K. R., Ricketts, A. M., & Ahlers, A. A. (2018). Land-use change structures carnivore communities in remaining tallgrass prairie. *The Journal of Wildlife Management* 827, 1491-1502.
- Wallach, A. D., Johnson, C. N., Ritchie, E. G., & O'Neill, A. J. (2010). Predator control promotes invasive dominated ecological states. *Ecology letters*, 13(8), 1008-1018.
- Walton, Z., Samelius, G., Odden, M., & Willebrand, T. (2017). Variation in home range size of red foxes *Vulpes vulpes* along a gradient of productivity and human landscape alteration. *PloS one*, 12(4), e0175291.

- Wang, Y., Allen, M. L., & Wilmers, C. C. (2015). Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. *Biological Conservation*, 190, 23-33.
- Warrick, G. D., Clark, H. O., Kelly, P. A., Williams, D. F., & Cypher, B. L. (2007). Use of agricultural lands by San Joaquin kit foxes. *Western North American Naturalist*, 67(2), 270-277.
- Wearn, O. R., & Glover-Kapfer, P. (2017). Camera-trapping for conservation: a guide to best-practices. *WWF conservation technology series* 11, 181.
- Wei T, Simko V. (2021). R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix. Versión 0.92, <https://github.com/taiyun/corrplot> [Accedido 12 de mayo de 2022].
- Willebrand, T., Samelius, G., Walton, Z., Odden, M., & Englund, J. (2022). Declining survival rates of red foxes *Vulpes vulpes* during the first outbreak of sarcoptic mange in Sweden. *Wildlife Biology*, 2022(1).
- Williams, S. T., Williams, K. S., Lewis, B. P., & Hill, R. A. (2017). Population dynamics and threats to an apex predator outside protected areas: implications for carnivore management. *Royal Society open science*, 4(4), 161090.
- Woolhouse, M., Scott, F., Hudson, Z., Howey, R., & Chase-Topping, M. (2012). Human viruses: discovery and emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1604), 2864-2871.
- Young, J. K., Olson, K. A., Reading, R. P., Amgalanbaatar, S., & Berger, J. (2011). Is wildlife going to the dogs? Impacts of feral and free-roaming dogs on wildlife populations. *BioScience*, 61(2), 125-132.
- Zamora-Nasca, L. B., di Virgilio, A., & Lambertucci, S. A. (2021). Online survey suggests that dog attacks on wildlife affect many species and every ecoregion of Argentina. *Biological Conservation*, 256, 109041.
- Zanin, M., Palomares, F., & Brito, D. (2015). What we (don't) know about the effects of habitat loss and fragmentation on felids. *Oryx*, 49(1), 96-106.
- Zapata-Ríos, G., & Branch, L. C. (2016). Altered activity patterns and reduced abundance of native mammals in sites with feral dogs in the high Andes. *Biological Conservation*, 193, 9-16.
- Zapata-Ríos, G., & Branch, L. C. (2018). Mammalian carnivore occupancy is inversely related to presence of domestic dogs in the high Andes of Ecuador. *PloS one*, 13(2), e0192346.
- Zúñiga, A. H., & Fuenzalida, V. (2016). Dieta del zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus* Molina 1782) en un área protegida del sur de Chile. *Mastozoología neotropical*, 23(1), 201-205.
- Zúñiga, A. H., Rau, J. R., Sandoval, R., & Fuenzalida, V. (2022). Landscape use and food habits of the chilla fox (*Lycalopex griseus*, Gray) and domestic dog (*Canis lupus familiaris*) in a peri-urban environment of south-central Chile. *Folia Oecologica*, 49(2).

# ANEXOS

## Capítulo I

Tabla 1. Resultado del Análisis de Componentes Principales aplicado a las variables predictivas para el modelo de riqueza. Se consideraron los primeros nueve componentes, que acumularon  $\geq 80\%$  de la varianza (destacada).

Importancia componentes	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17
Desviación estándar	1.83	1.45	1.38	1.22	1.17	1.08	1.02	0.99	0.90	0.82	0.76	0.71	0.59	0.50	0.44	0.42	0.28
Proporción de varianza	0.20	0.12	0.11	0.09	0.08	0.07	0.06	0.06	0.05	0.04	0.03	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00
Proporción acumulada	0.20	0.32	0.43	0.52	0.60	0.67	0.73	0.79	0.84	0.87	0.91	0.94	0.96	0.97	0.99	0.99	1.00

Tabla 2. Cargas de los componentes del Análisis de Componentes Principales aplicado a las variables predictivas para el modelo de riqueza. Las variables seleccionadas para el modelo y sus respectivas cargas se encuentran destacadas.

Cargas	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17
Tasa detección perros	-0.44	0.03	0.30	-0.02	0.18	0.09	-0.22	0.01	-0.13	0.06	0.00	-0.14	0.04	0.10	-0.17	0.22	0.71
Distancia zona urbana	-0.31	-0.40	-0.06	-0.14	-0.15	-0.23	0.03	-0.21	-0.01	-0.06	0.36	-0.16	0.08	-0.15	-0.46	0.33	-0.30
Altitud	0.23	-0.31	0.44	-0.01	0.05	-0.20	0.00	-0.06	0.03	-0.08	0.01	0.21	0.50	0.52	-0.06	-0.17	-0.03
Tasa detección presas	0.08	0.02	0.10	-0.56	-0.19	0.20	-0.18	0.30	-0.12	-0.52	-0.23	-0.29	0.09	-0.08	-0.13	-0.13	-0.06
Distancia curso de agua	0.06	0.29	0.11	-0.24	-0.45	0.11	-0.34	-0.04	0.20	0.39	0.42	-0.07	-0.14	0.28	-0.04	-0.15	-0.04
Distancia zona agrícola	0.17	0.31	0.31	0.16	-0.12	-0.48	-0.13	0.12	-0.11	-0.11	0.28	-0.08	0.26	-0.50	0.21	0.07	0.08
Superficie bosque	0.22	-0.22	0.06	0.09	-0.11	-0.29	-0.50	-0.31	0.11	0.17	-0.56	-0.19	-0.20	-0.09	-0.04	0.09	-0.02
Cantidad edificaciones	0.17	-0.06	0.05	0.05	0.30	0.45	-0.22	-0.61	0.03	-0.24	0.29	-0.15	0.10	-0.19	0.15	-0.14	-0.01
Tasa detección humanos	-0.22	0.16	-0.12	-0.21	0.41	-0.37	-0.06	-0.01	0.56	-0.09	0.01	0.01	-0.02	-0.08	-0.18	-0.45	0.04
NDVI	-0.10	0.21	-0.40	0.07	-0.10	-0.16	-0.43	-0.14	-0.25	-0.41	0.05	0.50	-0.01	0.21	-0.06	0.06	0.04
Distancia camino vehicular	-0.22	0.20	0.13	-0.13	-0.41	0.10	0.31	-0.44	0.01	0.08	-0.32	0.31	0.24	-0.28	-0.14	-0.19	0.10
Tasa detección ganado	0.10	0.35	0.09	-0.19	0.15	-0.32	0.33	-0.37	-0.40	-0.07	-0.01	-0.31	-0.29	0.31	-0.04	-0.02	-0.05
Superficie agrícola	-0.24	0.24	-0.25	0.46	-0.12	0.06	-0.06	0.02	-0.01	0.00	-0.14	-0.51	0.45	0.21	-0.09	-0.16	-0.17
Superficie urbana	-0.32	-0.04	0.39	0.21	0.15	0.07	-0.21	0.13	-0.40	0.11	-0.02	0.15	-0.26	-0.13	-0.14	-0.41	-0.39
Temperatura máx. anual	-0.44	0.15	0.19	-0.24	0.12	-0.01	-0.10	-0.07	0.16	-0.01	-0.15	0.04	0.11	0.13	0.56	0.37	-0.38
Tasa detección gatos	-0.24	-0.25	0.15	0.28	-0.40	-0.10	0.15	-0.05	0.22	-0.44	0.09	-0.12	-0.37	0.13	0.31	-0.21	0.16
Precipitación media anual	-0.16	-0.36	-0.34	-0.30	-0.05	-0.19	-0.06	-0.04	-0.37	0.27	0.07	-0.10	0.18	-0.06	0.42	-0.36	0.17

Tabla 4. Especies y grupos taxonómicos nativos no carnívoros registrados mediante fototrampeo, cantidad de registros independientes y proporción de estaciones en las que hubo registros.

<b>Especies o grupos taxonómicos nativos</b>	<b>Registros independientes</b>	<b>Proporción de estaciones con registros</b>
Aves (múltiples spp.)	1062	97%
Roedores (múltiples spp.)	262	45%
Reptiles (múltiples spp.)	33	20%
Yaca ( <i>Thylamys elegans</i> )	41	17%
Araña pollito ( <i>Grammostola rosea</i> )	2	6%
Vizcacha ( <i>Lagidium viscacia</i> )	9	5%
Anfibios (1 spp. No identificada)	1	2%

Tabla 5. Especies exóticas registradas mediante fototrampeo, cantidad de registros independientes y proporción de estaciones en las que hubo registros.

<b>Especies exóticas</b>	<b>Registros independientes</b>	<b>Proporción de estaciones con registros</b>
Conejo ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> )	443	50%
Perro ( <i>Canis familiaris</i> )	265	48%
Vaca ( <i>Bos taurus</i> )	120	23%
Caballo ( <i>Equus caballus</i> )	123	21%
Gato ( <i>Felis catus</i> )	182	14%
Liebre ( <i>Lepus europaeus</i> )	72	12%
Cabra ( <i>Capra aegagrus hircus</i> )	5	5%
Ciervo rojo ( <i>Cervus elaphus</i> )	3	2%
Llamanaco ( <i>Lama glama</i> x <i>Lama guanicoe</i> )	2	2%

## Capítulo II

Tabla 1. Resultado del Análisis de Componentes Principales aplicado a las variables sitio (SiteCovs) para el modelo de ocupación del zorro culpeo. Se consideraron los primeros diez componentes, que acumularon  $\geq 80\%$  de la varianza (destacada).

Importancia componentes	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18	PC19
Desviación estándar	1.78	1.47	1.42	1.30	1.28	1.19	1.13	1.03	0.97	0.94	0.87	0.79	0.75	0.71	0.65	0.60	0.43	0.40	0.30
Proporción de varianza	0.16	0.11	0.10	0.08	0.08	0.07	0.06	0.05	0.05	0.04	0.04	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00
Proporción acumulada	0.16	0.27	0.37	0.45	0.53	0.61	0.67	0.72	0.77	0.81	0.85	0.88	0.91	0.93	0.96	0.97	0.98	0.99	1.00

Tabla 2. Cargas de los componentes del Análisis de Componentes Principales aplicado a las variables sitio (SiteCovs) para el modelo de ocupación del zorro culpeo. Las variables seleccionadas para el modelo y sus respectivas cargas se encuentran destacadas.

Cargas	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18	PC19
Tasa detección perros	-0.42	-0.10	0.18	-0.16	0.28	-0.08	-0.03	0.01	0.04	-0.20	0.11	0.02	-0.15	0.14	-0.05	0.05	0.66	0.00	-0.37
Superficie agrícola	-0.05	0.50	0.03	-0.33	0.09	0.27	0.04	-0.10	-0.02	-0.12	-0.20	-0.12	-0.07	0.22	0.03	-0.32	-0.09	-0.05	0.07
Altitud	0.30	-0.18	0.43	-0.02	-0.11	0.14	-0.10	0.17	0.05	-0.13	-0.08	-0.15	0.08	0.31	0.22	0.13	0.00	0.64	-0.05
Tasa detección presas	0.11	-0.18	-0.02	-0.52	0.18	-0.16	0.21	-0.12	-0.07	0.04	0.01	-0.35	-0.15	-0.37	0.47	0.16	-0.13	-0.05	-0.12
Distancia zona urbana	0.09	-0.17	-0.13	0.12	0.41	0.18	-0.42	-0.11	-0.20	0.20	-0.05	-0.12	-0.54	0.01	-0.27	0.18	-0.15	0.13	0.02
Superficie bosque cerrado	0.24	0.08	0.23	0.22	0.36	-0.27	0.14	-0.08	-0.20	-0.03	0.31	0.13	0.21	-0.40	-0.14	-0.22	0.05	0.23	0.03
NDVI	-0.13	0.11	-0.33	0.15	0.25	0.16	0.42	0.02	-0.22	-0.16	-0.24	-0.26	0.34	0.04	-0.16	0.45	0.06	0.18	0.06
Distancia curso agua	0.04	-0.26	-0.18	-0.09	0.13	-0.05	0.21	-0.57	0.43	-0.23	0.23	0.07	0.02	0.29	-0.18	-0.08	-0.24	0.14	-0.04
Tasa detección zorro chilla	0.02	0.34	-0.09	-0.06	0.21	0.19	0.06	0.07	0.52	0.51	0.12	0.28	0.01	-0.10	0.17	0.25	0.12	0.21	0.00
Distancia camino vehicular	0.27	0.01	0.12	0.10	-0.03	0.25	0.27	0.16	0.28	-0.49	-0.22	0.17	-0.41	-0.37	-0.14	0.06	0.05	-0.09	-0.01
Superficie urbana	-0.17	0.00	0.26	0.01	-0.31	0.29	0.29	-0.02	-0.20	0.08	0.59	-0.03	-0.20	0.06	-0.08	0.34	-0.13	-0.12	0.06
Cantidad edificaciones	0.03	0.26	-0.01	-0.25	-0.24	-0.09	-0.37	-0.42	-0.20	-0.26	-0.07	0.38	0.09	-0.18	-0.01	0.42	0.06	0.12	0.02
Temperatura máx. anual	-0.31	0.06	-0.22	0.34	-0.13	-0.01	0.21	-0.15	-0.23	-0.03	-0.07	0.23	-0.35	-0.02	0.45	-0.22	-0.08	0.37	-0.16
Superficie bosque abierto	0.12	0.21	0.14	0.40	0.08	-0.49	-0.01	-0.06	0.18	-0.07	-0.09	-0.11	-0.16	0.28	0.25	0.36	-0.08	-0.31	-0.02
Distancia zona agrícola	0.11	-0.44	-0.05	0.18	0.11	0.42	-0.07	-0.18	-0.05	0.01	-0.09	0.25	0.25	0.00	0.39	0.04	0.19	-0.32	0.11
Superficie vegetación baja	-0.21	-0.31	-0.31	-0.06	-0.35	-0.25	-0.06	0.22	0.24	0.03	-0.09	-0.05	-0.03	-0.20	-0.15	0.09	0.03	0.19	0.11
Tasa detección humanos	-0.31	-0.11	0.42	0.06	0.01	0.05	0.06	-0.13	0.07	0.22	-0.39	0.11	0.18	-0.17	-0.18	0.07	-0.40	-0.06	-0.45
Tasa detección ganado	-0.26	0.01	-0.12	-0.06	0.31	0.04	-0.27	0.45	0.05	-0.40	0.27	0.20	0.14	0.00	0.19	0.07	-0.46	-0.03	-0.05
Tasa detección gatos	-0.14	0.17	-0.01	0.33	-0.13	0.24	-0.33	-0.24	0.27	-0.15	0.18	-0.55	0.13	-0.34	0.11	-0.07	0.06	0.03	-0.12