

Dieta del puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Sajama, Bolivia y su conflicto con la ganadería

Dieta of puma (*Puma concolor*) in Sajama National Park, Bolivia and its conflict with livestock

Luis F. Pacheco^{1,2}, Amparo Lucero¹ & Mercedes Villca¹

¹Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada (BIOTA), Casilla 9641, La Paz, Bolivia.

² Dirección actual: Estación Biológica Tunquini, Instituto de Ecología, Casilla 10077 Correo Central, La Paz, Bolivia.

Resumen

Se estudió la dieta de *Puma concolor* en una área protegida del altiplano boliviano, con base en 53 muestras de heces. El mayor aporte a la dieta en número de presas proviene de los roedores medianos y pequeños (98%), pero el principal aporte en biomasa lo constituyen los camélidos (53%), correspondiendo algo más de la mitad a camélidos domésticos y el resto a *Vicugna vicugna*. Los resultados no concuerdan con la hipótesis de que el puma se alimenta principalmente de aquellas presas de mayor disponibilidad en el ambiente, ya que parece seleccionar fuertemente las vicuñas ante el ganado doméstico. Al mismo tiempo, la cantidad de ganado que se estima consumen los pumas sugiere que debe iniciarse urgentemente un programa de control de la depredación, para evitar mayores problemas de gestión al interior del área protegida frente a los intereses de los habitantes locales.

Palabras clave: Conflictos con vida silvestre, carnívoros, conservación, altiplano, *Puma*, *Vicugna*, *Lama*.

Abstract

Based on a sample of 53 faeces, the diet of *Puma concolor* was studied in a protected area of the Bolivian altiplano. The largest contribution to the diet in number of preys came from medium and small rodents (98%), but camelids made up the main contribution in biomass (53%), corresponding little more than half to domestic species and the rest to *Vicugna vicugna*. Our results disagree with the hypothesis that pumas feed mainly on those prey most available in its environment, because it seems to prefer vicunas over livestock. However, our estimate of the quantity of livestock consumed suggests that a program of control of puma predation should be started urgently, to avoid larger management problems between the protected area's administration and local inhabitants.

Keywords: Wildlife conflicts, carnivores, conservation, altiplano, *Puma*, *Vicugna*, *Lama*.

Introducción

El puma (*Puma concolor*) es el carnívoro de mayor tamaño que habita el altiplano sudamericano y allí comparte su hábitat con el ser humano desde mucho antes de la llegada de los españoles. Una de las principales actividades del hombre en el altiplano es la ganadería camélida (llamas [*Lama glama*] y alpacas [*Lama pacos*]), la cual es también más antigua que el comienzo de la colonia y actualmente se constituye en la actividad económicamente más importante en amplias áreas del altiplano boliviano. La presencia del puma en el área ha ocasionado conflictos con la ganadería desde mucho antes que el ser humano establezca medidas de protección a esa y otras especies. El puma causa conflictos con la ganadería siempre que su hábitat es invadido por esa actividad (Johnson et al. 2001, Mazzolli 2002) y las poblaciones humanas en el altiplano han convivido con esos conflictos por siglos, a lo largo de los cuales han desarrollado, y probablemente perdido, varias formas de resolver o mitigar el conflicto (Ribera-Arismendi 1999). Al presente, las medidas de protección al puma (y el resto de la vida silvestre), agudizan el conflicto desde el punto de vista del ganadero, quien considera al puma como el “protegido” de las autoridades. Esto le confiere una ventaja en el conflicto que no existía y ha convertido al puma en un enemigo mayor de los ganaderos de lo que se percibía anteriormente.

El problema de depredación de ganado camélido por pumas se ha hecho particularmente frecuente en el Parque Nacional Sajama (PNS), donde la gente vive y cría ganado camélido y ovino. Esta fue la primer área protegida declarada en Bolivia (en 1939), pero su implementación data solamente de 1993, cuando se le dotó de una administración y personal de protección. Según los pobladores locales, esta protección ha resultado en un aumento de la abundancia de pumas, con el consiguiente incremento en los ataques al

ganado. Una evaluación realizada a base de consultas a los pobladores del PN Sajama, indica que las pérdidas por puma alcanzaron aproximadamente a 79 llamas y 117 alpacas por año entre 1995 y 1998 (Ribera-Arismendi 1999). Las constantes quejas sobre el problema derivan en la necesidad de manejar el conflicto como un problema de gestión del área protegida. Este problema puede resumirse como sigue: a) el puma causa pérdidas económicas a los habitantes del área protegida y goza además de la protección de las autoridades, b) la opción inmediata del ganadero es controlar al puma mediante su caza, c) la superficie del PN Sajama (~1020 km²) y su densidad probable (1-2 ind/100 km², según Nowel & Jackson 1996) sugieren que la población protegida es menor al tamaño mínimo viable y d) que la cacería de control tendría efectos probablemente graves para esta singular población remanente de altiplano boliviano. Bajo este escenario, nos propusimos estudiar aspectos biológicos que contribuyan a manejar el conflicto, considerando tanto aspectos de conservación de la especie, como de protección a la economía del habitante del área protegida. En este trabajo pretendemos contestar las siguientes preguntas: ¿Cuán importante es el ganado doméstico en la dieta del puma en la zona? y ¿Qué otras presas incluye la dieta del puma?

La dieta del puma ha sido estudiada en detalle en varias regiones de Norte América, al menos en una región de América Central y en al menos cinco países en Sud América (ver revisión en Iriarte et al. 1990). Más recientemente se han descrito sus hábitos alimenticios en los Andes del Perú (Romo 1995), el Chaco paraguayo (Taber et al. 1997), Patagonia y La Pampa en Argentina (Branch et al. 1996, Novaro et al. 2000, Pessino et al. 2001), Andes y ambientes costeros de Chile (Rau y Jiménez 2002). A la fecha no se han publicado trabajos sobre la ecología del puma en Bolivia.

En general, la dieta del puma es tan variada como su distribución geográfica, pero

fuertemente dependiente de los mamíferos. En las zonas templadas de Norte América las presas principales son los grandes ungulados, especialmente venados. En Centro América el puma utiliza con mayor frecuencia especies medianas y pequeñas; mientras que en Sud América las presas tienden a ser de tamaño mediano: capibaras (*Hydrochaeris*) y agutíes (*Dasyprocta* y *Agouti*) en Perú y Brasil, venados (*Mazama*), armadillos (*Dasyopus*) y pecaríes (*Tayassu* y *Pecari*) en el Chaco y pudúes (*Pudu puda*) en Chile, aunque las presas de gran tamaño como el guanaco no son raras en algunas regiones del sur de Chile (Emmons 1987, Iriarte et al. 1990, Taber et al. 1997, Rau & Jiménez 2002). Las presas pequeñas (liebres europeas y otros roedores pequeños) son comunes en varias regiones, pero no siempre constituyen gran porcentaje en biomasa. Al parecer, el puma tiende a concentrar su dieta en unas pocas especies en cada región, las cuales conformarían la mayor parte del aporte en biomasa, a la vez que aprovechan presas de cualquier tamaño en algunas regiones, lo cual podría estar correlacionado con la abundancia de las presas.

En el PNS existen >44.000 cabezas de llama, >30.000 de alpaca y >9.500 de ovejas (Espinoza-Terán 2001). La gran abundancia de ganado camélido en relación a la oferta de potenciales presas silvestres en este parque (i.e. sólo 3.005 vicuñas fueron contabilizadas en 2001, Espinoza Terán 2001), junto con las constantes quejas de los pobladores sobre ataques a su ganado, dan pie a la hipótesis de trabajo que, el mayor aporte en biomasa a la dieta del puma provendría de llamas y alpacas. Debemos tener presente que el ganado camélido se cría de manera extensiva, lo cual implica que los hatos suelen estar desprotegidos (sin atención de su dueño y lejos de las viviendas) por prolongados períodos, incrementando la posibilidad que el puma perciba a estos animales como otra especie silvestre.

Sitio de Estudio

El Parque Nacional Sajama (PNS) se encuentra en la provincia Sajama del departamento de Oruro y colinda con el Parque Nacional Lauca de Chile. Abarca una superficie de aproximadamente 1020 km² y presenta un rango de alturas de 4.200 a > 6.500 m snm. La estación de lluvias se extiende desde Noviembre a Marzo o Abril, con una precipitación de 400 mm anuales. El parque incluye la subregión biogeográfica de Puna y las ecoregiones Altoandina occidental y Puna seca. La vegetación consiste de gramíneas duras como *Festuca dolichophylla*, *Stipa ichu*, *Calamagrostis* spp. y plantas en roseta de los géneros *Hypochoeris*, *Lachemilla*, *Pycnophyllum*, *Aciachne* y *Azorella*. En los bofedales predominan *Distichia muscoides*, *Plantago tubulosa* y *Oxychloe andina*. Son característicos del área los bosquecillos de queñua (*Polylepis tarapacana*), que llegan hasta los 5.200 m snm (Ribera-Arismendi 1999).

La fauna silvestre potencialmente presa del puma incluye la vicuña (*Vicugna vicugna*), taruka (*Hippocamelus antisensis*), quirquincho (*Chaetophractus nationi*), titi (*Oreailurus jacobita* y *Lynchailurus pajeros*), zorro (*Pseudalopex culpaeus*), zorrino (*Conepatus chinga*), furuna (*Galictis cuja*), vizcacha (*Lagidium viscacia*), *Chinchillula sahamae*, *Microcavia niata*, *Galea musteloides* y otros roedores de menor tamaño (Yensen & Tarifa 1993), además de la liebre europea (*Lepus capensis*, LFP, obs. pers.). Entre las aves potencialmente presa destacan el suri (*Rhea pennata*), flamencos (Phoenicopteridae) y la huallata (*Chloephaga melanoptera*).

Métodos

Durante los meses de Octubre y Noviembre de 2001 se recolectaron 53 heces de puma, principalmente cerca a sitios de descanso (pequeñas cuevas) cubriendo una amplia porción del PNS. Las heces se distinguieron de

las de zorro y titi por su tamaño, forma y color, y la gran experiencia del personal que las recogió (guardaparques y gente local) hacen que la posibilidad de confusión de las heces de puma con las de zorro sea insignificante. Las heces se encontraron ya secas y se guardaron en bolsas de papel hasta ser procesadas. En laboratorio se realizó un primer análisis a nivel macroscópico, para lo cual las heces se remojaron en agua durante 24 hs y, con ayuda de pinzas y agujas histológicas, se separaron los pelos de restos de huesos y otros restos identificables. Los pelos se sometieron a un proceso de desqueratinización, para luego ser incluidos en bloques de parafina. De estos bloques se realizaron cortes histológicos y las placas resultantes se compararon morfológicamente con pelos de colecciones de referencia. El análisis enfatizó la distinción a nivel de especie de los pelos de camélidos domésticos y silvestres hallados en las heces. Los otros ítems fueron clasificados hasta el nivel que permitieron los restos encontrados y las colecciones de referencia. No se intentó separar los pequeños mamíferos más allá del nivel de orden.

El peso de los camélidos del PNS fue obtenido de Espinoza-Terán (2001). Dado que los pumas no seleccionan por edad o sexo sus presas camélicas (Cajal & Lopez 1987), aplicamos un factor de corrección de 0.70 al peso de adultos, para compensar por el consumo de crías. El peso de las otras especies fue obtenido de Redford & Eisenberg (1989) y para la clase de roedores medianos y pequeños, se asignó el peso promedio de todas las especies presentes en el PNS (según Yensen & Tarifa 1993) considerando un espécimen de cada especie para el cálculo. Este cálculo dio una biomasa individual de 190 g para este tipo de presas.

El análisis se detalla en función a la frecuencia de ocurrencia observada (F) de las especies en las heces (número de heces con cada ítem en relación al total analizado). Dado que la cantidad de heces generadas por un

depredador depende del tamaño de las presas recientemente ingeridas, se aplicó el factor de corrección "Y" sugerido por Ackerman (1984), que tiene en cuenta el peso de cada tipo de presa (P) según la ecuación siguiente:

$$Y = 1.98 + 0.035 P$$

Dividiendo el peso promedio de cada presa P por el factor Y se calculó el número de heces colectables por tipo de presa consumida ($=P/Y$), con el que se corrigió el total de presas en la muestra ($=F/[P/Y]$). En base a este total estimado de individuos consumidos y al peso de cada tipo de presa, se estimó la contribución porcentual de las distintas presas (en número de individuos y en biomasa) en la dieta del puma.

Finalmente, comparamos la frecuencia relativa de camélidos domésticos (74.000 cabezas) vs. vicuñas (3.005), con la frecuencia de esos dos grupos de presas observada en las heces, para evaluar si el puma estaría seleccionando alguno de los grupos con preferencia en función a su disponibilidad, siguiendo la sugerencia de Andrés Novaro (com. pers. 2003).

Resultados

El ítem más frecuente en las heces analizadas fueron los roedores medianos y pequeños (< 2 kg), que se presentaron en el 45% de las muestras (Tabla 1). Estos valores representan el aporte más importante a la dieta del puma, tanto en número (más del 98%) de las presas consumidas, como en biomasa (38.7%). El segundo ítem en importancia fue el de los camélidos, que se presentaron en 22 muestras (41.5%), con mayor frecuencia de aparición de vicuñas que cualquiera de las especies domésticas (Tabla 1). La vicuña representó casi la cuarta parte de la dieta del puma en biomasa, pero sólo del 0.4% en número de presas. Las alpacas y llamas representaron en conjunto sólo el 0.3% del número de presas, pero más del 28% del aporte en biomasa. Entre los restos de

Tabla 1: Dieta del puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Sajama, Bolivia.

| Presa | Frecuencia observada en las heces | kg/presa (P) ¹ | Factor de corrección (Y) ⁵ | N° de heces colectables/presa (P/Y) | N° de Presas corregido (F/P/Y) | N° de presas consumidas % corregido | kg biomasa consumida % corregido |
|---|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|
| Vicuña (<i>Vicugna vicugna</i>) | 11 | 28 ¹ | 2.96 | 9.46 | 1.2 | 0.4 | 24.9 |
| Alpaca (<i>Lama pacos</i>) | 6 | 33 ¹ | 3.13 | 10.54 | 0.6 | 0.2 | 14.7 |
| Llama (<i>Lama glama</i>) | 5 | 45 ¹ | 3.55 | 12.68 | 0.4 | 0.1 | 13.4 |
| Zorro (<i>Pseudalopex culpaeus</i>) | 4 | 7 ² | 2.22 | 3.15 | 1.3 | 0.5 | 6.8 |
| Zorrino (<i>Conepatus chinga</i>) | 1 | 2 ² | 2.05 | 0.97 | 1.0 | 0.4 | 1.5 |
| Roedores pequeños y medianos ³ | 26 | 0.19 ⁴ | 1.99 | 0.95 | 273.7 | 98.4 | 38.7 |

¹ Peso vivo de camélidos adultos (Espinoza-Terán 2001) corregido por de 0.7 para compensar por el consumo de crías, dado que el puma no presenta preferencia por edad o sexo (Cajal & Lopez 1987).

² Según Redford & Eisenberg (1989).

³ Incluye *Chichillula sahamae* (al menos un individuo identificado), varios roedores menores y un roedor mediano (posiblemente *Lagidium viscacia*).

⁴ Promedio de los pesos obtenidos por Redford & Eisenberg (1989) para la lista de los roedores del PNS, según Yensen & Tarifa (1993).

⁵ Según Ackerman (1984).

otros animales encontrados en las heces destaca el zorro (*Pseudalopex culpaeus*), que estuvo presente en el 7.5% de las muestras, representando el 0.5% de las presas y el 6.8% en biomasa (Tabla 1).

La abundancia relativa de camélidos domésticos a vicuña en el PN Sajama (24.6:1) es mucho mayor que la relación calculada por su frecuencia observada en la dieta del puma (1:1.2), corregida por la ecuación de Ackerman (1984). Esto muestra una alta selectividad del puma por la vicuña frente a los camélidos domésticos, en función a lo esperado por la disponibilidad de ambos grupos en el ambiente.

Discusión

Es notable que los roedores medianos y pequeños constituyen la mayoría de las presas del puma en el PNS en cuanto al número de individuos cazados. Sin embargo, son las presas de gran tamaño, en este caso los camélidos domésticos y silvestres, los que aportan la mayor proporción en biomasa (53%). Si bien no contamos con información sobre la biomasa existente de roedores en la zona, nuestros resultados permiten especular que la biomasa de roedores será menor que la de camélidos en el PN Sajama.

Si bien la vicuña es un animal cuya captura debe representar mayores dificultades que la de los camélidos domésticos, es el animal que representa el mayor aporte en biomasa a la dieta del puma y éste selecciona fuertemente a la vicuña sobre los camélidos domésticos. Probablemente el cuidado que da el ganadero a sus llamas y alpacas determine que el puma tienda a seleccionar presas silvestres. La ausencia de ovejas se debe probablemente a que éstas pastan mucho más cerca de las casas y casi siempre duermen en corrales. Por otro lado, el comportamiento manso y la lentitud de llamas y alpacas seguramente resultan en que los ataques a los camélidos domésticos terminen comúnmente con la muerte de varios animales. Esto ocasiona que el daño se vea magnificado y

conduzca a la rebelión del ganadero frente a la protección de que goza el puma.

Si bien no se encontraron restos de taruka en nuestras muestras, el puma debe ser depredador ocasional de esta especie, la cual está presente en el PNS en la región de los Géiseres, colindante con el PN Lauca en Chile. Su ausencia en nuestra muestra se debe seguramente a su extremadamente baja abundancia en el PNS (A. Nuñez y guardaparques, com. pers. 2003) y al bajo número de heces analizadas. Entonces, aunque la taruka sería una presa de gran aporte en biomasa, su encuentro sería muy ocasional.

Extrañó la ausencia de la liebre europea como presa del puma. Es probable que el mamífero mediano no identificado corresponda a esta especie, pero aún así, los resultados de otros trabajos (Yañez et al. 1986, Iriarte et al. 1991, Novaro et al. 2000, Rau & Jiménez 2002) sugerían que la liebre podría ser también una presa habitual del puma en nuestro sitio de estudio. Este lagomorfo fue introducido en América a principios del siglo pasado (Grigera & Rapoport 1983) y llegó al PNS aproximadamente en 1993. Sin embargo, al parecer es mucho más común en las regiones del altiplano donde existe agricultura (ausente en el PNS) y parece que prefiere las planicies, zonas donde el puma es raramente avistado en el PNS. Nuestras observaciones sugieren que el puma del PNS aún depende de las presas nativas, aunque estas incluyen el ganado doméstico.

De los trabajos disponibles se infiere que los carnívoros son presa ocasional, aunque no rara del puma. Se ha reportado que el puma depreda sobre felinos más pequeños, zorros, prociónidos, osos negros y hasta sobre otros pumas (Yañez et al. 1986, Maehr et al. 1990, Branch et al. 1996, Logan & Sweanor 2002). Sin embargo, nuestra muestra es la que reporta un mayor aporte de biomasa proveniente de un carnívoro, luego del trabajo de Yañez et al. (1986) en el Sur de Chile, donde los carnívoros representaron entre 4.9-16.6% de la dieta del

puma. Estos autores reportan un máximo de 7% de ocurrencia del zorro (considerando *Pseudalopex culpaeus* y *P. griseus*), lo cual coincide con lo encontrado por nosotros para *P. culpaeus*. El zorro es una especie considerada muy común por los pobladores del PNS y se ha estimado que por sus ataques sobre ganado ovino y juveniles de llamas y alpacas causa mayor daño económico que el puma (Ribera-Arismendi 1999). Sería muy interesante conocer el impacto de la depredación del puma sobre la población de zorros, para inferir su potencial como controlador limitante de la abundancia poblacional de zorros. Nuestra estimación de que el zorro representa casi el 7% de la biomasa consumida por el puma puede usarse como base para informar sobre su importancia en el control de ese depredador.

Es necesario enfatizar que nuestros datos sugieren que el segundo mayor aporte en biomasa a la dieta del puma son los camélidos domésticos. Si consideramos como aplicable a nuestro sitio de estudio la estimación de un requerimiento de biomasa anual de unos 1.080 kg provenientes de presas grandes (promedio del rango estimado por Hornoker [1970] para Idaho en los EE.UU.), y lo repartimos entre las presas de gran tamaño de nuestra área de estudio (vicuña, llama y alpaca) proporcionalmente a su porcentaje de aporte a la dieta, puede especularse que se requerirían 508 kg (equivalentes a 18 vicuñas), 299 kg de alpaca (unos nueve individuos) y 273 kg de llama (unos seis individuos) por puma. Si consideramos la densidad de pumas en el PNS como 1 ind / 100 km² (ver revisión de Nowell & Jackson 1996), esto significaría unas 180 vicuñas, 90 alpacas y 60 llamas por año. Estas cifras no están demasiado lejos de las 117 alpacas y 79 llamas reportadas como perdidas anualmente por depredación del puma entre 1995 y 1998 (Ribera-Arismendi 1999). Es posible que el aumento de la población de vicuñas en el PNS durante los últimos años (Espinoza-Terán 2001) haya ocasionado una presión menor sobre el ganado doméstico (suponiendo que la

abundancia de pumas se haya mantenido estable). Lamentablemente, los comunarios ya no reportan rutinariamente los ataques de puma al ganado a la administración del área protegida, aduciendo que es un trabajo más, sin retribución alguna.

Por la importancia del problema, es necesario apresurar un trabajo de mitigación de este conflicto, que incluya la compensación parcial de las pérdidas o la eliminación de individuos muy problemáticos. Esta última opción debe estudiarse con cuidado, en relación a la abundancia de pumas en la región.

Los reportes de puma en el altiplano boliviano fuera del PNS son extremadamente raros. Es posible que nuestra población de interés se restrinja al PNS y algunas áreas muy próximas. Tomando nuevamente como dato una densidad de un puma cada 100 km², puede estimarse que la población de pumas no debe sobrepasar los 40-50 individuos, contando la del PNS y la del colindante PN Lauca en Chile (de 3.000 km²). Este número es muy bajo en relación al tamaño mínimo estimado para una población viable (Shaffer 1987, Holsinger 2000, pero véase también Beier 1995). Creemos que deben llevarse a cabo estudios sobre el condicionamiento de la dieta del puma con relación a reducir sus ataques sobre el ganado (ver Cowan & Reynolds 2000 para una revisión sobre los condicionantes de aversión al sabor), mejorar las prácticas de cuidado del ganado y, como una alternativa menos deseable, pero no incompatible, iniciar programas de cosecha de otras especies como el zorro, cuyo estado de conservación no esté comprometido y cuyos beneficios se podrían utilizar para compensar por las pérdidas originadas por el puma. El zorro es mucho más abundante que el puma en toda la región del altiplano y la experiencia de su aprovechamiento en Argentina (Novaro 1995) podría usarse para diseñar un programa de cosechas y monitoreo poblacional. Todo esto sin olvidar la posibilidad que, la reducción de la población de zorros implica la disminución de una presa alternativa para el puma, lo cual

podría también resultar un mayor depredación de llamas y alpacas.

Nuestros resultados sugieren que el puma selecciona fuertemente a la vicuña frente al ganado doméstico y esto debe ser un argumento para trabajar con las comunidades. Al momento de analizar con la gente del PNS el rol del puma como depredador de ganado, es posible utilizar su potencial como controlador de la población de zorro, tal como sugieren nuestros datos. Si consideramos que los pumas de Sajama consumen unas 180 vicuñas al año (ver arriba) y que la relación de vicuña a zorro en la dieta se mantiene constante (1.25 zorros por cada vicuña, Tabla 1), el número de zorros depredados por pumas rondaría los 225 individuos por año.

Nuestra muestra es pequeña y posiblemente no representa más de 3-4 meses de la dieta del puma en el PN Sajama. Es necesario realizar una evaluación de la dieta de esta especie y el zorro durante al menos un año, para examinar diferencias estacionales, presas comunes y exclusivas, y completar una lista de presas de ambas especies.

Agradecimientos

El trabajo de campo y gabinete se realizó con el apoyo de la Wildlife Conservation Society. El manuscrito se escribió con el apoyo de la Fundación MacArthur al trabajo de LFP en la Estación Biológica Tunquini. Agustín Iriarte, Jaime Jiménez, Andrés Novaro, Damián Rumiz y un revisor anónimo contribuyeron a aclarar y mejorar el manuscrito.

Referencias

Ackerman, B.B., F.G. Lindzey & T.P. Hempker. 1984. Cougar food habits in southern Utah. *Journal of Wildlife management* 48:147-155.

Beier, P. 1993. Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation Biology* 7:94-108.

Cajal, J.L. & N.E. Lopez. 1987. El puma como depredador de camélidos silvestres en la Reserva San Guillermo, San Juan, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:87-91.

Cowan, D.P. & J.C. Reynolds. 2000. Reducing predation through conditioned taste aversion. Pp. 281-299. En: Morris Gosling, L. & W.J. Sutherland (eds.). *Behaviour and conservation. Conservation Biology Series 2.* Cambridge University Press, Cambridge.

Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:271-283.

Espinoza-Terán, C.W. 2001. Caracterización de los sistemas de producción del Parque Nacional Sajama y sus zonas de amortiguación. Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) y Manejo de Áreas Protegidas y Zonas de Influencia (MAPZA-GTZ), La Paz. 119p.

Grigera, D.E. & E.H. Rapoport. 1983. Status and distribution of the European hare in South America. *Journal of Mammalogy* 64:163-166.

Holsinger, K.E. 2000. Demography of extinction in small populations. Pp. 55-74. En: A.G. Young & G. M. Clarke (eds.). *Genetics, demography and viability of fragmented populations. Conservation Biology Series 4,* Cambridge University Press, Cambridge.

Hornocker, M.G. 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho primitive area. *Wildlife Monographs* 21:1-39.

Iriarte, J.A., W.L. Franklin, W.E. Johnson & K.H. Redford. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. *Oecologia* 85:185-190.

Iriarte, J.A., W.E. Johnson & W.L. Franklin. 1991. Feeding ecology of the Patagonian puma in southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:145-156.

- Johnson, W.E., E. Eizirik & G.M. Lento. 2001. The control, exploitation, and conservation of carnivores. Pp. 197-219. En: J.L. Gittleman, S.M. Funk, D. Macdonald & R.K. Wayne (eds.). Carnivore Conservation. Conservation Biology Series 5. Cambridge University Press, Cambridge.
- Logan, K.A. & L.L. Swenor. 2001. Desert puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore. Island Press, Washington.
- Maehr, D.S., R.C. Belden, E. D. Land & L. Wilkins. 1990. Food habits of panthers in southwest Florida. *Journal of Wildlife Management* 54:420-423.
- Mazzolli, M., M.E. Graipel & N. Dunstone. 2002. Mountain lion depredation in southern Brazil. *Biological Conservation* 105: 43-51.
- Novaro, A.J. 1995. Sustainability of harvest of culpeo foxes in Patagonia. *Oryx* 29:18-22.
- Novaro, A.J., M.C. Funes & R.S. Walker. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92:25-33.
- Nowell, K. & P. Jackson (eds.). 1996. Wild cats: Status and conservation action plan. The World Conservation Union, Species Survival Commission, Cat Specialist Group, Gland, Suiza.
- Pessino, M.E.M., J.H. Sarasola, . Wander & N. Besoky. 2001. Respuesta a largo plazo del puma (*Puma concolor*) a una declinación poblacional de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) en el desierto del monte, Argentina. *Ecología Austral* 11:61-67.
- Rau, J & J.E. Jiménez. 2002. Diet of puma (*Puma concolor*, Carnivora: Felidae) in coastal and Andean ranges of southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 201-205.
- Redford, K.H. & J.F. Eisenberg. 1992. Mammals of the Neotropics Vol.2. The Southern Cone. The University of Chicago Press, Chicago, 430 p.
- Ribera-Arismendi, M. 1999. Evaluación integral del impacto de depredación del puma (*Felis concolor*) y el zorro (*Pseudalopex culpaeus*), sobre el ganado camélido en el Parque Nacional Sajama. Informe no publicado. 121 p.
- Romo, M.C. 1995. Food habits of the Andean fox (*Pseudalopex culpaeus*) and notes on the mountain cat (*Felis colocolo*) and puma (*Felis concolor*) in the Río Biseo Nacional Park, Perú. *Mammalia* 59:335-343.
- Shaffer, M. 1987. Minimum viable populations coping with uncertainty. Pp. 69-86 en: M. E. Soulé (ed.). Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sunquist, M.E. & F.C. Sunquist. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. Pp. 283-301 en: J.L. Gittleman (ed.) Carnivore behavior, ecology, and evolution. Cornell University Press.
- Taber, A.B., A.J. Novaro, N. Neris & F.H. Colman. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29:204-213.
- Yañez, J.L., J.C. Cárdenas, P. Gezelle & F.M. Jaksic. 1986. Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America: natural versus livestocked ranges. *Journal of Mammalogy* 67:604-606.
- Yensen, E. & T. Tarifa. 1993. Reconocimiento de los mamíferos del Parque Nacional Sajama. *Ecología en Bolivia* 21: 45-66.

Artículo recibido en: Mayo de 2003.

Manejado por: Damián Rumiz

Aceptado en: Marzo de 2004.