

## Tesis Doctoral

# Los efectos de los cambios en las condiciones climáticas y ambientales sobre un ensamble de roedores sigmodontinos y la respuesta de sus principales depredadores en un área protegida de la ecorregión del Monte

Bisceglia, Silvina Beatriz Catalina

2014

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Bisceglia, Silvina Beatriz Catalina. (2014). Los efectos de los cambios en las condiciones climáticas y ambientales sobre un ensamble de roedores sigmodontinos y la respuesta de sus principales depredadores en un área protegida de la ecorregión del Monte. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Bisceglia, Silvina Beatriz Catalina. "Los efectos de los cambios en las condiciones climáticas y ambientales sobre un ensamble de roedores sigmodontinos y la respuesta de sus principales depredadores en un área protegida de la ecorregión del Monte". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**Los efectos de los cambios en las condiciones climáticas y  
ambientales sobre un ensamble de roedores sigmodontinos y la  
respuesta de sus principales depredadores en un área protegida de  
la ecorregión del Monte**

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR DE LA UNIVERSIDAD DE BUENOS  
AIRES EN EL ÁREA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

LIC. SILVINA BEATRIZ CATALINA BISCEGLIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARCELO JAVIER KITTLEIN

CONSEJERA DE ESTUDIOS: DRA. MARÍA BUSCH

Laboratorio de Ecología Regional - Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Universidad de Buenos Aires

BUENOS AIRES, 2014

*Ami hija*

## RESUMEN

Las interacciones inter-específicas y las condiciones ambientales (climáticas y de vegetación) son consideradas los principales factores que estructuran los ensambles de mamíferos del desierto. En esta tesis se evaluaron la abundancia y la estructura de los ensambles de micromamíferos de un área protegida en la ecorregión del Monte y su relación con los factores antes mencionados. El estudio se realizó en el Parque Nacional Lihué Calel (La Pampa, Argentina) durante cuatro años (2008-2011). Se describieron los principales parámetros climáticos y de vegetación. Se estimó la composición y la abundancia de las distintas especies que caracterizan el ensamble de micromamíferos presente y, en simultáneo, se estudiaron las composiciones dietarias del zorro gris pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) y del gato montés (*Leopardus geoffroyi*). Los resultados mostraron que la riqueza, abundancia y diversidad que caracterizan al ensamble de micromamíferos, presentaron variaciones abruptas debido a las variaciones contrastantes que se registraron en el régimen de precipitaciones ocurridas durante los primeros dos años del estudio (período relativamente más seco) con respecto a los dos últimos (período relativamente más húmedo). Se encontró que la variabilidad en la abundancia de los roedores cricétidos dependió, principalmente, de la continuidad de las precipitaciones y de la intensidad de la evapotranspiración. Sin embargo la relación entre dichas variables climáticas y la abundancia poblacional fue diferente para cada una de las especies estudiadas. La presencia de las distintas especies de roedores, en todos los tipos de ambientes estudiados (arbustales, pastizales y bosques), estuvo principalmente relacionada con el porcentaje de cobertura de las formas de vida que se encontraban en los estratos bajos y, por lo tanto, con el porcentaje de suelo desnudo. En cuanto a los depredadores, los zorros y los gatos respondieron diferencialmente ante los cambios en los niveles de abundancia de los roedores. El consumo por parte de los gatos aumentó mientras que el de los zorros se mantuvo constante ante el aumento de la abundancia. De esta manera, se pudo inferir que los gatos ejercen un mayor impacto sobre la estructura del ensamble de roedores al presentar una respuesta inmediata ante las variaciones de abundancia. Los resultados de esta tesis mostraron la respuesta de algunos de los componentes del ecosistema ante los cambios ambientales que ocurren en los ambientes del Monte y la interpretación de los mismos como una primera aproximación al grado de vulnerabilidad y resiliencia de estos ecosistemas áridos. Se considera que la información generada resulta de utilidad para implementar medidas de manejo tendientes a mantener la estabilidad ecológica en el área protegida mencionada.

Palabras clave: Desierto del Monte, variaciones ambientales, roedores sigmodontinos, depredadores, respuesta dietaria.

## **The effects of changes in climatic and environmental conditions on assembly sigmodontine rodents and the response of its main predators in an area protected from the Monte ecoregion**

The inter-specific interactions and environmental conditions (climate and vegetation) are considered the main factors in structuring the desert small mammal assemblages. In this work, the abundance and structure of small mammal assemblages of a protected area in the Monte ecoregion and its relationship with the cited factors were evaluated. The study was carried out in Lihue Calel National Park (La Pampa, Argentina) during four year (2008-2012). The main climate and vegetation parameters were described. The composition and abundance of the different species that characterize the small mammal assemblage were estimated and, simultaneously, the dietary compositions of the pampa gray fox (*Pseudalopex gymnocercus*) and the geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) were studied. The results showed that the richness, abundance and diversity that characterize the mammal assemblage showed abrupt changes due to contrasting variation of the registered precipitation patterns occurred during the first two years (relatively drier) in comparison with the latter two (relatively wet). It was found that the variability in the abundance of rodent cricetids depended mainly on the continuity of rainfall and on the evapotranspiration intensity. However, the relationship between these climatic variables and population abundance was different for each species studied. The presence of different species of rodents, in every type of environment studied (shrublands, grasslands and forests), was mainly related to the cover of life forms found in the lower strata and, therefore, to the percentage of bare soil. Regarding predators, foxes and cats had different responses to the changes in the rodent abundance levels. The consumption by cats increased while the consumption by foxes remained constant when the abundance increased. Thus, it could be inferred that cats have a greater impact on rodent assemblage structure by presenting an immediate response to abundance changes. The results of this thesis showed the response of some of the components of the ecosystem to environmental changes that take place on Monte regions and their interpretation as a proxy for the degree of vulnerability and resilience of arids ecosystems. It is considered that the generated data are useful for the implementation of environmental management measures tending to keep the ecological stability in the protected area.

Key words: Monte desert, environmental variability, sigmodontine rodents, predators, dietary response

## INDICE

### CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS.....	9
1. 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	9
1.1.1. <i>Los factores determinantes de la dinámica de las poblaciones de pequeños mamíferos y de sus depredadores</i> .....	9
1.1.2. <i>Breve descripción de los estudios sobre la problemática realizados en la Ecorregión del Monte en Argentina</i> .....	12
1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS .....	13
1.2.1. <i>Objetivo general y objetivos específicos</i> .....	13
1.2.2. <i>Hipótesis y predicciones</i> .....	15

### CAPÍTULO II

CARACTERIZACIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	17
2.1. EL MARCO GEOGRÁFICO .....	17
2.1.1. <i>La Ecorregión del Monte</i> .....	17
2.2. EL ÁREA DE ESTUDIO: EL PARQUE NACIONAL LIHUÉ CALEL .....	18
2.2.1. <i>Ubicación geográfica y clima</i> .....	18
2.2.3. <i>Los micromamíferos presentes en el PNLC</i> .....	24
2.2.4. <i>Las principales especies depredadoras presentes en el PNLC</i> .....	27

### CAPÍTULO III

DESCRIPCIÓN DE LAS CONDICIONES CLIMÁTICAS EN EL PNLC EN EL PERÍODO 2008-2012.....	30
3. 1. INTRODUCCION .....	30
3.2. METODOLOGÍA .....	31
3.3. RESULTADOS.....	32
3.3.1. <i>Climatogramas</i> .....	32
3.3.2. <i>Balances hídricos</i> .....	35
3.4. CONCLUSIONES .....	37

### CAPÍTULO IV

CARACTERIZACIÓN ESPACIO –TEMPORAL DEL HÁBITAT DE LOS ROEDORES SIGMODONTINOS Y SUS DEPREDAADORES EN EL PNLC.....	39
4.1. INTRODUCCIÓN .....	39
4.2. METODOLOGÍA .....	41
4.2.1. <i>Caracterización a nivel de Macrohábitat</i> .....	41
4.2.2. <i>Caracterización a nivel de Microhábitat</i> .....	41
4.3. RESULTADOS.....	42
4.3.1. <i>Caracterización a nivel de Macrohábitat</i> .....	42
4.3.2. <i>Caracterización a nivel de Microhábitat</i> .....	43
4.3.4. <i>Variaciones en las variables de microhábitat entre periodos dentro de un mismo tipo de ambiente</i> .....	50
4.4. CONCLUSIÓN .....	51

### CAPÍTULO V

CARACTERIZACIÓN DEL ENSAMBLE DE MICROMAMIFEROS Y ANALISIS COMPARATIVO DE LA VARIACIÓN EN LA ABUNDANCIA DE SUS ESPECIES .....	53
5.1. INTRODUCCION .....	53
5.2. METODOLOGÍA.....	55
5.3. RESULTADOS.....	57
5.3.1. <i>Caracterización del ensamble</i> .....	57
5.3.2. <i>Indices de diversidad estructural</i> .....	59
5.3.3. <i>Densidades</i> .....	61
5.3.4. <i>Variaciones en la abundancia</i> .....	62

5.4. DISCUSIÓN .....	63
<b>CAPÍTULO VI</b>	
<b>LA INFLUENCIA DE LA VARIABLES CLIMÁTICAS SOBRE LA ABUNDANCIA DE ROEDORES .....</b>	<b>67</b>
6.1. INTRODUCCIÓN .....	67
6.2. METODOLOGÍA .....	69
6.3. RESULTADOS .....	71
6.4. DISCUSIÓN .....	72
<b>CAPÍTULO VII</b>	
<b>LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT Y LA VARIACIÓN DE LA ABUNDANCIA DE MICROMAMÍFEROS A DOS ESCALAS ESPACIALES .....</b>	<b>75</b>
7.1. INTRODUCCION .....	75
7.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	77
7.2.1. Muestreo de micromamíferos .....	77
7.2.3. Análisis a escala de ambiente (macrohábitat) .....	77
7.2.4. Análisis a escala de parche (microhábitat) .....	77
7.3. RESULTADOS .....	78
7.3.1. A escala de ambiente .....	78
7.3.2. A escala de parche .....	79
7.4. DISCUSION .....	81
<b>CAPÍTULO VIII</b>	
<b>RESPUESTA DIETARIA DE LOS DEPREDAADORES EN FUNCION DE LA OFERTA DE MICROMAMIFEROS .....</b>	<b>84</b>
8.1. INTRODUCCIÓN .....	84
8.2. METODOLOGÍA .....	86
8.3. RESULTADOS .....	88
8.3.1. Composición dietaria descripta por las grandes categorías de presa .....	88
8.3.2. Consumo de cricétidos .....	91
8.3.3. Superposición dietaria .....	92
8.3.4. Respuesta a las variaciones numéricas de cricétidos .....	93
8.4. DISCUSIÓN .....	93
<b>CAPÍTULO IX</b>	
<b>DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES .....</b>	<b>99</b>
9.1. DISCUSIÓN GENERAL .....	99
9.2. CONCLUSIONES .....	105
<b>BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>107</b>
<b>APENDICE 1 .....</b>	<b>138</b>
<b>APENDICE 2 .....</b>	<b>140</b>
<b>APENDICE 3 .....</b>	<b>153</b>

## ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis está estructurada de la siguiente manera: en el **Capítulo 1**, se presenta una introducción general en la que se describen aspectos básicos de la ecología de los roedores de zonas áridas y la particular incidencia en la misma de las fluctuaciones ambientales que caracterizan a este tipo de ecosistemas y sus eventuales consecuencias sobre las poblaciones de sus depredadores naturales. Posteriormente, se hace una breve descripción de los estudios relacionados con la problemática realizados en la Ecorregión del Monte en Argentina. Por último, a partir de los antecedentes señalados se plantean los objetivos, las hipótesis y las predicciones. En el **Capítulo 2** se presenta el marco geográfico del área de estudio, describiendo, en términos generales, las principales características ambientales de la misma (básicamente climáticas y de vegetación) y, posteriormente, las principales características de las especies de roedores presentes (presas) y de sus principales depredadores, en función de la información generada en trabajos previos. El **Capítulo 3** describe, a partir de información propia, las principales características climáticas del área en función de sus parámetros descriptores más importantes (temperatura, precipitación y ETP) y compara las eventuales variaciones experimentadas en los años de trabajo con respecto a un “año tipo” a nivel estacional, entre los distintos años que duró la investigación y entre estaciones similares de años distintos. En el **Capítulo 4** se realiza una caracterización, a dos escalas espaciales, de los distintos tipos de ambientes presentes en función de las diferentes variables físicas y de vegetación que fueron estimadas para este trabajo. Los resultados obtenidos fueron comparados con lo señalado en la bibliografía y, nuevamente, se procedió a realizar las comparaciones correspondientes entre ellos y, fundamentalmente, dentro de un mismo tipo de ambiente (entre años y entre estaciones). Mediante la información obtenida en todos los capítulos precedentes se pretendió describir adecuadamente el contexto ambiental que será, eventualmente, el principal condicionante de los resultados a obtener en términos de las respuestas de las poblaciones de roedores y depredadores. En el **Capítulo 5**, se realiza una caracterización de la composición específica de las especies de roedores presentes. Por otra parte, se describen la diversidad estructural del ensamble característico y sus relaciones de dominancia-equidad. Por último, se describe la abundancia relativa y la densidad de las distintas especies de dichos micromamíferos. En todos los casos, se realiza una comparación entre los valores que toman dichos parámetros, en función de las estaciones de los distintos años y de los diferentes ambientes presentes. En el **Capítulo 6** se analiza cómo la temperatura, la precipitación o la combinación de estos u otros factores se relacionan con la abundancia



relativa de las especies de roedores más representativas y de qué forma (en función de los ambientes, años y estaciones). En el **Capítulo 7**, se determinan cuáles serían las principales variables de la vegetación que influyen sobre la presencia de las especies de roedores más representativas. Dicho análisis se realiza a dos escalas espaciales (a nivel de ambiente y a nivel de parche). En el **Capítulo 8**, se describe la dieta del zorro pampeano y el gato montés estimada a partir de datos propios. Se analiza la eventual superposición de nicho entre ambos depredadores y se relaciona el consumo de roedores sigmodontinos con la abundancia relativa de los mismos a fin de evaluar la respuesta de ambos depredadores frente a las variaciones en la abundancia de dichas presas. En el **Capítulo 9**, se plantea una discusión general incluyendo las posibles relaciones entre los principales resultados obtenidos y las diferencias- semejanzas con otros trabajos relacionados con la problemática planteada. Por último, se realizan algunas consideraciones finales para contribuir a la conservación de los ecosistemas de zonas áridas que caracterizan al PN Lihué Calel y de cada uno de sus componentes.

# CAPITULO I

## INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS

### 1. 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

#### **1.1.1. Los factores determinantes de la dinámica de las poblaciones de pequeños mamíferos y de sus depredadores**

El amplio espectro de las variaciones observadas en la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos ha intrigado a los ecólogos por mucho tiempo. En las últimas décadas, varios estudios, focalizados en la dinámica de poblaciones de distintas especies de roedores del Hemisferio Norte, han considerado a diferentes procesos endógenos (tales como competencia, depredación entre otras relaciones ecológicas) como los factores más importantes que condicionan sus oscilaciones numéricas (Ostfeld et al. 1993, Stenseth et al. 1996). Por otro lado, varios estudios de este tipo realizados en el Hemisferio Sur en las últimas décadas, han considerado además, a los factores exógenos (básicamente climáticos) como los principales responsables de las fluctuaciones observadas (Andreo et al. 2009, Previtali et al. 2009).

En años recientes, varios autores, han comenzado a investigar cómo los factores endógenos y exógenos interactúan y retroalimentan para modelar la dinámica de las poblaciones de los pequeños mamíferos (Leirs et al. 1997; Lima et al. 1999, 2001, 2002, 2006, Murúa et al. 2003). En los ambientes desérticos, donde las condiciones climáticas (como la temperatura y la precipitación) presentan una marcada estacionalidad, autores como Lima et al. (2001 y 2002) y Brown y Ernest (2002), señalan que las mismas determinan importantes variaciones en la abundancia, la proporción de sexos, el estado reproductivo y la condición física de los roedores sigmodontinos que los habitan. Por otro lado, la complejidad y heterogeneidad de los hábitat (i.e. la variación vertical y horizontal respectivamente) generan condiciones de microhábitat que pueden ser ocupados por una importante diversidad de especies de pequeños mamíferos con diferentes requerimientos (Rosenzweig 1973, Price 1978).

Debido a que las distintas especies tienen una capacidad de respuesta diferencial a los factores mencionados, la estructura y composición del ensamble se modifica de manera

constante. Por lo tanto, en los ambientes desérticos, las condiciones climáticas afectan significativamente la productividad primaria de la vegetación y la ocurrencia de otros recursos que permiten a estas especies cubrir sus requerimientos de alimento, refugio y reproducción (Jaksic 2001, Brown y Ernest 2002, Farias y Jaksic 2007 y 2009) determinando las variaciones anteriormente mencionadas. Estas últimas, a su vez, afectan las condiciones de la vegetación, permitiendo que el ecosistema del desierto mantenga cierto equilibrio dinámico que le permite perdurar en el tiempo.

Un mecanismo similar puede plantearse para la interacción entre los roedores sigmodontinos y sus depredadores naturales en los ambientes desérticos. En estos últimos, las variaciones poblacionales de los roedores sigmodontinos pueden condicionar sustancialmente la abundancia y otros parámetros poblacionales y de comportamiento. Fundamentalmente de aquellos considerados generalistas y oportunistas, tales como los zorros, los gatos y las lechuzas, los cuáles optan por variar en la explotación de los recursos según su disponibilidad (Anderson y Erlinge 1977, Poole 1994).

Los distintos “papeles” o roles que juegan las especies en un ecosistema, se encuentra positivamente ligada a su adecuada estructura y funcionamiento y conduce a su estabilidad, fundamentalmente, debido al grado de complementariedad existente entre las mismas (Tilman et al. 1997). En algunos casos, los “grupos funcionales” presentes (por ejemplo, el grupo de las “presas” y el grupo de los depredadores) pueden tener cierto grado de redundancia interna (cuando están consituído por más de una especie). Sin embargo, dicha redundancia también contribuye a la estabilidad del sistema al proveerle varias alternativas para el cumplimiento de una función clave dentro de la estructura mínima necesaria para garantizar su adecuado funcionamiento y, por lo tanto, su continuidad en el tiempo (Jaksic et al. 1993).

En un ecosistema, el papel que juegan las presas y sus depredadores está asociado con la provisión de biomasa y nutrientes y su extracción, respectivamente. Por eso, en el caso de ambos, la diversidad funcional puede ser cuatificada a partir de las relaciones de nicho, dadas, por ejemplo, por la superposición dietaria y la tasa de consumo. La importancia relativa de la competencia sobre el oportunismo disminuye con la variabilidad ambiental, la cual tiende a mantener las poblaciones por debajo de la capacidad de carga del sistema (Wiens 1977). De esta manera, en ambientes muy variables tanto las especies que funcionan como

presa (como los roedores sigmodontinos) como sus depredadores, si son de hábitos generalistas y oportunistas, se concentrarán sobre el uso de los recursos más provechosos, cuando estos sean abundantes. Cuando la disponibilidad de dichos recursos disminuya, se segregarán sobre los que explotan con mayor eficiencia. Y, en épocas de escasez, se concentrarán sobre los pocos recursos remanentes (Jaksic 1981, Wiens 1977).

A su vez, y en el caso particular de la depredación, debe señalarse que en ambientes de desierto, la misma es considerada uno de los factores selectivos más importantes para entender el origen y la evolución de las estrategias anti-depredatorias de sus principales presas (Polis y Yamashita 1991, Taraborelli et al. 2003). Los niveles de depredación experimentados por los pequeños mamíferos dependen esencialmente de su vulnerabilidad y de cuán selectivos sean sus depredadores naturales (Dickman 1992, Jaksic et al. 1993). Por ende, su abundancia y sus hábitos (tales como el tamaño de su área de acción y el uso que hacen de su hábitat) van a estar condicionados, no sólo por la calidad y cantidad de recursos que necesitan para cubrir sus diferentes requerimientos de hábitat (alimento, refugio, reproducción, etc) sino también por la presión diferencial que ejerzan dichos depredadores sobre cada una de las especies que conforman la comunidad o ensamble (Connell 1975, Dickman 1992, Jaksic et al. 1993, Pereira et al. 2006, Farías y Jaksic 2007).

La mayoría de los estudios realizados sobre las interacciones biológicas depredador-presa fueron posibles a partir de alguna manipulación experimental, por ejemplo, mediante clausuras para depredadores (Meserve et al 2004) o cambios en el patrón de luminosidad (Kotler 1984) y, en todos los casos, los efectos de la depredación fueron discutidos sólo en función de las interpretaciones de los resultados obtenidos en dichos trabajos. Por ello, en este trabajo, los eventuales efectos de la depredación se discuten en forma combinada, no sólo porque en el medio natural, resulta difícil controlar o analizar el efecto y/o el peso individual de cada uno de los factores causales., sino porque el resultado final es, en definitiva, la expresión de factores múltiples. De ellos, en este trabajo se seleccionaron los que, *a priori*, son considerados los más importantes ya sea por su acción directa y/o por condicionar, a su vez, a otros factores que afectan los resultados de la mencionada interacción, tales como el clima y la vegetación.

### **1.1.2. Breve descripción de los estudios sobre la problemática realizados en la Ecorregión del Monte en Argentina**

El conocimiento de la biología y ecología de las especies presa y las de sus depredadores naturales, resulta fundamental para poder entender los efectos resultantes de la interacción anteriormente mencionada y de sus factores condicionantes. Al respecto, resulta necesario destacar que varios autores han estudiado algunos aspectos referidos a la historia natural de las especies de roedores que habitan el desierto de Monte en Argentina, tanto en áreas protegidas como en áreas perturbadas por la actividad humana (Ojeda 1989, Campos et al. 2001, Bonaventura et al. 1998, Taraborelli et al. 2003, Corbalán y Ojeda 2004, Tabeni y Ojeda 2005, Teta et al. 2009, Tabeni et al. 2011, entre otros).

Estudios previos en el desierto del Monte sobre pequeños mamíferos muestran que el grado de diferenciación de nichos se da tanto en el eje trófico como en el espacial (Campos et al. 2001, Corbalán 2006, Gonnet y Ojeda 1998, Tabeni y Ojeda 2005, Albanese et al. 2011). Como resultado de dicha diferenciación, en el desierto del Monte existen ambientes (por ejemplo pastizales, estepas arbustivas, dunas, bosques abiertos, etc.) o, incluso, parches de hábitat dentro de un mismo tipo de ambiente, con diferentes grados de cobertura vegetal donde es posible encontrar coexistiendo alrededor de cinco especies de pequeños mamíferos que difieren en morfología, tamaño corporal, dieta y preferencia de hábitat de refugio-reproducción (Ojeda 1989).

Este último autor, estudió la respuesta de los pequeños mamíferos ante las perturbaciones ocasionadas por el fuego en áreas de arbustales desérticos del Monte Central (Mendoza, Argentina). Mientras que, en años más recientes, otros autores generaron distinta información bioecológica sobre las especies constituyentes del ensamble de pequeños mamíferos característico de dicha ecorregión. Tal es el caso de Campos et al. (2001), quienes describieron el uso de los recursos tróficos; Taraborelli et al. (2003), que estudiaron sus características comportamentales de locomoción y escape; Corbalán y Ojeda (2004), que determinaron el tamaño de las áreas de acción en función del sexo, el tamaño corporal y la estación del año. Por otro lado, Albanese et al. (2011) estudiaron el uso diferencial del espacio vertical que hacen estos pequeños mamíferos mientras que Tabeni y Ojeda (2005) evaluaron su respuesta a los disturbios ocasionados por el pastoreo, comparando áreas protegidas con áreas perturbadas por actividades humanas con diferente complejidad.

En el caso particular del Parque Nacional Lihué Calel (PNLC), que constituye el área de estudio de este trabajo de tesis y que también se halla ubicado en la eco-región del Monte argentino en la Provincia de La Pampa (ver Capítulo 2), autores como Bonaventura et al. (1998) y Teta et al. (2009) también han realizado estudios sobre la autoecología y la historia natural de las especies de roedores que lo habitan. Bonaventura et al. (1998) estudiaron particularmente cuáles son los ambientes utilizados por las distintas especies de roedores sigmodontinos que componen el ensamble. Mientras que Teta et al. (2009) realizaron contribuciones al conocimiento de diferentes aspectos tales como hábitats utilizados, hábitos, estructura de la población y parámetros reproductivos a partir la información generada durante las capturas realizadas en el área entre los años 1993 y 2006.

Sin embargo, no existen trabajos previos, al menos en el PNLC, que hayan estudiado el efecto de los factores ambientales en la interacción entre este grupo de especies presa y sus depredadores y son relativamente pocos los trabajos que hacen hincapié en los efectos que éstos últimos ejercen sobre la estructura de la comunidad y la dinámica poblacional de las presas. Tal es el caso de Tabeni et al. (2011) quienes analizaron el grado de vulnerabilidad de los pequeños mamíferos estudiando la composición dietaria y la depredación selectiva de los pequeños felinos en la región central del desierto de Monte.

Por otro lado, y particularmente para el PNLC, existen algunas investigaciones realizadas sobre la ecología trófica de algunos depredadores que demuestran la importancia de los micromamíferos y particularmente de los roedores sigmodontinos como recurso alimentario para varias especies típicas del área. Tal es el caso de Fracassi et al. (2004), Nussbaum (2008) y Bisceglia et al. (2008) quienes estudiaron la dieta de las lechuzas, de los zorros y de los gatos monteses, respectivamente. Estos últimos trabajos, junto con el de Bonaventura et al. (1998) y el de Teta et al. (2009), han sido de suma utilidad para plantear las hipótesis y predicciones de esta tesis las que se detallan a continuación.

## **1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

### **1.2.1. Objetivo general y objetivos específicos**

Por todo lo expuesto, el objetivo general de esta tesis consiste en analizar y evaluar las relaciones entre las variaciones climáticas y de otros parámetros ambientales (como la vegetación) con algunas características poblacionales de las especies de roedores sigmodontinos y, en consecuencia, sobre la diversidad del ensamble que ellas constituyen y, entre éstas y sus depredadores, en el Parque Nacional Lihué Calel (PNLC), un área protegida ubicada en el sur de la ecorregión del Monte en Argentina. Su finalidad es que la información generada a través de la misma pueda contribuir a la elaboración y posterior implementación de acciones de manejo que contribuyan a la efectiva conservación de dicha área y de su biota más representativa.

Los objetivos específicos son:

- a) Caracterizar el régimen climático del área de estudio a través de sus principales descriptores (temperatura y precipitación).
- b) Caracterizar el hábitat de los roedores sigmodontinos presentes a nivel de macro y microhábitat (grandes tipos de ambientes presentes y principales componentes de los mismos, respectivamente) y de algunos de sus depredadores (fundamentalmente carnívoros medianos como zorros y gatos silvestres) a nivel de macrohábitat.
- c) Evaluar en forma estacional algunos de los principales parámetros poblacionales (abundancia, estado reproductivo, características morfométricas) de los roedores sigmodontinos del PNLC.
- d) Analizar y comparar los cambios ocurridos en las características poblacionales anteriormente mencionadas y del ensamble de roedores sigmodontinos en función de los cambios experimentados en las condiciones climáticas a lo largo de cuatro años (2008-2012).
- e) Estudiar los patrones estacionales de ocupación de hábitat por parte de los roedores sigmodontinos a distintas escalas (niveles de macro y microhábitat).
- g) Caracterizar cuali y cuantitativamente la composición dietaria del zorro gris pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) y del gato montés (*Leopardus geoffroyi*) de manera estacional.
- h) Estudiar la respuesta (tanto a nivel intra como interespecífico) que realizan ambos tipos de depredadores, evaluando la importancia relativa que presentan los roedores cricétidos como presa de estos carnívoros, las variaciones tanto intra como interanuales de sus composiciones dietarias y el eventual grado de solapamiento (o similitud) entre las mismas.
- i) Analizar y discutir los efectos conjuntos de las variaciones climáticas y la depredación sobre el ensamble de roedores sigmodontinos de manera tal de integrar la información

generada en los puntos anteriores con la finalidad de comprender no sólo la ecología trófica de las especies predatoras anteriormente mencionadas sino el funcionamiento del sistema ecológico en estudio a través de las interacciones entre las condiciones ambientales y las poblaciones de presas y depredadores.

### **1.2.2. Hipótesis y predicciones**

Teniendo en cuenta que los factores externos, tales como las condiciones climáticas (por ejemplo de temperatura y precipitación) y ambientales (por ejemplo cobertura vegetal, tipo de suelo), afectan tanto a la abundancia de cada una de las especies integrantes de un ensamble (Lima et al. 2001, Previtali et al. 2009) como a la estructura y composición del mismo (Valone y Brown 1996) y que, a su vez, estos últimos determinan, variaciones en el patrón de consumo por parte de sus depredadores debido a la disponibilidad diferencial de las mismas como presas, se plantean las siguientes hipótesis:

H1: La abundancia de los roedores sigmodontinos depende, aunque con cierto desfasaje temporal, de las condiciones climáticas del área, principalmente de aquellas que determinan la pérdida de agua por parte del sistema.

P1: Las abundancias de los roedores serán mayores cuando la ETP sea menor y/o presente mayor demora temporal

H2: La abundancia de las especies de roedores sigmodontinos del ensamble depende de la ocurrencia de episodios relativamente continuos de precipitación.

P2: Las abundancias de los roedores serán mayores con una menor variabilidad relativa de las precipitaciones promedio.

H3: La presencia de las especies de roedores sigmodontinos depende de las características microambientales, principalmente de aquellas que se modifiquen de manera constante a lo largo del tiempo.

P3: Las variables ambientales que caracterizan los estratos más bajos del microhábitat (en términos de vegetación y condiciones del sustrato) serán las más influyentes en la variación en la presencia de roedores sigmodontinos.

H4: La superposición dietaria entre los depredadores está asociada con las variaciones estacionales de las abundancias relativas de las especies de roedores sigmodontinos, las principales presas en cuanto a su valor energético.



P4: Los valores del índice de superposición dietaria serán mayores durante las épocas del año en que los recursos alimenticios sean escasos, particularmente en invierno y primavera.

H5: La respuesta dietaria de los depredadores considerados (caracterizados como generalistas oportunistas) está relacionada con la disponibilidad de roedores sigmodontinos en el ambiente.

P5: La frecuencia de roedores sigmodontinos en las heces se relacionará positivamente con la abundancia de roedores sigmodontinos disponibles en el ambiente.

## CAPÍTULO II

### CARACTERIZACIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO

#### 2.1. EL MARCO GEOGRÁFICO

##### 2.1.1. La Ecorregión del Monte

La región biogeográfica del Monte, endémica de Argentina, se extiende en sentido latitudinal y longitudinal desde la Cordillera de los Andes, en el oeste de la provincia de Salta hasta la costa del Océano Atlántico en el este de la provincia de Chubut. Dentro de esta gran extensión territorial se han descrito dos sub-regiones con características diferentes, particularmente desde el punto de vista geomorfológico. Estas son: el Monte de Sierras y Bolsones (MSB), que abarca desde el área salteña ya mencionada hasta el sur de la provincia de San Juan, y el Monte de Llanuras y Mesetas (MLM), que se extiende desde el sur de esta última provincia hasta la costa chubutense (Burkart et al. 1999).

El tipo de vegetación predominante es la estepa arbustiva alta, caracterizada por la comunidad del jarillar (*Larrea* spp.) con la presencia de distintas especies de cactáceas y bosques de algarrobos (*Prosopis* spp.) en algunas zonas. La cobertura herbácea es muy variable y depende fuertemente de las precipitaciones y del impacto de la ganadería. En el MSB, la fauna silvestre, posee algunas pocas especies en común con la Selva Paranaense, con el Chaco y con las Yungas, mientras que el MLM comparte varias especies con la Estepa Patagónica (Rundel et al., 2007).

Con respecto a su clima, la distribución de la temperatura media a lo largo del año está claramente influenciada por la marcada variación altitudinal en las inmediaciones de la Cordillera de los Andes y, en menor medida, por el amplio rango latitudinal de la región (que va de los 24°35'S a los 44°20'S). Las precipitaciones son escasas ya que los totales anuales varían entre los 100 y 350 mm en la mayoría de las áreas. Por otro lado, la relación entre precipitación y evapotranspiración potencial varía entre 0,05 y 0,5 reflejando un marcado balance negativo del agua en gran parte del área (Rundel et al. 2007).

Los disturbios que más afectan a esta ecorregión son el sobrepastoreo de ganado, seguido por los incendios (tanto de origen natural como antrópico) y la tala de árboles y arbustos. En el primer caso, la cobertura vegetal basal disminuye significativamente en aquellas zonas que poseen una mayor carga de ganado y sin rotación periódica. En este caso, algunas especies de pastos se ven más afectadas que otras, aspecto que depende, en parte, de las propias preferencias del ganado (Guevara et al. 1996). A su vez, estos y otros cambios producidos por dicha actividad sobre la vegetación natural influyen particularmente sobre la fauna autóctona. Así, por ejemplo, la disminución de la cobertura puede favorecer un incremento en la abundancia de algunas especies de roedores tales como *Eligmodontia typus* (Ojeda 1989).

Los incendios, también afectan significativamente a la vegetación, disminuyendo la cobertura tanto de hierbas como de especies leñosas. Resulta importante destacar que, entre 1993 y 2003 hubo más de mil eventos de incendio que afectaron cerca de 9.000.000 de ha del Monte argentino (Informe Geo-Argentina 2004). Por otro lado, la tala y la recolección de leñosas que viene realizándose en toda la región desde hace más de un siglo, ha afectado principalmente a los bosques de algarrobos característicos.

Pese a todo lo expuesto, el esfuerzo realizado para la preservación del Monte ha sido relativamente bajo en comparación con el realizado en otras ecorregiones. En este sentido, debe señalarse que solamente se hallan actualmente protegidos el 2% y el 9,7% de la superficie del Monte de Llanuras y Mesetas y del Monte de Sierras y Bolsones, respectivamente (Brown y Pacheco 2006).

## **2.2. EL ÁREA DE ESTUDIO: EL PARQUE NACIONAL LIHUÉ CALEL**

### **2.2.1. Ubicación geográfica y clima**

El Parque Nacional Lihué Calel (37°57'S, 65°33'O) fue creado en marzo de 1977. Se halla ubicado en el centro-sur de la provincia de La Pampa, Argentina y se encuentra incluido en la ecorregión del Monte de Llanuras y Mesetas – MLM - (*sensu* Burkart et al. 1999) relativamente cercano al límite SO de la Ecorregión del Espinal (Figura II.1). La

superficie de esta área protegida fue recientemente ampliada pasando de las 9.900 ha iniciales a 32.000 ha- Esto le permitió extenderse hacia el norte, abarcando varios campos ganaderos y el extenso salitral Levalle (Figura 2).

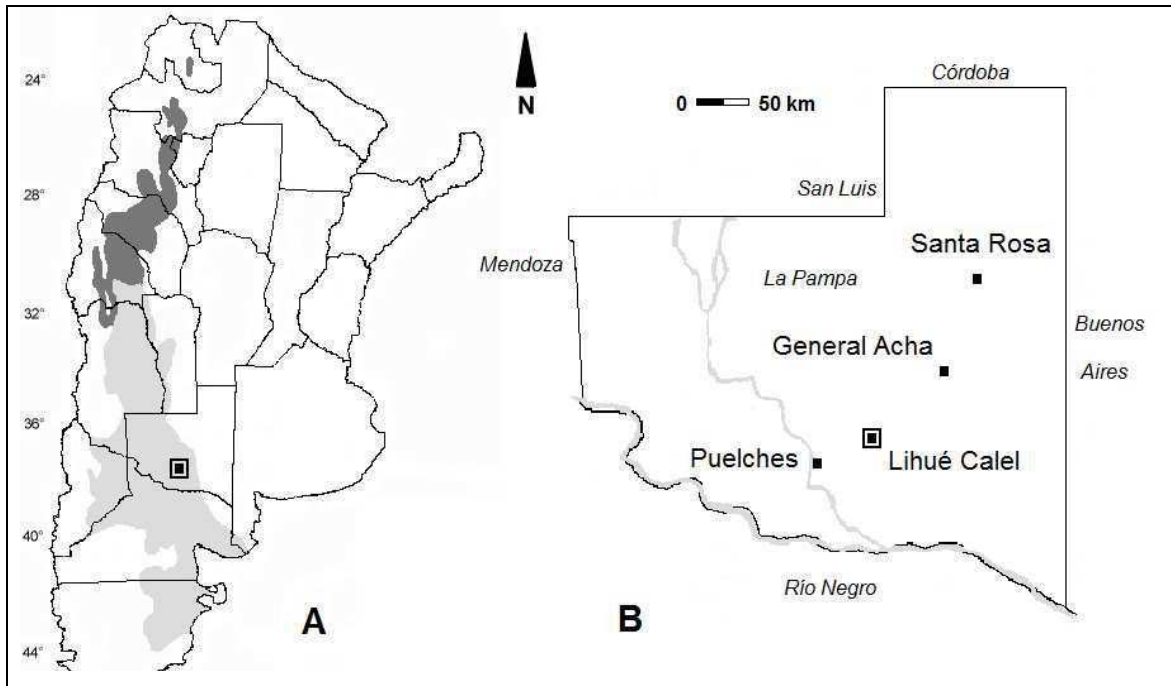


Figura II.1. (A) Ecorregión del Monte de Sierras y Bolsones (en gris oscuro, al Norte) y Ecorregión del Monte de Llanuras y Mesetas (en gris claro, al Sur). El cuadrado doble indica la ubicación del área de estudio (B) Ubicación relativa del área de estudio en la provincia de La Pampa. (Imagen proporcionada por Javier Pereira).

El PNLC ha sufrido numerosos incendios durante la última década, siendo el de mayor magnitud el ocurrido a fines del año 2003 que afectó casi el 80% de la superficie (alrededor de 8.000 ha, de las cuales unas 7.000 estaban incluidas dentro de los límites históricos del Parque Nacional). Afortunadamente, al año siguiente, abundantes precipitaciones (Figura II.4) dieron lugar a una rápida recuperación de la vegetación (Gpque. M. A Romero, com. pers.).

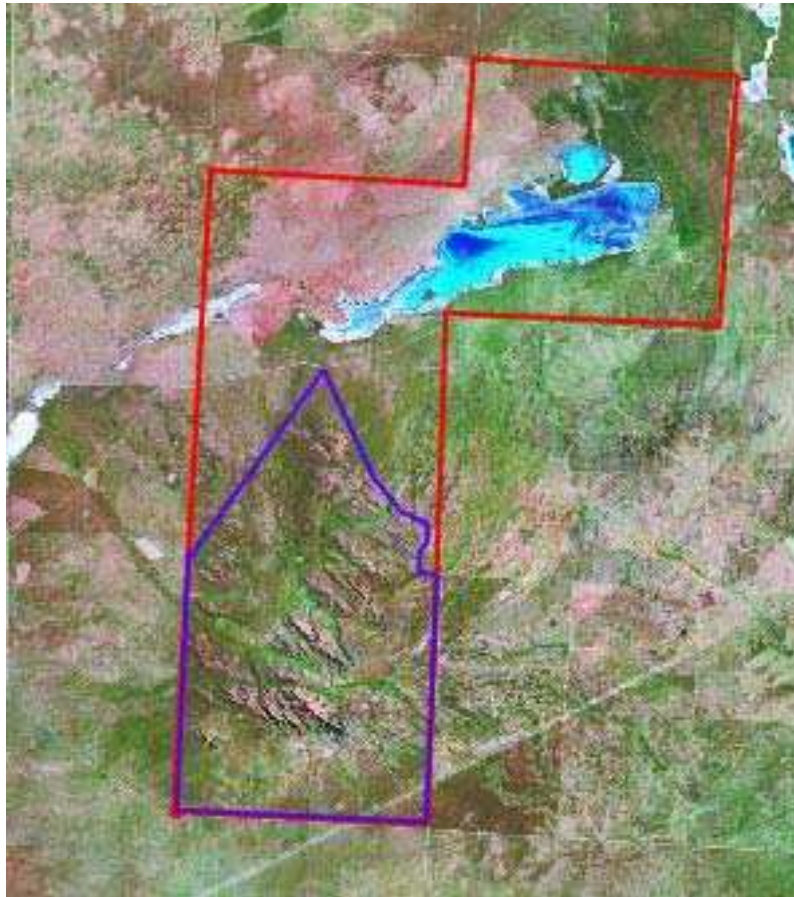


Figura II.2: Imagen satelital del Parque Nacional Lihué Calel. En azul: límite original (9.900 ha.). En rojo, superficie actual luego de su ampliación (32.000 ha.). (Imagen proporcionada por el Proyecto “Gatos de Monte” – ACEN).

El clima es marcadamente estacional, con veranos húmedos y cálidos e inviernos fríos y secos. De acuerdo a los registros climatológicos del período julio de 1994 – junio de 2012 (obtenidos de la estación meteorológica del propio PNLC), la temperatura media es de 25,7 °C en enero y de 8,8 °C en julio (Figura II.3). Las precipitaciones se concentran mayormente entre la primavera y el otoño, con una media de 416,7 mm anuales

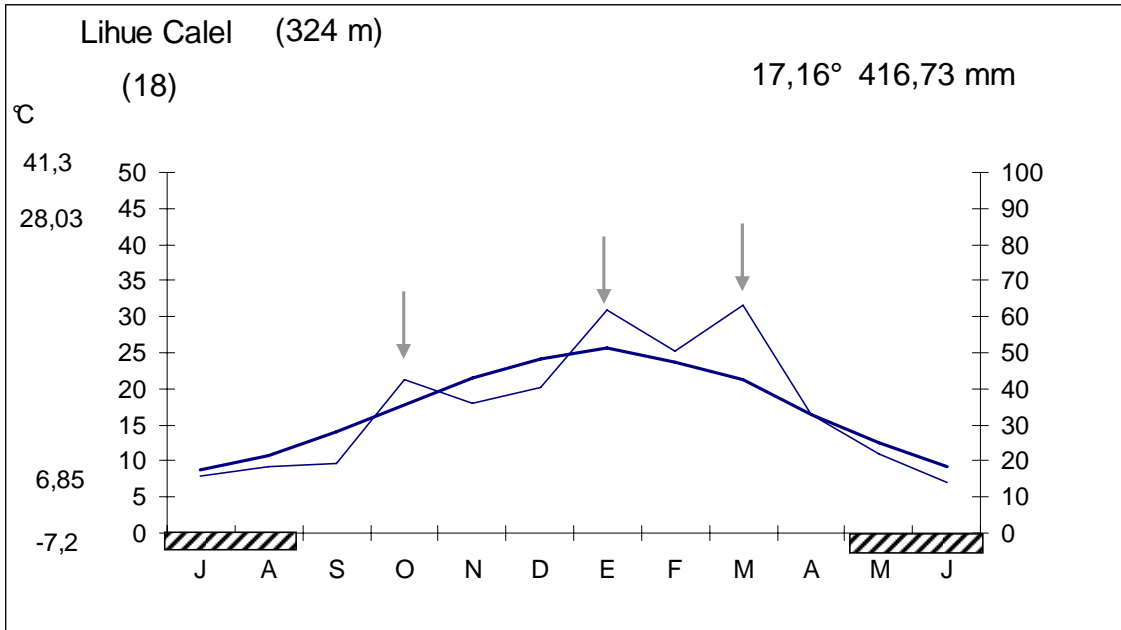


Figura II.3: Climatograma del Parque Nacional Lihue Calel (La Pampa) confeccionado con datos mensuales promedio del período julio de 1994 – junio de 2012. La línea gruesa corresponde a la curva de temperatura media mensual y la línea fina corresponde a la curva de precipitación mensual. Las flechas grises indican los períodos húmedos. Elaborado a partir de datos obtenidos de la estación meteorológica del propio PNLC

De acuerdo al “climatograma tipo” obtenido (Figura II.3) y de acuerdo a la ocurrencia de precipitaciones, a lo largo del año existen tres períodos relativamente húmedos (donde la curva de precipitación se encuentra por encima de la de temperatura):

- en plena primavera, con una duración aproximada de dos meses (octubre y noviembre),
- en pleno verano, con una duración de un mes (enero) y
- en un lapso que abarca desde fines de verano hasta pleno otoño (marzo y abril), donde normalmente tienen lugar los valores máximos.

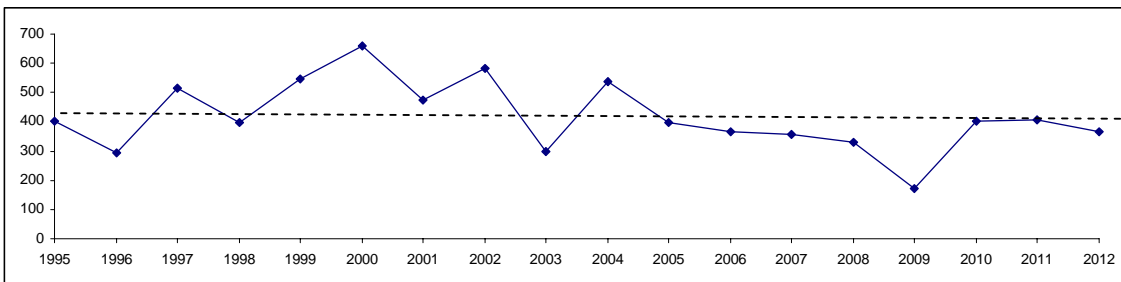


Figura II.4: Precipitaciones totales o acumuladas anuales (en mm) durante el período julio de 1994 – junio de 2012 en el Parque Nacional Lihue Calel, La Pampa. La línea punteada indica el valor promedio de dicho período (416,7 mm). (Elaborado a partir de datos obtenidos de la estación meteorológica del PN Lihue Calel)

Por otro lado, haciendo un seguimiento del comportamiento de la precipitación a lo largo del período estudiado (Figura II:4), en la primera parte de la serie de los años considerados (desde 1995 hasta 2002), se observa que se produjeron alternancias de períodos húmedos y secos (por arriba y por debajo del valor medio, respectivamente) de aproximadamente cuatro años de duración. La segunda parte de la serie, en cambio, mostró un período claramente seco (2003 – hasta el presente) donde tuvieron lugar, además, los valores inferiores extremos de la serie histórica (en cuanto a sus valores medios - inferiores a 400 mm - y a su duración). La excepción la constituyó el año 2004 que resultó ser particularmente húmedo (aunque con valores inferiores a lo ocurrido previamente en los años 2000 y 2002) (Figura II.4).

Por otra parte, de acuerdo al balance hídrico “tipo” (también calculado a partir de la serie de datos 1994-2012), prácticamente durante todo el año, el área normalmente se encuentra permanentemente en déficit hídrico (es decir donde la curva de Evapotranspiración potencial (ETP) se encuentra por encima de la de precipitación durante todo el período prácticamente sin existir agua almacenada en el suelo) y los máximos valores de ETP se producen durante el verano, época en la cual las temperaturas son máximas (Figura II.5).

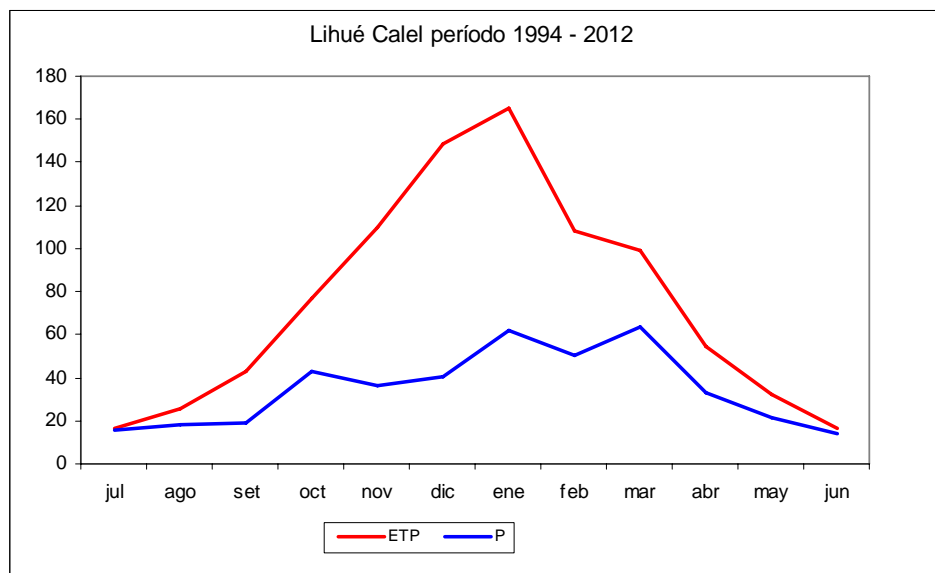


Figura II.5: Representación gráfica del balance hídrico de Lihú Calel (La Pampa) para el período julio de 1994 – junio de 2012. Los valores de la ordenada están expresados en mm. (Elaborado a partir de datos obtenidos de la Estación Meteorológica del PN Lihú Calel). ETP: Evapotranspiración Potencial, P: Precipitación.

Por todo lo expuesto, y teniendo en cuenta que el presente estudio se realizó a lo largo del período comprendido entre julio de 2008 y junio de 2012, resulta importante destacar que los valores de las precipitaciones estuvieron por debajo del promedio histórico (aunque no fueron muy diferentes a los descriptos para el año “tipo”). La excepción a esto último la constituyó el primer año de muestreo (julio de 2008- junio de 2009) que presentó valores de precipitaciones significativamente menores con respecto al mencionado año “tipo”. Por otro lado, el tercer año de trabajo (julio de 2010 - junio de 2011) fue el relativamente más húmedo de todos.

En resumen, durante el primer y tercer año del estudio los valores estimados de precipitaciones y de ETP fueron significativamente diferentes entre sí ( $p < 0.05$  y posteriores contrastes múltiples significativos), dando lugar a dos situaciones (año “relativamente seco” y año “relativamente húmedo” respectivamente). Por otro lado, tanto el segundo (julio de 2009 - junio de 2010) como el cuarto año de este estudio (julio de 2011 - junio de 2012) correspondieron a situaciones intermedias en cuanto a los dos parámetros climáticos anteriormente considerados (para más detalle ver Capítulo 3).

### 2.2.2. Tipos de ambientes presentes en el PNLC

En el PNLC se destacan las sierras de Lihué Calel que están constituidas, predominantemente, por rocas volcánicas. Las partes más altas se encuentran prácticamente sin vegetación (“roquedal”). El cerro más alto, denominado “Sociedad científica”, alcanza los 589 m.s.n.m. de altura con pendientes suaves y laderas orientadas al norte, mientras que las opuestas caen abruptamente. En las partes bajas de las laderas serranas predominan las comunidades de olivillo (*Hyalis* sp.) (Cano et al. 1980). Las zonas de los valles interserranos están dominadas por arbustales y pastizales, siendo los ambientes más predominantes del área. Algunos sectores topográficamente más bajos, predominan los ambientes de bosque ralo, que constituyen una porción marginal de la Ecorregión del Espinal. Están dominados por árboles de caldén (*Prosopis caldenia*) que se presentan como ejemplares aislados o agrupándose en manchones relativamente pequeños. Los ambientes de arbustal más representativos del área, están constituidos por especies del género *Larrea* - jarilla hembra (*L. divaricata*), jarilla macho (*L. cuneifolia*) y jarilla crespá (*L. nítida*). De estos, los más complejos y densos (que denominamos “arbustales cerrados”) incluyen, además, otras especies como el chañar



(*Geoffroea decorticans*) y el piquillín (*Condalia microphylla*). En los pastizales las especies más importantes son de los géneros *Stipa* spp. y *Poa* sp., entre otras (Cano et al. 1980). Hacia el norte, y fuera del área del presente estudio se extienden amplios sectores de médanos y sistemas de lagunas y salitrales, que poseen marcadas diferencias florísticas (incluyendo la ausencia total de vegetación) de acuerdo a la concentración de sales en el suelo.

Las sierras anteriormente mencionadas permiten la acumulación de agua, convirtiéndola en un oasis para el establecimiento de muchos animales. En el área se encuentran presentes 150 especies de aves y se han registrado 26 especies de mamíferos autóctonos y 2 exóticos (Heinonen Fortabat y Chébez 1997).

### **2.2.3. Los micromamíferos presentes en el PNLC**

Desde la década del ochenta, distintos autores han trabajado en el registro de las especies de micromamíferos presentes en el PNLC. A partir del estudio de egagrópilas de la lechuza *Tyto alba*, Massoia (1988) y De Santis et al. (1988) identificaron ocho especies de pequeños mamíferos. Estos fueron: *Akodon azarae*, *Akodon dolores*, *Graomys griseoflavus*, *Calomys musculus*, *Eligmodontia typus*, *Oligoryzomys longicaudatus*, *Reithrodon auritus* y el marsupial *Thylamys pallidior*. Posteriormente, los estudios de campo realizados durante la última década, mostraron que *A. azarae*, *A. dolores*, *G. griseoflavus*, *C. musculus* y *E. typus* son los más frecuentes, mientras que *O. longicaudatus*, *R. auritus* y el marsupial *T.pallidior* son menos frecuentes (Bisceglia et al. 2011, Nussbaum 2008, Pereira 2009, Teta et al. 2009). *Microcavia australis*, *Galea musteloides* y *Ctenomys* cf. *C. azarae* son otros de los micromamíferos, en este caso de mayor tamaño (>100g), que habitan el área. Otras referencias para el PNLC incluyen el registro de especies raras para la provincia de La Pampa, como *Lestodelphys halli* (Birney et al. 1996) y *Tympanoctomys barrerae* (Justo et al. 1985). Por otro lado, resulta importante destacar que Bonaventura et al. (1998), realizaron un estudio a nivel de comunidad de roedores que incluyó a las cinco especies de cricétidos antes mencionadas en las distintas unidades de vegetación que identificó dentro del PNLC. En dicho estudio, la diversidad, riqueza, equitatividad y biomasa estuvo correlacionada positivamente con la complejidad de la vegetación y dicho incremento fue asociado a una mayor disponibilidad de alimento y protección contra la depredación.

Según sus preferencias alimentarias y de sustrato, los micromamíferos del PNLC se pueden clasificar de la siguiente forma: cursoriales-carnívoros: *L. halli*; cursoriales-herbívoros: *G. musteloides*, *M. Australis* y *R. auritus*; cursoriales-granívoro/omnívoros: *C. musculus* y *O. longicaudatus*; cursoriales-insectívoro/omnívoros: *A. azarae*, *A. dolores* y *E. typus*; escansoriales-folívoro/omnívoros: *G. griseoflavus*; escansoriales-insectívoros/omnívoros: *Thylamys pallidior*; fosoriales-herbívoros: *Ctenomys* cf. *C. azarae*; semifosoriales-herbívoros: *T. barrerae* (Teta et al. 2009). En cuanto a los horarios de actividad, con excepción de *G. musteloides* y *M. australis*, que desarrollan sus actividades durante el día, los pequeños mamíferos del PNLC son mayormente de hábitos nocturnos.

Los datos obtenidos de las capturas realizadas en muestreos previos a esta tesis (Bisceglia et al 2011, Nussbaum 2008, Pereira 2009, Teta et. al 2009), mostraron que los micromamíferos del PNLC se reproducen estacionalmente y, en mayor medida, durante la primavera y el verano. Esta situación se vió reflejada en la estructura de las poblaciones, con reclutamientos de ejemplares juveniles desde la primavera hasta principios del otoño. En otros casos (e.g., *A. azarae*, *G. griseoflavus*), la estación reproductiva pareció prolongarse hasta finales del otoño y/o comienzos del invierno.

A continuación se mencionan las especies de roedores más frecuentes y los ambientes donde fueron encontrados, tanto en el área de estudio como en otras áreas de la Ecorregión del Monte:

- *Akodon azarae*: generalmente, se lo encuentra en pastizales y pajonales (Crespo 1966; Mills et al. 1991). En el PNLC ha sido registrado en ambientes de herbazal-pastizal, arbustal mixto y pastizales densos de *Stipa* sp., en jarillales densos y en roquedales (Teta et al. 2009, Bisceglia et al. 2011). En los muestreos realizados por Bonaventura et al. (1998), esta especie fue abundante en pajonales altos de *Cortaderia selloana*, aunque también fue registrada en pastizales ralos de *Stipa* sp., comunidades serranas de *Hyalis* sp., bosques densos y ralos de *Prosopis caldenia* (caldén) y en ambientes arbustivos dominados por *Larrea divaricata*.
- *Akodon dolores*: ocupa principalmente ambientes arbustivos y forestados con elevada cobertura de mantillo (Tabeni y Ojeda, 2003); en el PN ha sido capturado en ambientes de arbustal mixto y de herbazal-pastizal y en comunidades arbustivas de *Larrea divaricata* (Teta et al. 2009, Bisceglia et al. 2011). También ha sido registrado,

aunque en menor medida, en las laderas rocosas serranas. Bonaventura et al. (1998) la ubican, principalmente, en bosques densos y ralos de caldén, arbustales de jarillas y, en menor medida, en comunidades serranas de *Hyalis* sp. y pajonales de cortadera.

- *Calomys musculus*: es muy abundante en pasturas y agroecosistemas (Tiranti, 1994), pero se la encuentra también en roquedales, pastizales densos y ambientes arbustivos con elevada cobertura (Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán, 2004, 2006). En el PNLC fue capturado en todos los ambientes muestreados con excepción del jarillal quemado (Teta et al. 2009). Bonaventura et al. (1998) la registraron principalmente en roquedales, pero también documentaron capturas en comunidades serranas de *Hyalis* sp., pajonales de cortadera, bosques densos y ralos de caldén, jarillales abiertos y pastizales ralos.
- *Eligmodontia typus*: se la encuentra, principalmente, en áreas abiertas, con suelo desnudo y arbustos dispersos (Ojeda, 1989; Corbalán y Debandi, 2006). Es una especie oportunista, que puede ser muy abundante en sectores sometidos a algún tipo de impacto antrópico (e.g., sobrepastoreo; Tiranti, 1994). En el PNLC, Teta et al. (2009) capturaron algunos ejemplares en pastizales densos de *Stipa* sp. y en roquedales serranos. Bonaventura et al. (1998) también la ubican principalmente en pastizales densos y ralos de *Stipa* sp. y, en menor medida, en comunidades serranas de *Hyalis* sp. y pajonales de *Cortaderia selloana*.
- *Graomys griseoflavus*: ocupa diferentes tipos de ambientes, pero su abundancia sería mayor en los arbustivos y forestados (Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán, 2004, 2006). En el PNLC es una especie frecuente en ambientes de arbustal mixto, herbazal-pastizal y roquedales, especialmente en las porciones bajas y medias de las laderas serranas. (Teta et al. 2009). Bonaventura et al. (1998) la registran principalmente en bosques densos de caldén, arbustales densos y ralos de jarilla y en comunidades serranas de *Hyalis* sp. Según estos últimos autores, también, se encuentra presente, pero en menor medida, en bosques ralos de caldén y en pajonales de cortadera.

En esta tesis los estudios están focalizados sobre las especies de roedores *A. azarae*, *A. dolores*, *G. griseoflavus*, *C. musculus* y *E. typus* por ser las más comunes y abundantes del área.

#### 2.2.4. Las principales especies depredadoras presentes en el PNLC

El PNLC alberga varias especies de carnívoros y aves rapaces que constituyen los principales depredadores potenciales de los micromamíferos antes mencionados. El zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*), el gato montés (*Leopardus geoffroyi*), el hurón común (*Galictis cuja*) y el zorrino común (*Conepatus chinga*), son algunos de los más fáciles de encontrar (Heinonen Fortabat y Chébez, 1997). El puma (*Puma concolor*), el gato de pajonal (*Lynchailurus pajeros*) y el yaguarundí (*Puma yaguaroundi*), si bien también se encuentran presentes, son más difíciles de ver debido al bajo número de ejemplares (Pereira 2009) y a sus hábitos evasivos. Por otro lado, el lechuzón de campo (*Asio flammeus*), la lechuza de campanario (*Tyto alba*), la lechucita de las vizcacheras (*Athene cunicularia*), el águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) y otras aves rapaces, también habitan la zona siendo potenciales competidores de los mamíferos carnívoros antes mencionados (Jaksic et al.1993). Sin embargo, estos últimos, al estar más especializados en el consumo de micromamíferos, son más sensibles a los cambios de abundancia de sus presas y, en consecuencia, pueden disminuir abruptamente su tamaño poblacional, dispersándose hacia otras áreas (Jaksic et al.1993, Lima et al. 2002).

El gato montés (*Leopardus geoffroyi*), es el más común y ampliamente distribuido de los pequeños gatos silvestres del Cono Sur de Sudamérica. Este félido se encuentra presente en una gran variedad de ambientes, desde las selvas montanas hasta los desiertos fríos del sur de la Patagonia, ocupando todo tipo de situaciones intermedias, incluyendo ecosistemas antropizados (Nowell y Jackson 1996). Evita las zonas abiertas, prefiriendo la vegetación densa y los matorrales, siendo especialmente frecuente en las zonas de sabanas y montes xerófilos chaqueños y de la ecorregión del Monte. No se encuentra presente en la Selva Paranaense de Misiones, pero sí en las selvas en galería del litoral (Ximenez 1975, Nowell y Jackson 1996). Es principalmente nocturno y crepuscular siendo poco activo y permaneciendo oculto durante el día. Sin embargo, Pereira (2010) encontró que, durante un período de escasez de alimento en el PNLC, fue significativamente más activo durante el día (el pico de actividad fue registrado entre las 12 y las 17 horas). Este patrón fue opuesto al observado en otras áreas e, incluso, al observado en el PNLC durante períodos de alta disponibilidad de presas. Según este autor, dicho cambio de hábitos pudo ser la respuesta a una combinación de factores tanto ecológicos como fisiológicos (Pereira 2010).

La mayoría de los estudios realizados con esta especie en el PNLC abordaron aspectos tróficos, espaciales y demográficos (en este caso, en el marco de las tesis de grado y de posgrado de Bisceglia 2006 y de Pereira 2009, respectivamente). En cuanto a la ecología trófica, los resultados obtenidos por dichos autores muestran que este felino se alimenta principalmente de pequeños roedores consumiendo el resto de las presas (aves, reptiles e insectos) en función de su disponibilidad estacional y la de sus presas principales (roedores). Por estas razones es considerado un depredador generalista y oportunista con cierta especialización en roedores. La abundancia de las presas y la disponibilidad de sitios de cría y de refugios poseerían una fuerte influencia en su ecología espacial (Pereira 2009). Este último autor demostró que el área protegida alberga una subpoblación demográficamente “madura”, es decir con individuos residentes y con tasas de supervivencia superiores a las encontradas en campos ganaderos aledaños.

El zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) es una especie típica de montes abiertos, praderas y pastizales. Se distribuye desde el este de Bolivia, oeste de Paraguay, sudeste de Brasil y noreste de Argentina hasta el norte de la provincia de Río Negro (Redford y Eisenberg 1992). Es un carnívoro adaptable a condiciones cambiantes y generalista (Farías 2000; Vuillermoz 2001; Nuñez y Bozzolo 2006) que parece tolerar el disturbio antrópico, siendo común en zonas rurales donde se vería beneficiado por la introducción de especies exóticas de las cuales también se alimenta (Crespo 1971). Su dieta varía tanto de acuerdo a la geografía típica de la zona como con la disponibilidad de alimento. En general, consume vertebrados silvestres (como lagomorfos, roedores, reptiles y aves), frutos, insectos y carroña (Farias 2000; Farias y Kittlein 2008; García y Kittlein 2005; González del Solar et al. 1997; Lucherini et al. 2004; Redford y Eisenberg 1992; Vieira y Port 2007).

Nussbaum (2008), realizó un estudio comparativo de la dieta del zorro gris pampeano comparando eventuales variaciones entre el PNLC y los campos ganaderos lindantes al área protegida. De los resultados obtenidos concluyó que este cánido es un depredador generalista, mostrando, además, un comportamiento oportunista en cuanto a la utilización de los distintos ítems alimenticios, ya sea por fluctuaciones estacionales o espaciales.

Otros estudios realizados sobre carnívoros en el PNLC abordaron la dieta del puma y de varias aves rapaces. Branch et al. (1996) y Pessino et al. (2001), estudiaron la respuesta de

los pumas ante la disminución de su presa principal: la vizcacha (*Lagostomus maximus*) pero también observaron que los roedores cricétidos están poco representados en su dieta. Por otro lado, Fracassi et al. (2004), encontraron cambios en la dieta de *Tyto alba* como consecuencia de las variaciones climáticas experimentadas en el PNLC. Por último, De Tomasso et al. (2007), encontraron que *Athene cunicularia* presentó una composición diferencial en la dieta entre esta área protegida y un campo ganadero aledaño.

En esta tesis los estudios están focalizados sobre las especies de roedores *A. azarae*, *A. dolores*, *G. griseoflavus*, *C. musculinus* y *E. typus* por ser considerados los más comunes y abundantes del área. Por otro lado, los depredadores objeto de estudio fueron el zorro pampeano y el gato montés debido a que se trata de los mamíferos carnívoros más frecuentes y por ende es más factible encontrar sus rastros (principalmente las heces, utilizadas para el estudio de la dieta). Por esta última razón, tampoco se trabajó particularmente con lechuzas

## CAPITULO III

### DESCRIPCIÓN DE LAS CONDICIONES CLIMÁTICAS EN EL PNLC EN EL PERÍODO 2008-2012

#### 3. 1. INTRODUCCION

En la actualidad, existen muchas evidencias sobre el impacto ecológico que ejercen las variaciones climáticas en una amplia variedad de ecosistemas, desde los terrestres hasta los marinos (Stenseth et al. 2002; Walther et al. 2002). Por otro lado, en las últimas décadas, el denominado “calentamiento global” y su significativa influencia sobre el “Cambio Climático”, han tenido un impacto considerable sobre dichas variaciones, principalmente en los patrones normales de precipitación y temperatura, Dichas variaciones se expresan, a su vez, en importantes cambios experimentados por varias comunidades bióticas tanto vegetales como animales (Walther et al. 2002).

Los cambios en el régimen de las precipitaciones tienen importantes consecuencias, principalmente en las regiones áridas y semiáridas del mundo. En ellas, el agua, recurso esencial para la germinación y la floración de las plantas, es normalmente limitante tanto en su cantidad como en su distribución temporal pudiendo existir, incluso períodos de sequía extensos y extremos. Por consiguiente, el crecimiento de las plantas y, en consecuencia, la producción primaria en dichos ecosistemas, están directamente relacionados con la cantidad y distribución temporal de las precipitaciones (Brown y Ernest 2002).

En los desiertos de Sudamérica y de Australia, el fenómeno de El Niño/ Oscilación Sur (ENSO) tiene una marcada influencia en los patrones de lluvias mencionados y, por lo tanto, en la estructura y funcionamiento de las comunidades bióticas (Brown y Ernest 2002). Si bien la ecorregión del Monte normalmente se caracteriza por su clima árido o semiárido, la relativamente alta variabilidad de su topografía, a lo largo de la extensa banda latitudinal que ocupa en nuestro país, introduce particularidades a nivel local (Labraga y Villalba 2009).

Dicha situación debe tenerse particularmente en cuenta cuando se intenta caracterizar el clima de determinadas localidades principalmente del extremo sur y sureste de la ecorregión

como el PNLC. Al respecto, debe considerarse no sólo el particular efecto ejercido en el PNLC por la presencia de las Sierras de Lihué Calel en una zona predominantemente llana, sino que la información disponible es relativamente escasa y que, además, procede mayormente de un bajo número de estaciones meteorológicas ubicadas en el norte, noroeste y centro de la ecorregión. Por esta razón, para analizar en forma más profunda y específica las características climáticas del área de estudio, fue necesario analizar los datos disponibles en la estación meteorológica del PNLC.

En este capítulo se describe, en forma cuali y cuantitativa, el escenario climático del Parque Nacional Lihué Calel (La Pampa) durante los años de muestreo considerados para esta tesis (períodos 2008-2009, 2009-2010, 2010-2011 y 2011-2012). Para ello, se procedió a caracterizar los valores medios y la variabilidad interna de los principales descriptores climáticos (temperatura, precipitación y evapotranspiración).

### **3.2. METODOLOGÍA**

La precipitación total y la temperatura son consideradas los principales factores climáticos que intervienen en los procesos vitales, condicionan la fisonomía de la vegetación y la actividad de los animales en un área dada (Walter 1977). Se utilizaron los datos de estos dos parámetros registrados en la estación meteorológica ubicada en el Parque Nacional Lihué Calel. Los mismos fueron suministrados por los guardaparques quienes llevan los registros diarios de ambas variables desde 1994. Las mediciones de temperatura fueron hechas a las 9 hs y a las 15 hs, por ser considerados comúnmente como dos momentos representativos de los períodos relativamente más fríos y más cálidos del día, respectivamente.

A partir de los datos mencionados, se confeccionaron climatogramas (representaciones gráficas que relacionan las marchas anuales de las temperaturas medias mensuales y las precipitaciones totales mensuales) (Walter, 1977) a fin de facilitar el reconocimiento, a primera vista, de las épocas o estaciones cálidas y frías, la distribución de precipitaciones, la posibilidad de aparición de heladas tardías o precoces y, en función de la relación entre ambas curvas, la duración e intensidad de los períodos relativamente más secos y los relativamente más húmedos del año.



Los climatogramas mencionados fueron confeccionados para cada uno de los cuatro períodos de muestreo considerados (años hidrológicos 2008-2009, 2009-2010, 2010-2011 y 2011- 2012.) Los mismos fueron comparados entre sí y con respecto a los de un climatograma “tipo” elaborado a partir de la serie de datos previa a este estudio (1994-2008) disponible en el PNLC.

Para todos períodos señalados se confeccionaron, además, los balances hídricos correspondientes. Los mismos son representaciones gráficas que, al igual que los climatogramas, representan la marcha anual de la precipitación pero, a diferencia de estos, incorporan al análisis la marcha anual de la evapotranspiración potencial (ETP). La misma representa el total de agua que se evaporaría del suelo y que transpiraría una vegetación herbácea cerrada, si el suelo se mantuviera permanentemente en capacidad de campo. (Sarmiento, 1984). De esta forma, a partir de los mismos, pueden identificarse fácilmente los períodos del año con exceso o con déficit de agua, así como los períodos en los que el agua almacenada en el suelo fue acumulada o utilizada. Para el cálculo de los balances hídricos se utilizaron los datos de temperaturas medias mensuales y precipitaciones totales mensuales anteriormente mencionadas y la información sobre la capacidad de campo de los suelos de Lihué Calel provistos por Claudia Chirino de la Universidad Nacional de la Pampa (com.pers.).

### **3.3. RESULTADOS**

#### **3.3.1. Climatogramas**

El climatograma del primer período de muestreo (2008 – 2009), que había sido precedido por varios años de sequía (ver CapítuloII Figura II.4), muestra que no existieron períodos húmedos ya que la curva de temperatura estuvo por encima de la de precipitaciones a lo largo de todo el año (Figura III.1). Además, las precipitaciones anuales (169,9 mm) estuvieron por debajo del promedio estimado para el área (416,73 mm). En el climatograma del segundo período de muestreo (2009 – 2010) se observa un período húmedo muy corto y de baja intensidad durante diciembre y otro período más intenso durante febrero y marzo (Figura

III.2). En el climatograma correspondiente al tercer período de muestreo (2010 – 2011) se observan dos períodos húmedos de intensidad relativamente alta (uno durante septiembre y octubre y otro durante enero) y un período húmedo de menor intensidad (durante marzo) (Figura III.3). En el climatograma correspondiente al cuarto período de muestreo (2011 – 2012) se observan tres períodos húmedos. Dos de intensidad media (uno durante septiembre y octubre y otro durante marzo y abril) y un tercero de mayor intensidad (durante diciembre y enero) (Figura III.4). Por otro lado, en todos los climatogramas mencionados, se muestra que las marchas anuales de las temperaturas no presentaron diferencias entre los períodos de muestreo considerados, observándose un período relativamente más cálido (aproximadamente entre noviembre y marzo) y otro relativamente más frío (entre abril y octubre) de cada año.

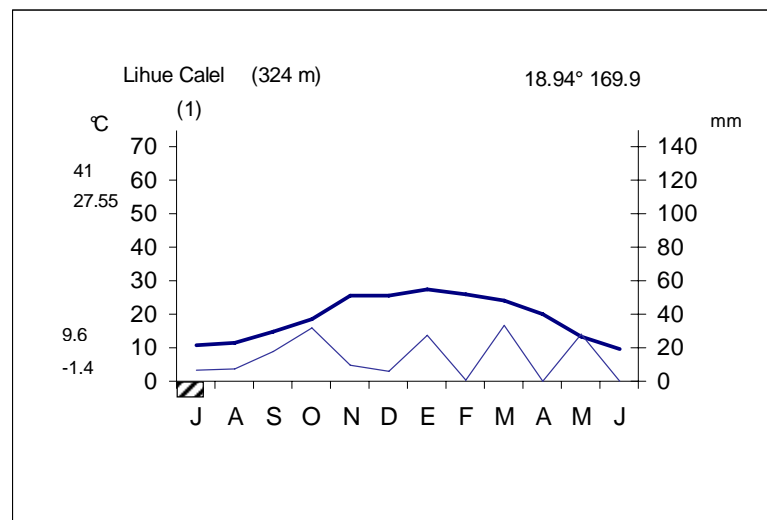


Figura III.1: Climatograma de Lihué Calel (La Pampa) confeccionado con datos del período 2008 – 2009. La línea gruesa corresponde a la curva de temperatura media mensual y la línea fina corresponde a la curva de precipitación mensual.

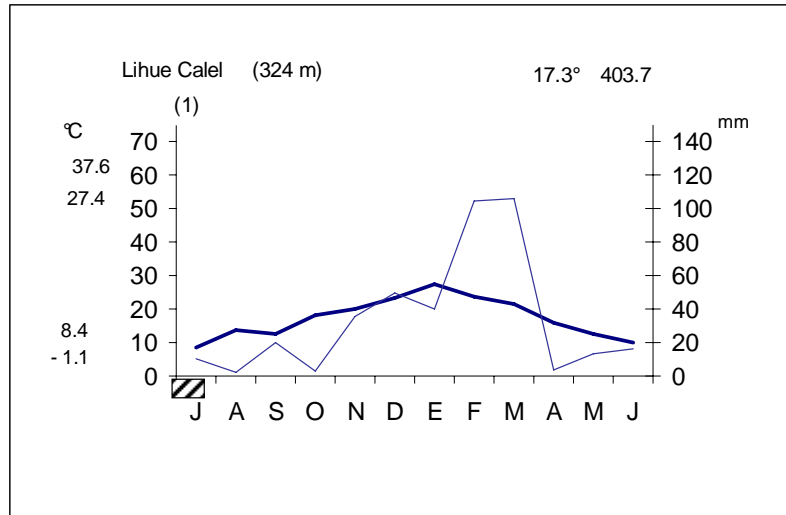


Figura III.2: Climatograma de Lihué Calel (La Pampa) confeccionado con datos del período 2009 – 2010. La línea gruesa corresponde a la curva de temperatura media mensual y la línea fina corresponde a la curva de precipitación mensual.

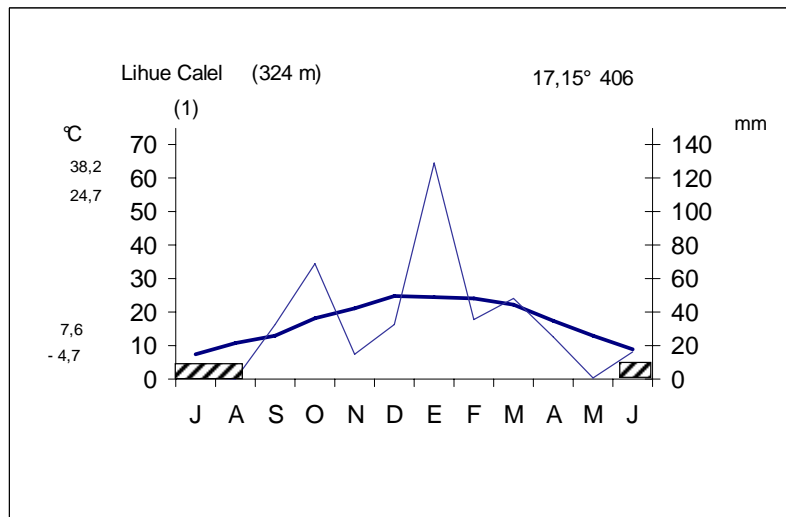


Figura III.3: Climatograma de Lihué Calel (La Pampa) confeccionado con datos del período 2010 – 2011. La línea gruesa corresponde a la curva de temperatura media mensual y la línea fina corresponde a la curva de precipitación mensual.

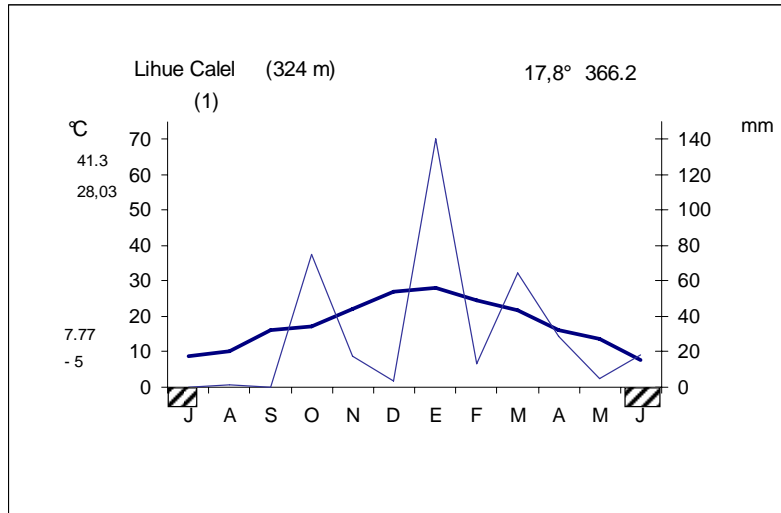


Figura III.4: Climatograma de Lihué Calel (La Pampa) confeccionado con datos del período 2011 – 2012. La línea gruesa corresponde a la curva de temperatura media mensual y la línea fina corresponde a la curva de precipitación mensual.

### 3.3.2. Balances hídricos

En la Figura III.5 se muestra el balance hídrico de Lihué Calel del primer período de muestreo considerado (2008-2009). Del mismo surge que, prácticamente durante todo el año, el área estuvo en déficit hídrico y que los máximos valores de ETP se produjeron durante el verano, época en la cual las temperaturas fueron máximas tal como se ve en la Figura III.1. Durante el segundo año de muestreo se observa un período de reposición de agua (ya que fue precedido por un largo período de déficit hídrico) durante los meses de febrero y marzo (Figura III.6). Durante el tercer año, si bien las lluvias fueron relativamente abundantes, los valores más altos coincidieron con los valores más altos de ETP. Por ende, si bien las condiciones fueron relativamente más húmedas, se registró déficit hídrico durante todo el año (Figura III.7). Por último, durante el cuarto año, el comportamiento anteriormente descrito se mantuvo aunque los valores de precipitaciones se igualaron con los valores de ETP durante el mes de octubre, produciéndose un período muy corto de reposición de agua en el suelo (Figura III.8).

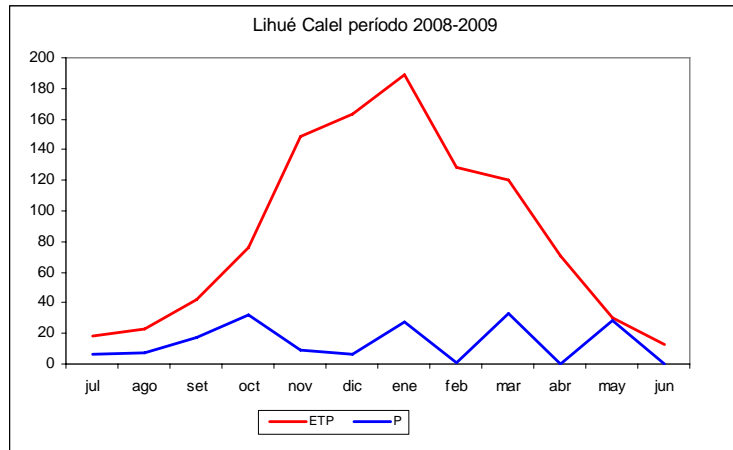


Figura III.5: Representación gráfica del balance hídrico de Lihué Calel, La Pampa para el período 2008 - 2009. Los valores de la ordenada están expresados en mm.

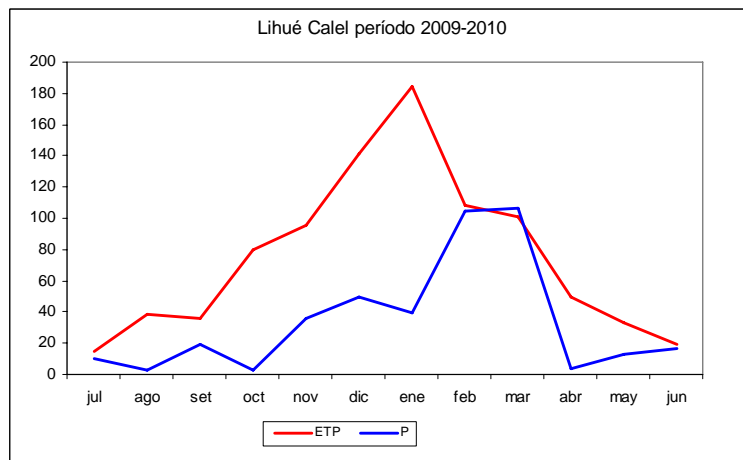


Figura III.6: Representación gráfica del balance hídrico de Lihué Calel, La Pampa para el período 2009 - 2010. Los valores de la ordenada están expresados en mm.

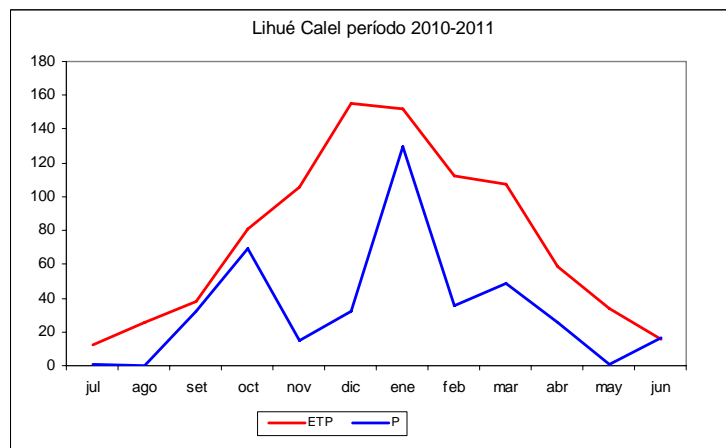


Figura III.7: Representación gráfica del balance hídrico de Lihué Calel, La Pampa para el período 2010 - 2011. Los valores de la ordenada están expresados en mm.

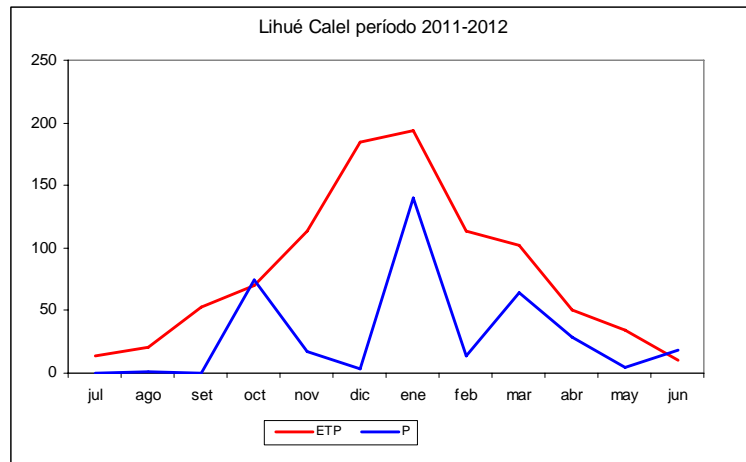


Figura III.8: Representación gráfica del balance hídrico de Lihué Calel, La Pampa para el período 2011 - 2012. Los valores de la ordenada están expresados en mm.

### 3.4. CONCLUSIONES

Durante los años de estudio, los valores de precipitaciones estuvieron por debajo del promedio histórico (Figura II.4). Sin embargo estos no fueron demasiado diferentes ni con respecto a dicho promedio (ver los gráficos correspondientes), ni con relación al promedio obtenido para el período abarcado por los años con datos locales disponibles anteriores a este estudio (439.6mm).

Sólo el primer año (julio de 2008- junio de 2009) pudo, estrictamente, considerarse un “año seco” al presentar valores en los niveles de precipitaciones menores con respecto al período mencionado. En el segundo año (julio 2009 – junio 2010), si bien mejoraron parcialmente las condiciones de humedad con respecto al primero, el período relativamente húmedo que sí tuvo lugar sucedió en simultáneo con la época más cálida del año donde, en consecuencia, se produjo un pico de ETP que encubrió dicha mejora parcial (ver climatogramas y balances hídricos correspondientes), Por esta razón y teniendo en cuenta, que las condiciones de precipitación mejoraron en los dos años siguientes, el segundo año de estudio fue considerado, al menos a los efectos prácticos, como otro de los años relativamente más secos. El tercer año de este estudio (julio de 2010 - junio de 2011) fue el relativamente más

húmedo de todo el período analizado y lo mismo ocurrió con el cuarto año (julio de 2011-junio de 2012) que si bien, fue más seco que el año anterior fue más humedo que los dos primeros años estudiados, ambos años presentan un climatograma donde los períodos húmedos se asemejan al del climatograma “tipo”.

Por último, resulta importante señalar que, en los años anteriores al inicio del estudio (aunque no necesariamente todos los incluidos dentro del período 1994-2008), el área atravesó una sequía extrema y prolongada que comenzó alrededor del año 2002. La misma fue una consecuencia del fenómeno conocido como “La Niña” que está caracterizado por temperaturas mayores a las normales y precipitaciones por debajo del promedio, generando una elevada evapotranspiración y la consecuente disminución de las reservas de humedad de los suelos (Brown y Ernest 2002). En el Departamento Lihué Calel la mencionada sequía afectó significativamente la actividad ganadera. Los cambios en la distribución e intensidad de las lluvias y las heladas tardías, entre otros aspectos, dieron lugar a marcadas disminuciones en la producción forrajera (Pobladores locales, com. pers).

Pero...¿qué consecuencias tuvieron la mencionada sequía e incluso, las variaciones en las condiciones de humedad experimentadas entre los años de estudio, para las comunidades bióticas (vegetales y animales) presentes en el PN ?. En los siguientes capítulos de esta tesis se analizan, entre otros aspectos, las posibles respuestas de los roedores cricétidos y sus principales depredadores ante dichas variaciones climáticas, expresadas en distintos aspectos de su ecología.

## CAPITULO IV

### CARACTERIZACIÓN ESPACIO –TEMPORAL DEL HÁBITAT DE LOS ROEDORES SIGMODONTINOS Y SUS DEPREDADORES EN EL PNLC

#### 4.1. INTRODUCCIÓN

El hábitat es el conjunto de recursos y condiciones presentes en un área que dan lugar a su ocupación efectiva por parte de un organismo (Krausman 1999). Las variadas actividades que realiza un animal y sus requisitos de vida básicos requieren de un conjunto de componentes ambientales, que pueden variar anual o estacionalmente. Conocer la escala temporal y espacial a la cual los organismos perciben su entorno y responden al mismo para satisfacer sus requerimientos resulta crucial para entender y predecir su ocurrencia en determinado momento y lugar (Wiens 1989).

Para la mayoría de las especies de fauna silvestre, la vegetación es una de las variables más importantes que permite describir las características estructurales básicas del hábitat en los ambientes terrestres. (Rotenberry y Wiens 1980). En particular, para muchas especies animales, la fisonomía de la vegetación ha sido reconocida como un factor clave como condicionante de su distribución a escala de paisaje. La vegetación afecta sustancialmente la disponibilidad de los recursos y condiciones críticas que le permiten cubrir sus requisitos básicos de alimento, sitios de reproducción y/o refugio (ante condiciones climáticas desfavorables o bien para evitar la depredación) (Wiens 1992), afectando claramente la eventual selección que hace de dicho hábitat.

Según Clements (1928) las diferentes fisonomías de la vegetación y las formas de vida que las constituyen pueden ser consideradas un primer indicador de la presencia potencial de determinadas especies animales, dado que los diferentes tipos de vegetación presentes son el producto resultante de las principales condiciones ambientales imperantes. En este sentido, conocer los distintos tipos de ambientes que habitan los animales es



importante para comprender los requerimientos de hábitat o requisitos de vida básicos que necesitan los mismos para sobrevivir y reproducirse.

Por otra parte, la vegetación es un excelente indicador del estado de un ecosistema por su papel fundamental en los ciclos del agua y del carbono y por la información que provee para la comprensión del cambio climático (Sobrino y Julien 2011). Dado que la actividad fotosintética es una medida de la transformación de la energía radiante en energía química, cualquier cambio observable en ella puede indicar alteraciones en el ambiente (Baldi et al. 2008) y, por lo tanto, en la presencia de determinadas especies animales como los roedores sigmodontinos y sus depredadores.

En este capítulo, a partir de estimaciones propias, se describen los ambientes más representativos del área de estudio (el “Bosque”, el “Arbustal” y el “Pastizal – roquedal”) en función de las formas de vida características y el grado de cobertura de las mismas en los distintos estratos. Para ello, los objetivos específicos son:

- Describir la cobertura vegetal a escala de macrohábitat (es decir, a nivel de los grandes tipos de ambientes mencionados) a partir del índice verde mejorado (EVI).
- Comparar los valores obtenidos de dicho índice con valores históricos, entre diferentes tipos de ambientes y entre temporadas.
- Caracterizar cada uno de dichos ambientes mediante variables de microhábitat.
- Evaluar los cambios ocurridos en las variables anteriormente mencionadas, entre los distintos períodos de muestreo y entre temporadas climáticas extremas (invierno y verano) dentro de un mismo período.

Su finalidad es mostrar claramente las diferencias estructurales que presentan los distintos tipos de ambientes considerados a fin de discutir, al final de esta tesis, su eventual influencia en los resultados obtenidos con las poblaciones de roedores y sus depredadores,

## **4.2. METODOLOGÍA**

### **4.2.1. Caracterización a nivel de Macrohábitat**

Se calculó un valor promedio del índice EVI para describir el estado de la vegetación, básicamente en términos de su cobertura, a una escala de macrohábitat. Este índice es considerado el más adecuado para zonas que, como las del PNLC, poseen relativamente poca cobertura vegetal y, por lo tanto, el suelo desnudo tiene un efecto importante en su estimación (Huete et al. 2002). El índice EVI fue calculado a partir de un algoritmo que, además de las bandas correspondientes al rojo y al infrarrojo cercano, incluye la banda azul junto con coeficientes que corrigen el efecto atmosférico y del suelo desnudo (Huete et al. 2002).

A lo largo de toda el área de estudio, se midieron los valores de dicho índice sobre parches de 250 m de radio utilizando imágenes MODIS. Dichas imágenes correspondieron a una serie temporal desde el año 2000 hasta el año 2012, de las cuales se tomaron 3 puntos georreferenciados al azar (centro del parche) en cada una de los tipos de ambiente considerados (bosque, arbustal y pastizal-roquedal). Para evaluar eventuales variaciones del EVI entre el período previo a este estudio (que representa la situación promedio para un año “tipo”) y cada uno de los períodos de estudio, entre tipos de ambientes y entre temporadas, se aplicaron ANOVAS con medidas repetidas y posteriores contrastes múltiples. Estos análisis fueron realizados con la biblioteca *lme4* y *multicomp* del paquete estadístico R (Bates y Maechler 2010).

### **4.2.2. Caracterización a nivel de Microhábitat**

En cuatro cuadrantes de 60 x 70 m (dos en arbustales y dos en pastizales – roquedales) y dos cuadrantes de 40 x 60 m (en bosques) se seleccionaron ocho puntos al azar. Dichos puntos fueron considerados el centro de parcelas circulares de 5 metros de diámetro sobre las cuales se midieron diferentes variables físicas y de vegetación. La variable física medida fue el tipo de suelo (% de cobertura) de la que se discriminaron las siguientes categorías: suelo desnudo rocoso suelto, piedras de diámetro mayor y menor a 10 cm y suelo desnudo no rocoso suelto. Las variables de vegetación correspondieron al grado de cobertura

vegetal de las diferentes formas de vida presentes: árboles, arbustos, herbáceas, cactáceas, helechos y enredaderas (ver apéndice I) en los distintos estratos incluidos en los diferentes tipos de ambientes considerados: ESTRATO BAJO (EB): 0 a 30 cm, ESTRATO MEDIO – BAJO (EMB): 30cm a 1 m, ESTRATO MEDIO (EM): 1 a 2 m, ESTRATO ALTO (EA): 2 a 8 m y ESTRATO MUY ALTO (EMA): mayor a 8 m. Dichas variables fueron medidas por observación directa mediante el método de Braun –Blanquet (1979) estandarizado. Las mediciones fueron realizadas en las mismas parcelas durante las temporadas relativamente más secas y frías (invierno) y las relativamente más húmedas y cálidas (verano) de cada período de muestreo. Los resultados fueron expresados utilizando el parámetro de posición más adecuado (media o mediana) según la distribución de los datos obtenidos. Dentro de los grandes tipos de ambientes considerados, se procedió a subdividir a dos de ellos de manera similar a la categorización propuesta por Bonaventura et al. 1998 e INTA (2004). De manera tal que, el arbustal fue subdividido en “arbustal mixto” y “jarillar” y el roquedal-pastizal, en “afloramientos rocosos- pastizal con arbustos aislados” y “pastizal – estepa erial”. Por último,, si bien no hablamos en este caso de subunidades, el ambiente bosque fue a su vez diferenciado en “bosque quemado” y “bosque quemado recuperado”.

Las eventuales diferencias entre los valores estimados para cada una de las variables de microhábitat consideradas dentro de cada tipo de ambiente entre períodos y entre temporadas contrastantes fueron evaluadas aplicando MANOVAS con medidas repetidas. Posteriormente, se aplicaron ANOVAS y contrastes *a posteriori* individualmente para cada variable. Para estos análisis se reagruparon las subunidades en unidades mayores (bosque, arbustal y pastizal-roquedal) ya que el resto de los objetivos de esta tesis fueron estudiados a dicha escala espacial.

### **4.3. RESULTADOS**

#### **4.3.1. Caracterización a nivel de Macrohábitat**

Los valores de los índices EVI estimados variaron entre 0,08 y 0,40 con valores medios de 0,12 y 0,22, predominando los valores más altos en los ambientes más “cerrados” o de mayor cobertura: el bosque y el arbustal mixto y durante el otoño (ver apéndice 2). En términos generales difirieron significativamente entre períodos, temporadas y, en menor

medida, entre tipos de ambientes ( $p < 0,001$ , contrastes múltiples). De los resultados de los contrastes se observa que los valores de índice EVI presentaron valores significativamente mayores durante los períodos previos a este estudio (período 2000 a 2008) y durante los últimos 3 períodos (desde la segunda mitad de 2009 hasta 2012) en comparación con el primer período del estudio (2008/2009) ( $p < 0,001$ , contrastes múltiples). Durante el segundo período de estudio (2009/2010), los valores del EVI fueron significativamente menores en comparación con los dos últimos períodos (2010/2011 y 2011/2012), siendo estos últimos significativamente mayores con respecto a los valores de los períodos previos ( $p < 0,001$ ).

En cuanto a las temporadas del año, el invierno presentó valores significativamente menores del índice EVI, respecto de las demás temporadas y primavera presentó valores significativamente menores que el verano ( $p < 0,001$ ).

Además, en términos generales, se encontraron diferencias significativas en entre unidades ambientales: el bosque presentó valores significativamente mayores a los del roquedal ( $p < 0,001$ ) y a los del pastizal ( $p < 0,05$ ).

#### **4.3.2. Caracterización a nivel de Microhábitat**

En la Figura IV.1 se muestra, a modo ilustrativo, la distribución de las subunidades ambientales en el área de estudio. La mayor parte de la superficie está ocupada por los ambientes de jarillar y arbustal mixto. Obsérvese que el “bosque quemado recuperado” fue incluido dentro del “bosque quemado” debido a la pequeña extensión que presentaban sus parches, lo que no permitió representarlos a la escala de análisis elegida para el mapa).

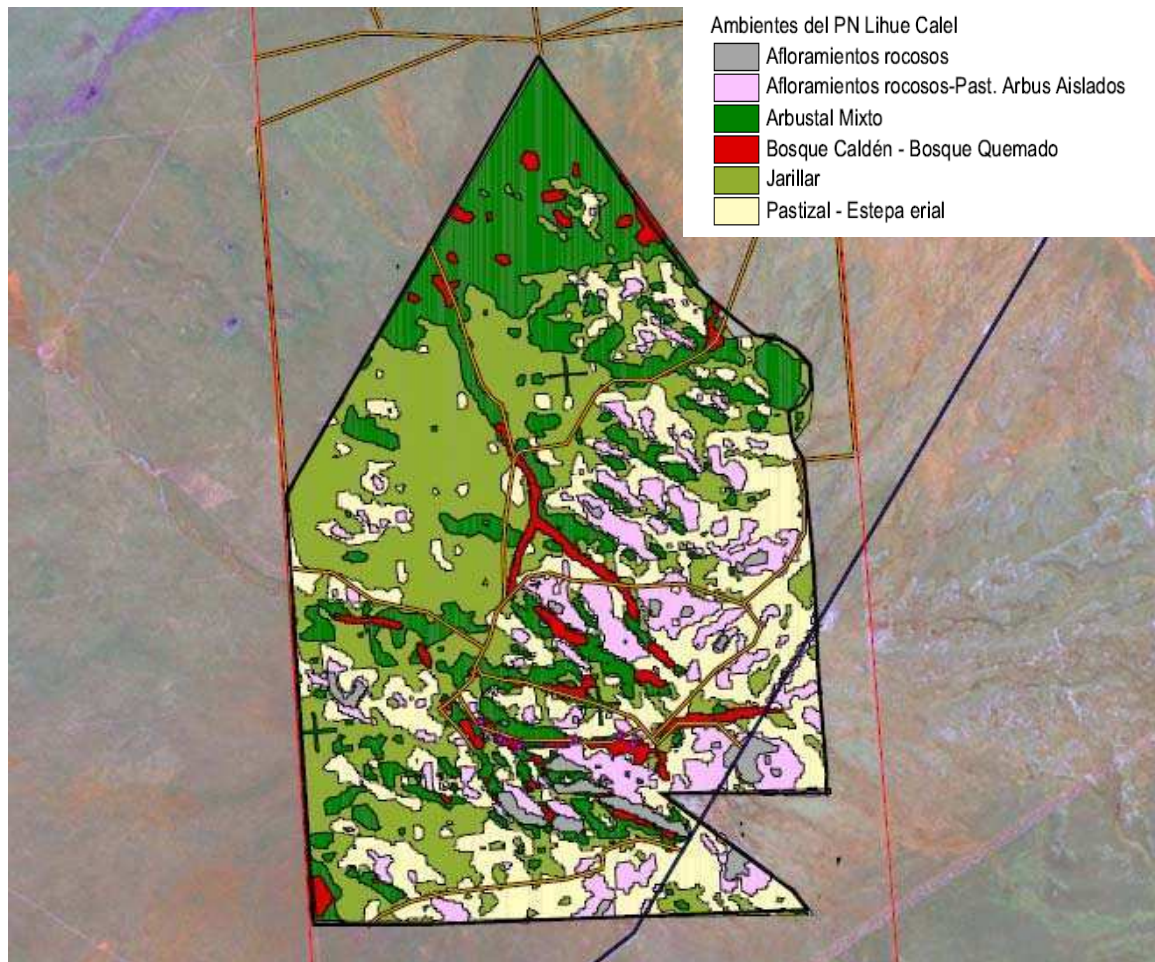


Figura IV.1: Área de estudio (9.900 ha.) con las subunidades ambientales, los caminos internos y los límites del Parque Nacional Lihué Calel. (Imagen cedida por el “Proyecto Gatos del Monte”- ACEN y modificada para esta tesis).

A continuación se detallan las principales características en términos fisonómicos y en cuanto a la composición por formas de vida, de las seis subunidades estudiadas (para un mayor detalle sobre los valores promedio de cobertura de cada forma de vida en cada una de las subunidades ambientales ver Apéndice 2):

**- Subunidad Pastizal – Estepa erial.** De acuerdo a los muestreos realizados, este ambiente puede describirse como una estepa de arbustos aislados y alta proporción de suelo desnudo. Los arbustos más comunes fueron la chilladora (*Chuquiraga erinacea*), el solupe (*Ephedra ochreatea*) y el tomillo (*Acantholippia seriphoides*). En el sector correspondiente a los pastizales naturales bajos (20–30 cm) predominan las herbáceas graminiformes como la flechilla fina (*Nassella tenuis*), la flechilla negra (*Piptochaetium napostaense*), el pasto

plateado (*Digitaria californica*), la cola de zorro (*Setaria leucopila*) y la cebadilla (*Bromus brevis*), que forman una cubierta densa (entre 60 y 80% de cobertura). Presenta entre dos y tres estratos. En el EM los arbustos fueron aumentando su cobertura a lo largo del período de muestreo alcanzando alrededor de un 60% durante el último período. En el EMB, además, estuvieron presentes herbáceas graminiformes ocupando alrededor de un 20% y las herbáceas no graminiformes ocupando menos de 10%. En el EB, además de herbáceas graminiformes y no graminiformes, hubo renovales de arbustos que ocuparon en promedio un 5%. La hojarasca fue escasa en comparación a lo encontrado en otras subunidades (menos de un 10% de cobertura). El suelo desnudo rocoso con fragmentos de piedra menores a 10 cm de diámetro fue predominante. Aunque también contó con sectores de suelo desnudo con fragmentos mayores a 10 cm de diámetro.



Figura IV.2: Pastizal – Estepa erial. Parque Nacional Lihué Calel

**- Subunidad Afloramientos rocosos - pastizal con arbustos aislados (“roquedales”).** Se trata de un pastizal interrumpido por arbustos bajos diseminados, como piquillín (*Condalia microphylla*), jarilla crespa (*Larrea nítida*) y/o arbustos del género *Lycium* spp). Presenta alrededor de un 40% de suelo desnudo el cual está conformado por rocas y piedras de menos de 10 cm de diámetro. Se caracteriza por presentar entre dos y tres estratos: En el EM hubo una menor cobertura de arbustos que en el pastizal-estepa erial. En el EMB hubo también una menor cobertura de herbáceas graminiformes con respecto a la subunidad anteriormente descrita (alrededor de un 10% en promedio) y hubo presencia de algunas cactáceas del género *Opuntia* sp. y herbáceas no graminiformes varias. El EB, estuvo conformado por

renovales de arbustos y súfrutices, herbáceas graminiformes, herbáceas no graminiformes (cada una de ellas ocupando menos del 10% de la superficie) y con presencia de cactáceas y algunos helechos (< 5%). La cobertura de hojarasca fue un poco mayor al del pastizal-estepa erial (alrededor de un 10%).



Figura IV.3: Afloramientos rocosos - pastizal con arbustos aislados (“roquedales”). Parque Nacional Lihué Calel

**- Subunidad Arbustal Mixto.** Está constituido por una comunidad de arbustos típicos del EM, como la jarilla hembra (*L. divaricata*), la jarilla macho (*L. cuneifolia*), el piquillín (*Condalia microphylla*) y el *Lycium* sp, entre otros. Además, presenta algunos ejemplares de árboles y arbustos del EA como el chañar (*Geoffroea decorticans*) y el alpataco (*Prosopis flexuosa*). Sobresaliendo en la matriz arbustiva se encontraban algunos ejemplares aislados de caldén (*Prosopis cladenia*). Se trató de un ambiente cerrado, con elevada cobertura arbustiva (>50%) y alrededor de un 30% de suelo desnudo. Presentó en promedio tres estratos. En el EM, un 20% estuvo ocupado por renovales de árboles y arbustos del EA y un 30% por arbustos típicos del EM. El EMB presentó, en su mayoría, arbustos típicos (renovales) del EM (en promedio un 20%) y, en menor medida, renovales de árboles y arbustos del EA (en promedio un 10%), junto con herbáceas graminiformes (entre las cuales existieron parches de cortadera -*Cortaderia selloana*-) y herbáceas no graminiformes (< 10%). El EB tuvo una baja cobertura de renovales de arbustos (10%) y presencia de herbáceas graminiformes y no graminiformes (<10%). La cobertura de hojarasca fue un poco mayor a la observada en los

pastizales y roquedales (15%). El suelo desnudo rocoso suelto presentó sólo escasos fragmentos de piedras de menos de 10 cm de diámetro.



Figura IV.4: Arbustal Mixto. Parque Nacional Lihué Calel.

- **Subunidad Jarillar.** Se trató de un ambiente arbustivo ralo y relativamente abierto, con jarilla hembra (*Larrea divaricata*) como especie dominante., quela misma alcanzó hasta 2 m de altura promedio y cubrió hasta el 60% de la superficie -: Por otro lado, el suelo desnudo fue alrededor del 30%. Presentó entre tres y cuatro estratos: el EA tuvo una baja cobertura de árboles (<10%). El EM estuvo conformado, principalmente, por arbustos de jarilla (en promedio un 40%) y, en menor medida, por renovales de árboles y arbustos típicos del EA (15%). El EMB estuvo constituido por renovales de árboles y arbustos del EA (10%), con predominancia de arbustos típicos del EM (alrededor de un 20%) y, hacia el final del período de muestreo, comenzaron a aparecer herbáceas gramínoformas. El EB estuvo cubierto, principalmente, por renovales de arbustos y sufrútices (10%) con presencia de algunas cactáceas y herbáceas (< 10%). La cobertura de hojarasca fue similar a la del Arbustal mixto (alrededor del 15%). El suelo desnudo rocoso suelto cubrió un 10% (en promedio) predominando piedras de menos de 10 cm de diámetro.





Figura IV.5: Jarillar. Parque Nacional Lihué Calel.

- **Bosque quemado de Caldén.** Se trató de una comunidad arbórea dominada por caldenes, que se distribuye en forma de pequeños parches aislados o de pequeñas franjas concentrándose en las depresiones o zonas relativamente más bajas del PNLC. Estos bosques fueron afectados por el último incendio que sufrió el área y se han recuperado de manera parcial, por lo que fue común encontrar varios árboles secos en pie. Presentó cuatro estratos: el EA conformado principalmente por caldenes y, como elementos acompañantes, alpatacos, chañares y otras especies arbóreas como sombra de toro (*Jodina rhombifolia*) y molle negro (*Schinus fasciculatus*). El EM estuvo dominado por renovales de árboles y arbustos del EA (entre los cuales hubo también algunos ejemplares secos en pie) que ocupaban hasta un 30% de la superficie total y arbustos típicos del EM ocupando un 20%. El EMB estuvo cubierto principalmente por arbustos típicos del EM y herbáceas graminiformes con presencia de renovales de arbustos, herbáceas no graminiformes y algunas enredaderas, las cuales fueron aumentando hacia el final del período de muestreo (de 0 a 10%). El EB estuvo conformado por renovales de arbustos y sufrútices, por herbáceas no graminiformes y presentó, además, herbáceas graminiformes que aumentaron hacia el final del período de muestreo. Presentó un importante colchón de hojarasca (más de un 20%) y en ningún sector dominó el suelo rocoso suelto.



Figura IV.6: Bosque quemado de Caldén. Parque Nacional Lihué Calel.

- **Bosque quemado recuperado.** Se trató de un bosque con una fisonomía muy similar a la del bosque quemado pero con un estrato arbustivo más cerrado y con alrededor de 5% de suelo desnudo. Presentó en promedio, cuatro estratos. El EA estuvo conformado por árboles que alcanzaban una altura media de entre 4 y 8 m y que tenían una cobertura de hasta el 60%. También se caracterizó por la presencia de varios arbolitos y arbustos (como el molle y el alpataco) (10%). El EM estuvo constituido principalmente por renovales de árboles y arbustos típicos del EA (40%) y arbustos típicos del EM (25%). El EMB presentó una importante cobertura de renovales de árboles y arbustos del EA y arbustos del EM (más del 40%) y, en menor medida, de herbáceas graminiformes y no graminiformes (menos del 10% en ambos casos). También estuvieron presentes enredaderas pero con un porcentaje relativamente menor con respecto al otro tipo de bosque (5%). El EB presentó muy pocas formas de vida entre las cuales predominaron las herbáceas no graminiformes. La hojarasca cubrió casi la totalidad del suelo al igual que en el bosque anterior. Tampoco presentó suelo rocoso suelto.



Figura IV.7: Bosque quemado recuperado. Parque Nacional Lihué Calel.

#### **4.3.4. Variaciones en las variables de microhábitat entre períodos dentro de un mismo tipo de ambiente**

A partir de los ANOVAS y los contrastes a posteriori realizados se encontró que algunas variables presentaron diferencias significativas ( $p < 0,05$ , contrastes múltiples) entre períodos en cada uno de los ambientes considerados. En el Apendice 2 se muestran los valores p de aquellas variables que dieron significativas.

Las variables del roquedal que presentaron variaciones significativas entre períodos fueron el suelo desnudo no rocoso (entre el segundo y cuarto período) y, en el EM, los renovales de arbustos típicos de dicho estrato (entre el segundo y el cuarto período y entre el segundo y el tercer período). En el EB, esto también ocurrió en las herbáceas graminiformes y no graminiformes (entre el segundo y el cuarto período, entre el segundo y el tercer período y entre el primer y cuarto período).

Por otra parte, las diferencias entre temporadas en el roquedal se dieron en la hojarasca y en el suelo desnudo no rocoso. Por otro lado, también existieron variaciones significativas, en el EM, en los renovales de árboles y arbustos típicos del EA y en el EMB, tanto en los renovales de arbustos del EM como en las herbáceas no graminiformes.

En el arbustal, las variables que difirieron significativamente entre períodos fueron; en el EMB, los renovales de árboles y arbustos del estrato alto (entre el primer y cuarto período, entre el primer y tercer período y entre el segundo y tercer período); en el EB, en los renovales de arbustos y sufrútices (entre todos los períodos), en las cactáceas (entre el tercer y cuarto período), en las herbáceas graminiformes (entre el primer y segundo período, primer y tercer período y primer y cuarto período) y en la hojarasca (entre el segundo y tercer período y el segundo y cuarto período). También se dieron diferencias significativas entre temporadas, en el suelo desnudo no rocoso suelto, en los renovales de arbustos y sufrútices y en las cactáceas del EB.

En el bosque las diferencias significativas entre períodos se dieron en el EA, en árboles jóvenes/arbustos en general (entre el segundo y cuarto período y entre el tercer y cuarto período). En el EM, ocurrieron en los renovales de árboles y arbustos del EA (entre el primer y segundo período). En el EMB se dieron en los renovales de árboles y arbustos del EA (entre el primer y cuarto período, primer y tercer período y segundo y tercer período) y en las herbáceas no graminiformes secas (entre el segundo y cuarto período y entre el tercer y cuarto período). En el EB ocurrieron en los renovales de arbustos y sufrútices (entre el cuarto período y el resto de los períodos), en las herbáceas no graminiformes (entre el primer y el cuarto y entre el primer y segundo período) y en las enredaderas (entre el primer y cuarto período, entre el segundo y tercer período, y entre el segundo y cuarto período). Las diferencias significativas entre temporadas se dieron, en el EA en los árboles secos en pie. En el EM se dieron en los renovales de árboles y arbustos típicos del EA. En el EMB se dieron en las herbáceas no graminiformes y no graminiformes secas. Por último, en el EB se dieron en los renovales de arbustos y sufrútices y en las herbáceas no graminiformes, en la hojarasca y en la cobertura de enredaderas.

#### **4.4. CONCLUSIÓN**

El análisis comparativo de las variaciones históricas y actuales del índice EVI refleja una disminución abrupta de la cobertura vegetal en términos generales. La disminución de las precipitaciones y la consecuente sequía, que tuvo lugar en la última década, fueron

responsables de los cambios observables en la evolución de este índice. Estos resultados coinciden con los patrones encontrados por Vázquez et al. (2013) para toda la provincia de La Pampa al analizar los valores del índice NDVI de los últimos 30 años. Por otra parte, la degradación del ambiente en esta región también es un aspecto muy importante a tener en cuenta y, probablemente ha afectado, los valores de cobertura de las variables de vegetación consideradas. A partir de 1980 se documentaron los primeros procesos de arbustificación y erosión, coincidentes con una sobreutilización ganadera y la aplicación de prácticas agrícolas no conservacionistas (INTA et al. 1980). Sin embargo, en el 98% de la superficie de la provincia de La Pampa, la cobertura vegetal disminuyó significativamente en los últimos años, muy probablemente debido al severo impacto provocado por la sequía prolongada (Vázquez et al 2013). Las diferencias del índice EVI entre las unidades ambientales considerada estarían reflejando una complejidad estructural diferencial entre los distintos ambientes estudiados. Por otro lado, las diferencias de dicho índice entre las temporadas estarían dando una idea del comportamiento fenológico normal de las formas de vida que los componen.

Los tipos de ambientes considerados presentaron variaciones a lo largo del tiempo en la cobertura de las formas de vida que componen los diferentes estratos. En los pastizales, la cobertura de herbáceas graminiformes aumentó a lo largo de los períodos de muestreo. En los arbustales y en los bosques, los renovales de árboles y arbustos de los estratos bajos fueron también aumentando a lo largo de los años. Durante los últimos períodos de muestreo aumentó la cobertura de enredaderas en los ambientes de bosque lo cual podría estar asociado a la mayor humedad relativa. Los cambios observados a lo largo de estos años dan idea de la fragilidad que presenta el ecosistema ante situaciones de extrema sequía como la experimentada en la última década.

No obstante, la rápida recuperación de cobertura vegetal luego del aumento de las precipitaciones constituye una oportunidad para que la fauna vuelva a colonizar los ambientes del área. En los próximos capítulos se muestran las asociaciones entre estas variables ambientales y la presencia de roedores sigmodontinos en los distintos tipos de ambiente.

## CAPITULO V

### CARACTERIZACIÓN DEL ENSAMBLE DE MICROMAMIFEROS Y ANALISIS COMPARATIVO DE LA VARIACIÓN EN LA ABUNDANCIA DE SUS ESPECIES

#### 5.1. INTRODUCCION

En la mayoría de los desiertos, la estacionalidad hídrica y térmica produce un desafío para los seres vivos. Las altas temperaturas del aire, durante las estaciones cálidas, combinado con la escasez de agua, dan lugar a condiciones tales que la temperatura ambiental excede sustancialmente la temperatura corporal. En particular en los mamíferos y las aves, una termorregulación eficaz debe basarse en un mecanismo que mueva el calor del cuerpo en contra de un gradiente de temperatura (Walsberg 2000).

La combinación del calor y la aridez llega a sus extremos en los cinturones mundiales de los desiertos subtropicales que se encuentran cerca de las latitudes 30 ° N y 30 ° S. Los veranos en estas regiones pueden ser extraordinariamente calurosos. A pesar de la hostilidad tan aparente, en los desiertos subtropicales habitan una gran diversidad de mamíferos. La mayoría de estos mamíferos son roedores, un grupo diverso cuyos miembros desempeñan un papel importante en las comunidades de los desiertos, al ser modificadores de la estructura del suelo, consumidores de vegetales, y presas de otros animales (Walsberg 2000).

La estructura de la comunidad de roedores del desierto, fue estudiada desde el punto de vista de los mecanismos de coexistencia como por ejemplo la separación dietaria (Brown y Lieberman 1973, Reichman 1975), la selección de hábitat (Rosenzweig 1973, Brown y Lieberman 1973, Price 1978, Tabeni y Ojeda 2005) y la interferencia agresiva (Frye 1983, Bowers 1987). Sin embargo la marcada variabilidad espacial y temporal en la disponibilidad y productividad de alimentos, el riesgo de depredación y los factores climáticos conforman un eje adicional de heterogeneidad ambiental para la coexistencia competitiva (Levins 1979). La morfología y el comportamiento de los roedores forman parte del compromiso evolutivo que

permite la coexistencia de especies a lo largo de estos ejes. En los roedores simpátricos, el tipo de locomoción y el tamaño corporal son patrones morfológicos que determinan aspectos importantes de su ecología (riesgo de depredación, eficiencia de forrajeo, costo metabólico) (Kotler y Brown 1988). Así la diferencia entre las comunidades en cuanto a la composición de especies es el resultado de las diferencias en el ambiente, en las posibilidades evolutivas y de un compromiso entre los requerimientos que presentan los individuos (Mares 1980). Las variaciones demográficas, en general, son consecuencias de los cambios que se producen a nivel individual. Por ejemplo un aumento en la masa corporal y la condición física, conduce a tasas de supervivencia y de reproducción relativamente mayores (Predavec 2000).

A nivel poblacional, la mayoría de los mamíferos del desierto presentan una fuerte estacionalidad en los valores de abundancia, variando notoriamente a lo largo del año (O'Farrell, 1974; Misonne, 1975; Zeng y Brown, 1987; Brown y Zeng, 1989; Iriarte et al., 1989; Friend et al., 1997; Carthew y Keynes, 2000; Dickman et al., 2001). Estas fluctuaciones en el tiempo están relacionadas, generalmente, a variaciones estacionales del ambiente. La mayoría de los desiertos cuentan con una época climáticamente más favorable, donde los recursos son más abundantes que en el resto del año. Por lo tanto, aquellos organismos que posean una historia de vida en sincronía con esta estacionalidad tendrán mayor probabilidad de sobrevivir en estos ambientes extremos (Whitford, 2002). En particular en el desierto de Monte, el otoño es un período de gran abundancia relativa para todas las especies del ensamble de micromamíferos (Corbalán 2004; Tabeni, 2006, Teta et. al 2009) debido a que muchos de los recursos disponibles durante el verano (frutos, semillas, hojas y ciertos insectos) pueden también encontrarse disponibles en el ambiente hasta comienzos de la estación seca (fines de marzo). Por lo tanto, el otoño es la época donde se espera que los mecanismos de coexistencia y segregación se vean más acentuados.

Por otro lado, los integrantes de un mismo ensamble pueden responder en forma diferente ante las mismas condiciones ambientales (Meserve et al., 2003, Meserve et al. 2011, Haythornthwaite y Dickman, 2006 a). Las variaciones de las precipitaciones y de la disponibilidad de alimento pueden representar diferentes señales para cada una de las especies de micromamíferos (Previtali et al. 2009). Estas señales se verán traducidas en las respuestas de cada una de las especies a través de su dinámica poblacional.

Por todo lo expuesto, los objetivos particulares de este capítulo son:

- caracterizar al ensamble de micromamíferos a lo largo del período del estudio en cuanto a la composición, riqueza y diversidad estructural.
- estimar la abundancia relativa de cada una de las especies que habitan el PN Lihué Calel, comparando entre las distintas unidades ambientales, entre las estaciones del año y entre períodos de muestreo con niveles de humedad relativamente diferentes.
- calcular las densidades de los micromamíferos en general para poder compararla con estudios previos realizados en el área.

## 5.2. METODOLOGÍA

Para estimar la abundancia de cada una de las especies y la composición de micromamíferos que componen el ensamble se realizaron muestreos estacionales de captura-marcado-recaptura durante cuatro años, desde septiembre de 2008 hasta mayo de 2012. Durante los 4 años los muestreos fueron realizados en agosto/septiembre, diciembre, marzo y mayo de cada año. Se seleccionaron sitios en ambientes con distinto grado de cobertura vegetal (de ambientes “abiertos” a ambientes “cerrados”) y complejidad vertical (dado por el número de estratos): roquedal, arbustal y bosque. En cada tipo de ambiente se establecieron grillas compuestas por estaciones de muestreo dispuestas en forma de cuadrícula y separadas entre sí por 10 m. Cada estación de muestreo estuvo constituida por una trampa de captura viva Sherman la cual fue cebada con pasta de maní. El diseño de muestreo (tamaño y forma de la grilla) estuvo sujeto a las características fisonómicas y estructurales que presentaron los ambientes muestreados: se colocaron dos grillas de 6 x 7 trampas en el roquedal, dos grillas de 6 x 7 trampas en el arbustal, y dos grillas de 6 x 4 trampas en el bosque. Cada evento de muestreo tuvo de tres a cinco noches de duración y fueron llevados a cabo durante las cuatro temporadas del año (primavera, verano, otoño e invierno). Las trampas fueron revisadas una vez al día durante la mañana.

Cada ejemplar capturado fue identificado a nivel específico y marcado (mediante el corte de falanges) previamente a su liberación. A todos los ejemplares se le tomaron las medidas estándar de peso, largo cabeza – cuerpo (LCC) y largo de cola (LC) y se les determinó el estado reproductivo; las hembras amamantando, con signos de preñez o con



vaginas abiertas fueron consideradas como reproductivamente activas. Por otro lado, entre los machos se distinguió ejemplares con los testículos escrotales y abdominales; la presencia de testículos escrotales, si bien no es indicación certera de actividad reproductiva, da una idea de la madurez sexual (Pearson, 1983). Toda esta información sirvió para obtener una descripción más detallada de las poblaciones de micromamíferos que habitan el área de estudio.

Los valores de las abundancias relativas de las especies fueron expresados mediante el índice de densidad relativa (IDR) que fue calculado como número de individuos/ trampas \* noche, de esta manera se relativiza al esfuerzo de muestreo el cuál no fue constante a lo largo del estudio (Krebs 1966). Para la caracterización de la composición específica se realizó un gráfico de barras con los valores de IDR de cada una de las especies alcanzados en cada uno de los muestreos. Por otra parte, se calcularon las densidades (número de individuos / ha.), con el fin de obtener un valor comparable con trabajos previos realizados en el área y datos bibliográficos.

Para describir las variaciones de la diversidad estructural y la riqueza del ensamble entre las distintas épocas de muestreo y entre los ambientes, se estimaron los índices de abundancia proporcional mediante la serie de números de Hill (Moreno 2001). Es una serie de números que permiten calcular el número efectivo de especies en una muestra, es decir, una medida del número de especies cuando cada especie es ponderada por su abundancia relativa:  $N_0 = S$ , número total de especies,  $N_1 = e^{H'}$ , número de especies abundantes (siendo  $H'$  el índice de Shannon-Wiener),  $N_2 = 1/\lambda$  número de especies muy abundantes (siendo  $\lambda$  el índice de Simpson). Se dan en unidades de número de especies, aunque el valor de  $N_1$  y  $N_2$  puede ser difícil de interpretar. Conforme aumenta el número de especies se da menos peso a las especies raras y se obtienen valores más bajos para  $N_1$  y  $N_2$ . Para evaluar eventuales diferencias se elaboraron modelos mixtos generalizados con distribución gaussiana. Dichos modelos están constituidos por factores fijos representados por los períodos de muestreo (desde invierno de un año al otoño del año siguiente, inclusive), ambientes y temporadas del año (invierno, primavera, verano y otoño) y un factor aleatorio fechas anidado en unidad ambiental, para dar idea de la autocorrelación temporal. Posteriormente, se realizaron comparaciones de los índices entre los niveles de los factores fijos mediante contrastes múltiples.

Se analizó, además, la variación de la abundancia entre ambientes, entre temporadas del año y entre períodos (que van desde julio de un año hasta junio del año siguiente) usando modelos mixtos generalizados con distribución binomial. Para la construcción de dichos modelos se consideraron como factores fijos el ambiente, la estación del año y los períodos de muestreo. En dicho modelo, el componente aleatorio incluye la identidad de la grilla para dar cuenta de la repetición de las mediciones realizadas sobre la misma grilla a lo largo de los períodos de muestreo. La consideración en el diseño de las medidas repetidas permite dar cuenta adecuadamente de la variabilidad en la abundancia de roedores, de manera tal de poder evaluar los efectos principales de los factores con mayor poder estadístico. Posteriormente, se realizaron comparaciones entre los niveles de los factores fijos mediante contrastes múltiples. Para realizar los análisis de los modelos mixtos se utilizaron las bibliotecas lme4 y multcomp del paquete estadístico R (Bates y Maechler 2010).

### **5.3. RESULTADOS**

#### **5.3.1. Caracterización del ensamble**

A lo largo de los cuatro años de estudio, durante las 16 temporadas de muestreo se obtuvieron 898 capturas de micromamíferos correspondientes a 532 individuos en 16422 noches\*trampas. Seis especies (*Graomys griseoflavus*, *Eligmodontia typus*, *Calomys musculinus*, *Akodon dolores*, *A. azarae* y *Thylamys pallidior*) estuvieron presentes en los tres ambientes: roquedal, arbustal y bosque.

La composición específica presentó variaciones a lo largo de los cuatro años de muestreo. Durante los primeros ocho muestreos (dos años de muestreo), el ensamble estuvo constituido por dos ó tres especies de micromamíferos, los cuales presentaron bajos valores de abundancia relativa. Por otra parte, durante los últimos seis muestreos el ensamble estuvo compuesto por cuatro ó seis especies que presentaron mayores niveles de abundancia relativa. En particular, *G. griseoflavus* estuvo presente en los 16 muestreos (desde Invierno de 2008 hasta Otoño de 2012) y con altos valores de abundancia relativa. *Eligmodontia typus* y *A. dolores* fueron las segundas especies con mayor frecuencia de aparición (Figura V.1).

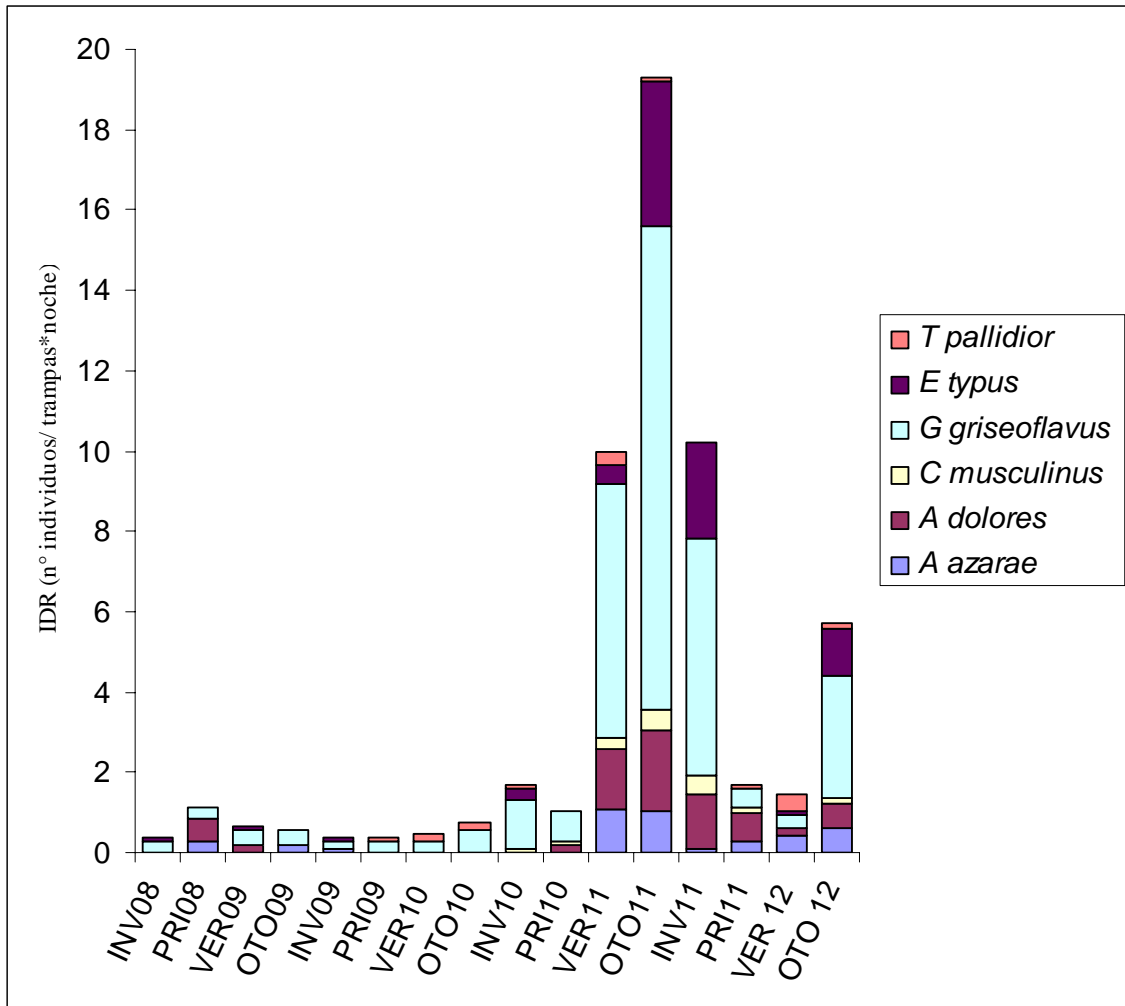


Figura V.1: Composición estacional de la abundancia de micromamíferos, expresada como IDR (índice de densidad relativa) del Parque Nacional Lihué Calel durante los 4 años de muestreo (16 períodos). INV: Invierno, PRI: primavera, VER: verano, OTO: otoño.

En la tabla V.1 se muestran los valores medios de las medidas externas, discriminados por sexo, de los ejemplares capturados. Durante los muestreos fueron capturados machos con testículos escrotales en verano y primavera de *A. dolores*, en invierno y verano de *E. typus* y durante todo el año de *G. griseoflavus*. Todos los ejemplares machos de *A. azarae* y *C. musculus* capturados, presentaron testículos abdominales. Las hembras con vagina abierta de *A. dolores* fueron capturadas en primavera, de *E. typus* en otoño y de *G. griseoflavus* en primavera y verano. Todas las ejemplares hembras de *A. azarae* y *C. musculus* capturados, presentaron vagina abierta. Se capturaron hembras preñadas de *A. azarae* y *A. dolores* durante el verano y de *G. griseoflavus* durante el otoño y el verano.

Especie	Sexo	Peso (n)	LC (n)	LCC (n)
<i>Akodon azarae</i>	♂	26 (16)	7.6 (16)	9.4 (16)
	♀	29 (20)	8.03 (20)	10.57 (20)
<i>Akodon dolores</i>	♂	38.63 (36)	8.38 (36)	10.73 (36)
	♀	37.07 (31)	8.24 (31)	10.22 (31)
<i>Eligmodontia typus</i>	♂	15.92 (38)	9.79 (38)	7.63 (38)
	♀	15.55 (38)	9.23 (38)	7.7 (38)
<i>Graomys griseoflavus</i>	♂	52.44 (167)	14.07 (167)	11.55 (167)
	♀	44.83 (146)	13.26 (146)	11.42 (146)
<i>Calomys musculus</i>	♂	12.12 (8)	7.73 (8)	6.94 (8)
	♀	11.83 (6)	8 (6)	6.9 (6)
<i>Thylamys pallidior</i>	♂	-	-	-
	♀	16.28 (14)	9.26 (14)	8.35 (14)

Tabla V.1: Valores promedio de las medidas externas peso, largo cola (LC), largo cabeza-cuerpo (LCC) y el número de ejemplares (entre paréntesis), de los pequeños mamíferos del Parque Nacional Lihué Calel.

### 5.3.2. Índices de diversidad estructural

En las tabla V.2, V.3 y V.4 se muestran los índices de diversidad del ensamble de micromamíferos. Se observa, en todos los casos, un aumento de los valores de los índices desde los primeros años hacia los últimos años de muestreo. En particular en el Roquedal los valores de los índices inicialmente eran bajos y luego fueron aumentando a lo largo de los períodos estudiados alcanzando y, en algunos casos, superando los valores obtenidos en los otros ambientes.

INDICE		N <sub>0</sub>		
Períodos	Estación	BOSQUE	ROQUEDAL	ARBUSTAL
1°	INVIERNO	0.00	1.00	1.00
	PRIMAVERA	3.00	0.00	1.00
	VERANO	2.00	0.00	2.00
	OTOÑO	2.00	0.00	1.00
2°	INVIERNO	2.00	0.00	1.00
	PRIMAVERA	1.00	0.00	0.00
	VERANO	1.00	0.00	2.00
	OTOÑO	2.00	2.00	1.00
3°	INVIERNO	1.00	2.00	2.00
	PRIMAVERA	2.00	1.00	2.00
	VERANO	3.00	6.00	4.00
	OTOÑO	4.00	5.00	5.00
4°	INVIERNO	2.00	4.00	3.00
	PRIMAVERA	3.00	1.00	3.00

	<b>VERANO</b>	4.00	2.00	2.00
	<b>OTOÑO</b>	4.00	4.00	2.00

Tabla V.2: Número de especies (Riqueza) estacional de los micromamíferos en 3 ambientes del Parque Nacional Lihué Calel durante los períodos de muestreo.

INDICE		N <sub>1</sub>		
Períodos	Estación	BOSQUE	ROQUEDAL	ARBUSTAL
1°	INVIERNO	0.00	1.01	1.01
	PRIMAVERA	2.45	0.00	1.01
	VERANO	2.00	0.00	1.89
	OTOÑO	1.89	0.00	1.01
2°	INVIERNO	1.89	0.00	1.01
	PRIMAVERA	1.01	0.00	0.00
	VERANO	1.01	0.00	2.00
	OTOÑO	2.00	2.00	1.01
3°	INVIERNO	1.00	1.75	1.36
	PRIMAVERA	2.00	1.01	1.57
	VERANO	2.66	4.08	1.91
	OTOÑO	2.47	3.49	2.23
4°	INVIERNO	1.72	3.29	1.58
	PRIMAVERA	2.91	1.00	2.83
	VERANO	3.57	1.89	2.00
	OTOÑO	2.69	3.07	2.00

Tabla V.3: Número de especies abundantes estacional de los micromamíferos en 3 ambientes del Parque Nacional Lihué Calel durante los períodos de muestreo.

INDICE		N <sub>2</sub>		
Períodos	Estación	BOSQUE	ROQUEDAL	ARBUSTAL
1°	INVIERNO	0.00	1.02	1.02
	PRIMAVERA	2.17	0.00	1.02
	VERANO	2.00	0.00	1.80
	OTOÑO	1.80	0.00	1.02
2°	INVIERNO	1.80	0.00	1.02
	PRIMAVERA	1.02	0.00	0.00
	VERANO	1.02	0.00	2.00
	OTOÑO	2.00	2.00	1.02
3°	INVIERNO	1.00	1.60	1.20
	PRIMAVERA	2.00	1.02	1.38
	VERANO	2.40	3.13	1.45
	OTOÑO	3.05	3.00	1.73
4°	INVIERNO	1.56	2.78	1.29
	PRIMAVERA	2.81	1.00	2.67
	VERANO	3.24	1.80	2.00
	OTOÑO	2.14	2.57	2.00

Tabla V.4: Número de especies muy abundantes estacional de los micromamíferos en 3 ambientes del Parque Nacional Lihué Calel durante los períodos de muestreo.

En términos generales los modelos mixtos muestran que existe un efecto del período y de las temporadas del año en los valores del índice  $N_0$ . El tercer y cuarto período presentaron valores de riqueza significativamente mayores con respecto al primer y segundo período ( $p < 0.001$ ). En menor medida, durante el otoño se registraron valores significativamente mayores que durante el invierno y la primavera ( $p < 0.05$ ). La riqueza ( $N_0$ ) se mantuvo constante entre los ambientes del área de estudio.

Los valores del índice  $N_1$  no presentaron diferencias significativas entre ambientes ni entre temporadas del año. Sin embargo dichos valores fueron significativamente mayores durante el tercer y cuarto período respecto del primer y segundo período ( $p < 0.05$ ).

Por último, los valores del índice  $N_2$ , fueron significativamente mayores en el cuarto y, en menor medida, en el tercer período con respecto al primer y segundo período ( $p < 0.001$  y  $p < 0.05$ , respectivamente). No presentaron diferencias significativas entre las temporadas del año y fueron significativamente mayores en el bosque en comparación con el roquedal ( $p < 0.05$ ).

### 5.3.3. Densidades

Los valores densidades más altos para todas las especies de micromamíferos se dieron en el bosque. Los valores máximos corresponden al otoño en todos los ambientes (Tabla V.5).

	<i>A. azarae</i>	<i>A. dolores</i>	<i>C. musculus</i>	<i>G. griseoflavus</i>	<i>E. typus</i>	<i>T. pallidior</i>
<b>INVIERNO</b>						
<b>Bosque</b>	0.52	3.65	0.00	14.58	0.00	0.00
<b>Arbustal</b>	0.30	0.00	0.30	10.12	0.89	0.00
<b>Roquedal</b>	0.00	1.49	1.19	2.38	6.85	0.30
<b>PRIMAVERA</b>						
<b>Bosque</b>	3.13	6.77	0.00	4.69	0.00	0.00
<b>Arbustal</b>	0.00	0.00	0.60	2.68	0.00	0.30
<b>Roquedal</b>	0.00	0.60	0.00	0.30	0.00	0.30
<b>VERANO</b>						
<b>Bosque</b>	5.73	8.33	0.00	15.10	0.00	0.52

<b>Arbustal</b>	0.89	0.30	0.00	9.52	0.60	0.00
<b>Roquedal</b>	0.30	0.60	0.89	3.87	1.49	0.89
<b>OTOÑO</b>						
<b>Bosque</b>	6.25	9.38	0.52	32.81	0.52	0.52
<b>Arbustal</b>	0.89	0.00	0.30	18.15	5.06	0.30
<b>Roquedal</b>	0.60	1.79	1.19	7.74	7.74	0.60

Tabla V.5: Valores de densidad de micromamíferos (ind. / ha.) calculados estacionalmente para cada ambiente del Parque Nacional Lihué Calel.

Agrupando todas las especies y promediando los valores de todos los períodos de muestreo para cada estación encontramos que los valores mínimos y máximos en el ambiente de roquedal fueron 1.19 ind/ha. y 19.64 ind/ha., respectivamente. En el arbustal, 3.57 ind/ha. y 24.70 ind/ha., respectivamente. En el bosque, 14.58 ind/ha. y 50 ind/ha., respectivamente. En todos los casos los valores mínimos se dieron durante la primavera y los valores máximos durante el otoño.

#### 5.3.4. Variaciones en la abundancia

Los resultados de los modelos mixtos muestran que la abundancia de *G. griseoflavus* presentó variaciones significativas entre períodos, entre temporadas y entre ambientes. A partir de los contrastes a posteriori se encontró que los valores de abundancia de esta especie fueron significativamente menores durante el primer y segundo período de muestreo al compararlos con el tercer y con el cuarto período ( $p < 0,000001$ , múltiples contrastes). El tercer período presentó valores significativamente mayores que el cuarto ( $p < 0,000001$ , múltiples contrastes). Durante el otoño se obtuvieron los valores significativamente más altos de abundancia con respecto a las demás temporadas y durante la primavera se obtuvieron los valores significativamente más bajos ( $p < 0,000001$ , múltiples contrastes). En cuanto a los ambientes, se encontraron diferencias significativas en los valores de abundancia entre bosque y roquedal, siendo mayores en el primero ( $p < 0,000001$ , múltiples contrastes).

La abundancia de *E. typus* presentó variaciones significativas entre períodos, entre temporadas y entre ambientes. Con respecto al tercer y cuarto período, durante el primer y segundo período, los valores de abundancia fueron significativamente menores ( $p < 0,001$ , múltiples contrastes). En cuanto a las temporadas, durante el otoño se registraron valores

significativamente mayores que durante verano e invierno ( $p < 0.00001$  y  $p = 0.03$ , múltiples contrastes). A su vez, durante el invierno los valores fueron significativamente mayores que durante el verano ( $p < 0.05$  múltiples contrastes). Por otra parte entre los ambientes, se dieron diferencias significativas entre el roquedal y el bosque ( $p < 0.01$  múltiples contrastes), siendo mayores en el primero.

Los valores de abundancia de *A. dolores* fueron significativamente mayores durante el tercer período con respecto al primero ( $p < 0.001$ , múltiples contrastes). Por otra parte, no existió una variación significativa entre las temporadas. En cuanto a los ambientes, el bosque presentó valores significativamente mayores que el arbustal y el roquedal ( $p < 0.001$ , múltiples contrastes).

La abundancia de *A. azarae* fue significativamente mayor durante el tercer período respecto del segundo y del primero ( $p < 0.05$ , múltiples contrastes). En cuanto a las temporadas, durante el invierno las abundancias fueron significativamente menores con respecto a otoño y verano ( $p < 0.05$ , múltiples contrastes). Entre los ambientes el bosque presentó valores significativamente mayores que los demás ambientes ( $p < 0.00001$ , múltiples contrastes).

Por último los valores de abundancia de *C. musculus* y *T. pallidior* no presentaron diferencias significativas entre los períodos de muestreo. Lo mismo sucedió entre las temporadas y los ambientes ( $p > 0,05$ ).

#### **5.4. DISCUSIÓN**

Las fluctuaciones temporales de los micromamíferos estuvieron relativamente sincronizadas con las temporadas del año, sin embargo, fueron muy variables entre los períodos. La abundancia de cada una de las especies de micromamíferos que componen al ensamble, la riqueza y la diversidad que caracteriza a dicho ensamble presentaron variaciones muy marcadas dando lugar a una gran diferencia entre los dos primeros períodos de muestreo y los dos segundos. Durante la primavera de 2009 y el verano de 2010 (fines del segundo período) se observaron los valores más bajos de abundancia y la menor riqueza de especies.



Luego hubo un aumento notorio durante el verano de 2011. Sin embargo hacia el final (primavera de 2011) hubo un leve descenso en la abundancia de cada una de las especies. En particular, *G. griseoflavus*, *Eligmodontia typus* y *Akodon dolores* fueron las especies más abundantes. El bosque fue el ambiente que presentó los valores más altos de densidad.

Estos resultados tan variables interanualmente no permiten sacar conclusiones en cuanto a la época del año que presenta más segregación y coexistencia de especies. Sin embargo si focalizamos la atención en los dos últimos años del estudio (en los cuales al ser mayor la abundancia de las especies es posible visualizar un patrón) se ve que el verano y el otoño serían las temporadas más favorables en las cuales la coexistencia de varias especies de roedores es más notoria, reflejado en los valores relativamente más altos que describen la riqueza y la diversidad estructural del ensamble. Este patrón es muy común en regiones semiáridas donde la productividad primaria y, en consecuencia, la diversidad y abundancia de especies está controlada por las precipitaciones (Brown 1973, Polis 1991, Rosenzweig 1968).

En los últimos 6 años, durante los cuales estuvo presente una sequía prolongada (ver capítulo 3), el área experimentó una disminución en los valores de densidad de micromamíferos principalmente en el arbustal. Estudios previos muestran que, durante el año 2005 (un año seco precedido por un año con lluvias por arriba de la media anual), las densidades fueron mucho mayores alcanzando un valor máximo de 98 ind/ha durante el verano (Bisceglia 2006). Mientras que durante el período 2006 - 2007 (un año seco precedido por un año seco), los valores máximos fueron de 55.09 ind./ha, y fueron alcanzados durante el otoño (Nussbaum 2008) y durante el período 2007 – 2008 (período inmediatamente anterior al inicio de este estudio), Pereira (2009) registró valores máximos de 41.37 ind/ha. durante el verano. Por último promediando los 4 años que duró este estudio se registraron valores máximos de 24.7 ind./ha. durante el otoño.

Estudios realizados en otros sistemas semiáridos (Corbalán 2004; Tabeni 2006, Ojeda et al 2011), mostraron variaciones interanuales en los valores de densidad. Por otra parte dichos estudios muestran que los mayores valores de densidad se dieron durante el otoño, coincidiendo con lo observado en este estudio en todos los tipos de ambientes. En este sentido se podría pensar que el verano y el otoño serían épocas más favorables en cuanto a disponibilidad de recursos para mantener ensambles con valores de densidad relativamente altos, lo cual coincide con lo antedicho.

El índice que determina el número de especies muy abundantes ( $N_2$ ) fue el que presentó valores significativamente mayores en el bosque con respecto al roquedal, mientras que la riqueza ( $N_0$ ) fue relativamente similar entre los ambientes. Los resultados de esta tesis dan idea de una carencia de un patrón definido en la riqueza por la heterogeneidad ambiental a la escala espacial analizada. En estudios previos de ensambles de micro-mamíferos de desiertos los resultados encontrados dependieron del descriptor comunitario utilizado, las variables de hábitat y el grano de la escala espacial. Corbalán (2004) encontró una fuerte asociación entre la diversidad de pequeños mamíferos (calculada como el índice de Shannon) y la heterogeneidad de hábitat a escala de parche. Sin embargo, y a pesar de mantener el grano de resolución espacial, un cambio en la extensión de la escala mostró resultados completamente opuestos, donde la diversidad de pequeños mamíferos no se pudo explicar por la heterogeneidad del hábitat (Tabeni 2006) sino a través de la auto-ecología de cada especie de forma independiente. Por último Rodríguez (2011) amplió la extensión del área de estudio así como también los potenciales factores causales de dicho patrón, pero manteniendo el grano espacial, y tampoco se encontró una asociación a escala de parche entre ningún descriptor comunitario y ninguna de las variables ambientales consideradas.

La distribución diferencial de las especies que componen un ensamble entre los distintos hábitat es un reflejo de las diferencias en los requerimientos de nicho que necesitan cada una de ellas (Corbalán et al. 2006; Tabeni y Ojeda 2005). Si bien la composición de especies fue similar entre los ambientes, la abundancia relativa de cada una de ellas mostró un cierto grado de variabilidad entre los mismos. Así, *G. griseoflavus* fue más abundante en el bosque respecto del roquedal, *E. typus* fue más abundante en el roquedal y las dos especies del género *Akodon* fueron más abundantes en el bosque. Esto podría deberse a la probabilidad diferencial de encontrar microhábitat aptos en cada uno de los ambientes y que los mismos puedan ser ocupados por un mayor número de ejemplares.

Las variaciones en las precipitaciones y por ende en la disponibilidad de alimentos y cobertura vegetal, entre otras cosas, pueden ser percibidas de diferente manera por las especies de micromamíferos. Al comparar entre períodos con niveles de humedad relativamente diferentes (los dos primeros contra los dos últimos) se observaron cambios en los valores de abundancia de algunas especies estudiadas. Mientras que *G. griseoflavus* fue capturada en todos los períodos, *C. musculus* sólo lo fue durante los períodos relativamente más húmedos

(los últimos). Por lo tanto ambas especies presentan una respuesta diferencial ante los cambios en las condiciones ambientales que se vio traducida en la dinámica de la abundancia poblacional.

En los siguientes capítulos se discute sobre la relación entre los valores de abundancia aquí presentados y los factores climáticos y ambientales que influyen sobre las variaciones temporales y espaciales. De esta forma podremos encontrar información complementaria que justificará más en detalle cuáles son los condicionantes responsables de estas variaciones en los niveles de abundancia y la estructura del ensamble de roedores que habitan el área.

## CAPITULO VI

### LA INFLUENCIA DE LA VARIABLES CLIMÁTICAS SOBRE LA ABUNDANCIA DE ROEDORES

#### 6.1. INTRODUCCIÓN

Las condiciones medioambientales en sistemas áridos como temperaturas extremas, insolación, alta evapotranspiración y bajas precipitaciones, representan desafíos inusuales para los organismos. Los habitantes de estas áreas poseen una variedad de adaptaciones a la aridez que incluyen la independencia hídrica, las vías fotosintéticas y metabólicas novedosas, la actividad nocturna, el uso de madrigueras u otros refugios térmicos y el sopor estival.

Las interacciones bióticas como competencia y depredación, o factores abióticos como la precipitación, juegan papeles significativos en los ensambles de micromamíferos. El control comunitario fue abordado desde la visión “descendente” (top-down) y desde la visión “ascendente” (bottom-up) (*sensu* Hunter y Price 1992, Power 1992). El control “descendente” es mediado por los consumidores como los depredadores y herbívoros, quienes controlarían la biomasa de los productores en los niveles tróficos inferiores, particularmente plantas y herbívoros. Tal control implica que los consumidores pueden regular la abundancia de sus presas y potencialmente reducir la presión sobre los productores (i.e., el “mundo es verde”) (Hairston et al. 1960). Por otro lado, los productores pueden estar fuertemente limitados por los recursos disponibles (e.g., nutrientes, agua) y pueden restringir a sus consumidores. En tales casos, el control es “ascendente” y causado principalmente por factores abióticos (Hunter y Price 1992). Meserve et al 2003 proponen que la influencia de los controles “descendentes” y “ascendentes” pueden variar en el tiempo en un mismo sitio. En regiones áridas y semiáridas que están sujetas a fuertes variaciones interanuales en la precipitación, como aquéllas que resultan de El Niño – Oscilación del Sur (ENOS), parecen ser un caso donde el control “ascendente” y “descendente” puede cambiar abruptamente entre años. En las regiones áridas y semiáridas del lado occidental de Sudamérica, la mayoría de los años se caracterizan por ser períodos sin ENOS, donde las bajas precipitaciones estacionales limitan la

productividad. En estos períodos el control es “ascendente” y la competencia interespecífica puede ser particularmente severa.

Estos eventos también involucran componentes espaciales y temporales (Polis et al. 1996) y demuestran la importancia de los pulsos de recursos (Ostfeld & Keesing 2000). Tales sistemas son particularmente informativos en el intento por comprender la naturaleza de las relaciones comunitarias y el significado de la escala espacial y temporal (Polis et al. 1997, Holmgren et al. 2001). En la mayoría de los modelos que suponen pulsos de recursos, las precipitaciones conllevan a la germinación, crecimiento y reproducción de las plantas. Por ende, se produce un aumento de semillas, frutos y hojas, entre otras fuentes de alimentos, llevando a un incremento en la población de roedores del desierto.

Dado que muchos roedores del desierto, a partir de las plantas, obtienen comida, agua y refugios, es lógico pensar que las fluctuaciones en las poblaciones de los roedores están muy ligadas a la variación en la producción de plantas y, por ende también a las variaciones en las precipitaciones. Se han realizado estudios comparativos de parches de hábitat relativamente uniformes a lo largo de un gradiente geográfico de variación en las precipitaciones (Rosenzweig y Winakur 1969, Rosenzweig 1973, Brown 1975, M'Closkey 1978, Price 1978, Brown et al. 1979, Kotler y Brown 1988, Price y Podolsky 1989). En estos estudios geográficos, quedó demostrado que la dinámica poblacional de los roedores y la estructura de la comunidad se ven afectadas por otros factores además de la precipitación y la disponibilidad de alimentos. Hábitats cercanos con precipitaciones casi idénticas pueden diferir notablemente en abundancia y composición de especies de roedores. Por lo general, estas diferencias parecen reflejar la variación en el riesgo de depredación (Rosenzweig and Winakur 1969, Rosenzweig 1973, Price 1978, Thompson 1982, Kotler 1984, Kotler y Brown 1988, Brown 1989). De esta manera, surge la posibilidad que las poblaciones de roedores son reguladas no sólo por un mecanismo bottom up (disponibilidad de recursos), sino también por un mecanismo top down (presencia de depredadores).

Ernest et al. (2000) demostraron que la dinámica de las plantas y los roedores son fuertemente influenciadas por las lluvias de verano y las correlaciones entre la precipitación, las plantas, y roedores no se pueden detectar a menos que dichas precipitaciones y su naturaleza sean tenidas en cuenta. Además, es probable que los parásitos, las enfermedades y otros factores bióticos puedan provocar efectos no lineales, complicando u ocultando

cualquier efecto sobre los roedores o los otros consumidores. Por otra parte, las fluctuaciones poblacionales de los roedores no sólo dependen de la disponibilidad de recursos alimenticios sino también de otros factores, tanto abióticos como bióticos, tales como los fenómenos climáticos extremos y los depredadores (Brown y Ernest 2002).

En este capítulo comenzaremos por evaluar los factores abióticos que tienen incidencia en la dinámica poblacional de las especies de roedores cricétidos. El objetivo es evaluar la influencia de los parámetros climáticos (descritos en el capítulo 3) sobre las variaciones de abundancia de las especies de roedores más abundantes en el Parque Nacional Lihué Calel.

Se pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

H1: La abundancia de los roedores sigmodontinos depende, aunque con cierto desfase temporal, de las condiciones climáticas del área, principalmente de aquellas que determinan la pérdida de agua por parte del sistema.

P1: Las abundancias de roedores sigmodontinos serán mayores cuando la evapotranspiración sea menor (menor pérdida de agua por parte del sistema) y/o presente mayor demora temporal.

H2: La abundancia de las especies de roedores sigmodontinos del ensamble depende de la ocurrencia de episodios relativamente continuos de precipitación.

P2: Las abundancias de roedores sigmodontinos serán mayores con una menor variabilidad relativa de las precipitaciones promedio.

## **6.2. METODOLOGÍA**

Las abundancias de las especies de roedores se estimaron a partir de muestreos estacionales de captura – marcado – recaptura durante los cuatro años que duró el estudio (ver detalles de diseño en el capítulo 5). Los parámetros climáticos fueron obtenidos de la estación meteorológica ubicada en el Parque Nacional Lihué Calel (ver capítulo 3).

Para analizar si la variación de la abundancia de las especies de roedores más abundantes depende de los factores climáticos, se utilizaron modelos mixtos generalizados con distribución binomial. Para la construcción de dichos modelos se consideraron, en todos los casos, como factores fijos y estructurales a los períodos de muestreo (desde julio de un año a

junio del año siguiente), al ambiente y a las estaciones del año (temporadas). Se realizó una selección de modelos múltiples a partir de las covariables climáticas. Para ello se utilizaron las registradas durante el momento de cada muestreo de micromamíferos y las registradas con un desfase temporal de una, dos, tres y cuatro temporadas anteriores a la de cada muestreo. Quedando como covariables: precipitación de la misma estación (PP), precipitación de temporadas anteriores (PP\_1, PP\_2, PP\_3 y PP\_4), temperatura (Temp), temperatura de temporadas anteriores (Temp\_1, Temp\_2, Temp\_3 y Temp\_4), evaporación potencial ajustada (ETPajust) y evapotranspiración potencial ajustada de temporadas anteriores (ETPajust\_1, ETPajust\_2, ETPajust\_3, ETPajust\_4). Además, se consideró a la continuidad de las precipitaciones (expresada como coeficientes de variación) como otra covariable para la elaboración de los modelos. Así,  $cv_{1est-ant}$  (es el coeficiente de variación entre las precipitaciones durante esa temporada muestreo y las precipitaciones durante la temporada anterior) y el  $cv_{4est-ant}$  (es el coeficiente de variación entre las precipitaciones durante esa temporada de muestreo y las precipitaciones durante la temporada del año anterior). En dichos modelos, el componente aleatorio incluye la identidad de la grilla para dar cuenta de la repetición de las mediciones realizadas sobre la misma grilla a lo largo de las temporadas de muestreo. La consideración en el diseño de las medidas repetidas permite dar cuenta adecuadamente de la variabilidad en la abundancia de roedores, de manera tal de poder evaluar los efectos principales de los factores con mayor poder estadístico. Los análisis fueron realizados utilizando la biblioteca lme4 (Bates y Maechler 2010), del paquete estadístico R. Se evaluaron todos los modelos posibles de un tamaño  $\leq$  a 4 covariables y controlando la multicolinealidad impidiendo la inclusión de covariables con un  $VIF \geq 5$ . Este procedimiento a partir de una selección de modelos utilizando la función “dredge” de la biblioteca MuMIn (Barton 2013) del paquete estadístico R. Se utilizó el índice de Akaike (AIC), que expresa un compromiso entre el grado de ajuste y la complejidad del modelo, seleccionando el modelo con menor índice y considerando aquellos con un  $\Delta AIC < 2$  como equivalentes. Estos modelos fueron elaborados para *Graomys griseoflavus*, *Eligmodontia typus* y *Akodon dolores*. El resto de las especies presentaron valores muy bajos de abundancia, no permitiendo un buen ajuste de los modelos. A esta escala se utilizó como variable de respuesta la presencia de cada especie de roedor, ya que el número de capturas por trampa fue demasiado bajo.

### 6.3. RESULTADOS

La tabla 1 muestra las variables que tuvieron un efecto significativo en la variación de la abundancia de las 3 especies más abundantes de roedores. En todos los casos los modelos resultantes estuvieron constituidos por el factor aleatorio grilla anidado en período y por una de las covariables climática y, además, por los factores fijos estación del año, ambiente y período de muestreo.

El modelo que mejor ajusta para la variación de la abundancia de *G. griseoflavus*, muestra que la continuidad de las precipitaciones de una estación a la siguiente (cv\_1est\_ant) tuvo un efecto positivo sobre la variación de la abundancia (Tabla 1). Por otra parte, el segundo modelo que mejor ajusta a la variación en la abundancia de esta especie está constituido por la evaporación potencial ajustada de 3 estaciones anteriores a la temporada de muestreo (ETPajust\_3), presentando un efecto positivo. Este modelo se ajusta mucho menos que el primer modelo (Delta AICc = 5.92).

El mejor modelo que explica la variación en la abundancia de *E. typus* está constituido por la ETPajust\_3. Y con mucho menor peso, los modelos que siguen están conformados por el cv\_1est\_ant y por la ETPajust\_4, respectivamente; estableciendo un efecto positivo por parte de cv\_1est\_ant y un efecto negativo de ETPajust\_4. Estos últimos modelos son significativamente diferentes al primer modelo (Delta AICc = 4.76 y Delta AICc = 6.53, respectivamente) (Tabla 1).

Por último, la variación de la abundancia de *A. dolores* estuvo relacionada negativamente con la Temp\_2 (Tabla VI.1).

Covariable climática en el Modelo	Estimador	Error std.	p	gl	Devianza	AICc	Delta AICc	Weight (peso)
<i>Graomys griseoflavus</i>								
cv_1est_ant	0.023	0.0026	<0.001	11	38.56	126.60	0.00	0.95
ETPajust_3	0.057	0.007	<0.001	11	44.48	132.50	5.92	0.049
<i>Eligmodontia typus</i>								
ETPajust_3	0.071	0.015	<0.001	11	5.34	93.30	0.00	0.87
cv_1est_ant	0.0023	0.00047	<0.001	11	10.11	98.10	4.76	0.08
ETPajust_4	-0.18	0.04	<0.001	11	11.88	99.9	6.53	0.033



<i>Akodon dolores</i>								
Temp_2	-2.88	0.65	<0.001	11	16.92	104.90	0.00	0.99

Tabla VI.1: Variables climáticas y parámetros estadísticos de los modelos que mejor explican la variación en la abundancia de cada una de las especies de roedores. En todos los modelos están incluidos los factores fijos estación, año de muestreo y ambientes y el factor aleatorio grilla anidado en período.

## 6.4. DISCUSIÓN

Las adaptaciones fisiológicas y morfológicas y los requerimientos de nicho que presentan los integrantes de un mismo ensamble pueden dar lugar a respuestas heterogéneas frente a los mismos eventos climáticos (Meserve et al., 2003; Meserve et al., 1995; Brown y Heske, 1990). Entre las adaptaciones fisiológicas, están las involucradas en los procesos de pérdida de agua por evaporación, producción de agua metabólica y maximización de la capacidad en concentrar la orina.

En este estudio, la dinámica poblacional de cada una de las especies de roedores estuvo influenciada por distintas variables climáticas. Así, *G. griseoflavus* fue principalmente sensible a la continuidad de las precipitaciones, *E. typus* estuvo mayormente influenciada por la evapotranspiración potencial y *A. dolores*, por la temperatura.

Entre las especies del ensamble es probable que existan diferencias entre los mecanismos fisiológicos y ecológicos involucrados debido a la compleja interacción entre la masa corporal, los horarios de actividad, hábitats y la dieta que presentan cada una de ellas. Si bien la mayoría de las especies presentan estrategias ventajosas para vivir en ambientes desérticos, como los horarios de actividad nocturnos y la omnivoría, hay ciertas diferencias que las hacen más o menos sensibles a la disponibilidad de agua.

En particular, *G. griseoflavus*, tiene una tendencia a la folivoría a diferencia de las otras dos especies que tienden a la insectivoría, esto podría explicar la dependencia a la continuidad de las precipitaciones que presenta esta especie disminuyendo la producción de recursos alimenticios. Por otra parte, *E. typus*, a diferencia de las otras especies, habita ambientes abiertos los cuáles son más sensibles a la pérdida de agua evapotranspiración. Por último, *A. dolores* es la especie que presenta hábitos crepusculares en comparación con las

otras dos y es el momento del día en el cual la temperatura es relativamente mayor que durante los períodos nocturnos, por ende cuanto mayor sea la temperatura mayor es la probabilidad de perder agua corporal y, por lo tanto, peores son las condiciones para la supervivencia.

Las precipitaciones en sistemas semi-áridos se caracterizan por ser discontinuas, muy variables e impredecibles (Noy Meir 1973). Como se ha visto en el capítulo 3 de esta tesis, el patrón de distribución de las precipitaciones entre las estaciones del año fue cambiando año a año. En los dos últimos años, hubo una continuidad de períodos relativamente más húmedos (durante las estaciones cálidas), dando lugar a condiciones favorables de humedad sostenida en el tiempo. Los resultados aquí presentados estarían indicando que la intensidad de las precipitaciones como tal no tiene un efecto directo sobre la variabilidad en la abundancia de los roedores cricétidos, sino la continuidad de las mismas y la combinación de estas con la temperatura expresadas como evapotranspiración. En este sentido los resultados estarían apoyando las hipótesis 1 y 2 de esta tesis.

Hubo un desfase temporal entre las variaciones de las condiciones climáticas y la variación en la abundancia de roedores cricétidos. Estos resultados sugieren que este retraso puede deberse a que las especies de cricétidos responden a cambios en la cobertura de vegetación la cual, entre otras cosas, es utilizada principalmente como alimento y refugio para evadir a los depredadores. Respuestas desfasadas entre variaciones en las precipitaciones y fluctuaciones de la abundancia poblacional de roedores, han sido descritas frecuentemente en poblaciones de micromamíferos desérticos tanto en Chile como en Australia (Meserve et al., 2003, Letnic et al., 2005). En dichos estudios se plantea que la regulación de las poblaciones está dada por un mecanismo “botton – up”, lo cual es esperable en ambientes áridos donde los nutrientes y los recursos alimenticios son limitantes. En el caso de esta tesis no es posible afirmar si este tipo de mecanismo es el que está actuando ya que para ello se necesitan más años de seguimiento. Este estudio, al ser a mediano plazo, sólo permitió identificar qué factores climáticos estarían influyendo más directamente sobre las fluctuaciones poblacionales experimentadas durante esos años entre las especies de roedores más abundantes que componen el ensamble.

Generalmente, la declinación anual de las poblaciones de roedores se atribuye a la pérdida de cobertura vegetal, la reducción de los recursos, a las heladas o a las bajas

temperaturas que causan un incremento de la mortalidad y un cese de la reproducción (Crespo 1966; Mills et al. 1991, 1992; Calisher et al. 2005). En este caso en particular, las lluvias estarían actuando indirectamente sobre la densidad poblacional a través de la vegetación. Dicho fenómeno fue ampliamente estudiado en muchas especies tanto a una escala estacional (Ernest et al. 2000; Stenseth et al. 2003; Calisher et al. 2005), como a una escala interanual (Meserve et al. 2003; Stenseth et al. 2003; Holmgren et al. 2006). En el próximo capítulo se describe cómo las características del ambiente tienen un efecto sobre la variabilidad de la abundancia de los roedores, entre otras cosas, al modificarse la cobertura vegetal de algunas formas de vida a lo largo de los años.

## CAPITULO VII

### LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT Y LA VARIACIÓN DE LA ABUNDANCIA DE MICROMAMÍFEROS A DOS ESCALAS ESPACIALES

#### 7.1. INTRODUCCION

El conocimiento acerca del uso o selección de hábitat por parte de los organismos es útil para entender los sistemas ecológicos así como para predecir cambios en la estructura de la comunidad (Dunning *et al.*, 1995). El hábitat se define como el área de un paisaje en el que se dan los requerimientos necesarios de comida, refugio y reproducción para una población de una especie determinada (Bos y Carthew 2003). El uso del hábitat implicaría la manera en la que una población de individuos utiliza los componentes físicos y biológicos del hábitat, mientras que la selección del hábitat es un proceso activo por el cual una especie elige entre los distintos recursos disponibles (Johnson, 1980) y suele describirse como el resultado de un compromiso evolutivo para maximizar la supervivencia y/o el éxito reproductivo a lo largo de la vida de un organismo (Krebs y Davies 1993). La selección de hábitat involucraría procesos jerárquicos relacionados con decisiones comportamentales innatas y aprendidas, mediante los cuales el animal elige qué componentes del hábitat usa (Hall *et al.* 1997). Es un proceso multiescalar, que varía desde el *macrohábitat*, entendiéndolo como el área total en la que el organismo desarrolla su ciclo vital, al *microhábitat*, que hace referencia a las características estructurales de la vegetación percibidas por el organismo (Morris 1987; Traba *et al* 2009, Jorgensen y Demarais 2009). Por lo tanto, es necesario definir las escalas espaciales y temporales en las cuales los animales realizan dicha selección para poder generar modelos adecuados que permitan inferir la presencia y la dinámica de las poblaciones a partir de determinadas variables ambientales (Oatway y Morris 2007).

Los micromamíferos constituyen una parte esencial en muchos ecosistemas terrestres ya que representan una parte importante en la dieta de aves rapaces, mamíferos de mayor tamaño y reptiles (Korpimäki *et al.* 1996, Korpimäki y Krebs 1996). Presentan además un amplio espectro en cuanto a los recursos tróficos consumidos, plantas, líquenes, hongos e invertebrados y cumplen un papel importante como dispersores de semillas (Díaz 1992, Ecke *et al.* 2002). Estas especies tienen, en muchos casos, una relación directa con el hombre al

poder llegar a constituir plagas que afectan a los sistemas agrícolas o actuar como vectores de enfermedades (Myllimaki, 1979). Sin embargo, el mantenimiento de sus poblaciones es necesario para el adecuado funcionamiento del ecosistema, por lo que establecer cuál es el uso del hábitat realizado por los micromamíferos es uno de los pasos necesarios para ello.

Los patrones de selección de hábitat de micromamíferos han sido investigados en diversos estudios, sugiriendo que la respuesta es predecible en función de características del hábitat (Rosenzweig y Winakur 1969), aunque existe desacuerdo acerca de la importancia relativa del macróhabitat y del microhábitat (Jorgensen 2004, Corbalán 2006, Corbalán y Ojeda 2004, Traba *et al.*, 2009). La escala del microhábitat resulta más adecuada para medir variaciones ambientales en parámetros directamente relacionados con los factores que intervienen en el compromiso evolutivo entre el forrajeo y el refugio (Coppeto *et al.* 2006).

El propósito de este capítulo es mostrar cómo influyen las variables del hábitat en la abundancia y la presencia de las especies de roedores más abundantes a dos escalas espaciales. Particularmente, los objetivos de este capítulo son:

- evaluar, a escala de ambiente, la relación entre el índice de vegetación mejorado (EVI) y la abundancia de las especies de roedores
- evaluar, a escala de parche, cuáles son las variables de microhábitat que tienen un efecto sobre la presencia de las especies de roedores.

De esta forma se pondrá a prueba la siguiente hipótesis y su predicción asociada:

H3: La presencia de las especies de roedores sigmodontinos depende de las características microambientales, principalmente de aquellas que se modifiquen de manera constante a lo largo del tiempo.

P3: Las variables ambientales que caracterizan los estratos más bajos del microhábitat (en términos de vegetación y condiciones del sustrato) serán las más influyentes en la variación en la presencia de roedores sigmodontinos.

## **7.2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **7.2.1. Muestreo de micromamíferos**

Para estimar la presencia y la abundancia de las especies de roedores se realizaron muestreos estacionales de captura – marcado – recaptura durante los cuatro años que duró este estudio (para más detalles de diseño ver en el capítulo 5).

### **7.2.3. Análisis a escala de ambiente (macrohábitat)**

Se obtuvieron valores promedio de EVI (índice de vegetación mejorado), como una forma de representar el grado de cobertura vegetal. Estos valores se calcularon a partir de valores extraídos de imágenes satelitales MODIS en puntos ubicados en las grillas de muestreo de roedores. Se consideraron valores de cada una de las temporadas de muestreo y valores de tres y seis meses anteriores a cada una de las temporadas de muestreo. Este índice fue utilizado como covariable en modelos mixtos generalizados de distribución binomial para conocer si la variación de la abundancia de cada una de las especies de ratones fue explicada por el EVI de la temporada de muestreo (evi\_actual), el EVI de 3 meses o el EVI de 6 meses anteriores a la temporada de muestreo (evi\_3meses y evi\_6meses, respectivamente). Para la construcción de dichos modelos se consideraron, en todos los casos, como factores fijos y estructurales a los períodos de muestreo (desde julio de un año a junio del año siguiente), al ambiente y a las estaciones del año (temporadas). Se realizó una selección de modelos múltiples a partir de las covariables del EVI antes mencionadas. En dichos modelos, el componente aleatorio incluye la identidad de la grilla para dar cuenta de la repetición de las mediciones realizadas sobre la misma grilla a lo largo de los períodos de muestreo.

### **7.2.4. Análisis a escala de parche (microhábitat)**

En un parche de 5 m de diámetro, alrededor de cada estación de muestreo donde se registró una captura, se midieron diferentes variables que conforman el microhábitat. Mediante el método de Braun – Blanquet se cuantificó la cobertura vegetal del estrato medio (de 1 a 2 m

de altura), del estrato medio-bajo (formas de vida de 30 cm a 1 m de altura) y del estrato bajo (formas de vida menores a 30 cm de altura) -para más detalle de las variables ver capítulo 4. Además, se midieron distintas variables relacionadas con los requerimientos de los roedores (e.g. número de cuevas, número de árboles y presencia de troncos caídos). Esto mismo fue realizado en parches seleccionados al azar donde había estaciones de muestreo en las que no se habían registrado capturas. Para evaluar la influencia de las variables de microhábitat sobre la presencia/ausencia de roedores en las estaciones de muestreo se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con distribución binomial, considerando como covariables a las variables de cobertura vegetal y a las variables relacionadas con los requerimientos de los roedores. Para la construcción de dichos modelos se consideraron, en todos los casos, como factores fijos a los períodos de muestreo, al ambiente y a las estaciones del año. El componente aleatorio incluye la identidad de la trampa anidada en la grilla para dar cuenta de la repetición de las mediciones a lo largo del tiempo. Los análisis fueron realizados utilizando la biblioteca lme4 (Bates y Maechler 2010), del paquete estadístico R. Se evaluaron todos los modelos posibles de un tamaño  $\leq$  a 4 covariables y controlando la multicolinealidad impidiendo la inclusión de covariables con un VIF  $\geq$  5. Este procedimiento a partir de una selección de modelos utilizando la función “dredge” de la biblioteca MuMIn (Barton 2013) del paquete estadístico R. Se utilizó el índice de Akaike (AIC), que expresa un compromiso entre el grado de ajuste y la complejidad del modelo, seleccionando el modelo con menor índice y considerando aquellos con un  $\Delta$ AIC  $<$  2 como equivalentes. Estos modelos fueron elaborados para *Graomys griseoflavus*, *Eligmodontia typus* y *Akodon dolores*. El resto de las especies presentaron valores muy bajos de abundancia, no permitiendo un buen ajuste de los modelos. A esta escala se utilizó como variable de respuesta la presencia de cada especie de roedor, ya que el número de capturas por trampa fue demasiado bajo.

### **7.3. RESULTADOS**

#### **7.3.1. A escala de ambiente**

En la tabla VII.1 se observa que, tanto para *G. griseoflavus* como para *E. typus*, el índice EVI medido con seis meses previos a la temporada de muestreo tiene un efecto significativo sobre la presencia de las mismas. Mientras que para *A. dolores*, el EVI medido

en la temporada de muestreo es el índice que tiene mayor influencia sobre la presencia de individuos de esta especie.

Especie	Covariable	Estimador	p	G.I.	Devianza	AICc	peso
<i>Graomys griseoflavus</i>	EVI_6meses	22.54	<0.00001	13	258.8	289.2	0.99
<i>Eligmodontia typus</i>	EVI_6meses	53.82	<0.00001	13	69.1	99.5	0.99
<i>Akodon dolores</i>	EVI_actual	-29.67	0.0004	13	101	131.5	0.78

Tabla VII.1: Parámetros de los modelos mixtos de las covariables que tuvieron mayor efecto en la abundancia de cada una de las especies de roedores. En todos los modelos están incluidos los factores fijos período de muestreo, estación y ambiente, y el factor aleatorio grilla anidado en período.

### 7.3.2. A escala de parche

En la tabla VII.2 se observan las covariables de los modelos seleccionados que tuvieron un efecto significativo sobre la presencia de cada una de las especies de roedores más abundantes. Tanto para *G. griseoflavus* como para *A. dolores* los tres modelos mostrados en la tabla VII.2 tienen el mismo grado de parsimonia ( $\Delta AIC < 2$ ) y por lo tanto explican por igual la presencia de estos roedores.

La presencia de *G. griseoflavus* estuvo fundamentalmente determinada por el porcentaje de cobertura de suelo desnudo rocoso suelto con fragmentos de piedras menores a 10 cm de diámetro (SDRS<10cm), el porcentaje de cobertura de las herbáceas no graminiformes del estrato bajo (HNG.EB) y el canopeo del estrato medio (CANOPEO.EM).

El porcentaje de cobertura de las herbáceas graminiformes del estrato medio bajo (HGR.EMB), tuvieron un efecto significativo en combinación con el porcentaje de enredaderas (ENR) en la presencia de *E. typus*. En menor medida, el porcentaje de cobertura de las herbáceas no graminiformes del estrato medio bajo (HNG.EMB), el SDRS con piedras de un diámetro mayor a 10 cm. (SDRS>10cm) tuvieron un efecto sobre la presencia de dicha especie de roedor.

El porcentaje de suelo cubierto (SC), el porcentaje de cobertura de las herbáceas graminiformes del estrato bajo (HGR.EB), el porcentaje de cobertura de las enredaderas (ENR), los Arbustos del estrato medio bajo (ArbEMB) tuvieron un efecto significativo en la presencia de *A. dolores*.



Si bien todos los modelos presentaban como variables fijas y estructurales a la estación, el ambiente y el período de muestreo, éstas no tuvieron un efecto significativo al combinarlas con las covariables de microhábitat.

VARIABLES DE MICROHÁBITAT EN LOS MODELOS	g.l.	AICc	Delta AICc	Peso
<i>Graomys griseoflavus</i>				
SDRS <10cm	12.00	930.8	0	0.092
HNG.EB + SDRS <10cm	13.00	930.8	0.03	0.090
CANOPEO EM + SDRS <10cm	13.00	930.9	0.14	0.085
<i>Eligmodontia typus</i>				
ENR + HGR.EMB	13	325	0	0.25
HGR.EMB + HNG.EMB	13	327.3	2.30	0.08
HGR.EMB	12	327.8	2.79	0.06
HGR.EMB + SDRS>10cm	13	327.8	2.81	0.04
<i>Akodon dolores</i>				
HGR.EB + SC	13	433.8	0	0.13
ENR + SC	13	433.9	0.10	0.13
ArbEMB + SC	13	434.6	0.80	0.09

Tabla VII.2: Parámetros de la selección múltiple de los modelos mixtos de las covariables que tuvieron mayor efecto en la presencia de cada una de las especies de roedores. En todos los modelos están incluidos los factores fijos período de muestreo, estación y ambiente, y el factor aleatorio trampa anidado en grilla. Variables: SDRS<10cm (suelo desnudo rocoso suelto con fragmentos de piedras menores a 10 cm de diámetro), HNG.EB (herbáceas no graminiformes del estrato bajo), CANOPEO.EM (canopeo del estrato medio), HGR.EMB (herbáceas graminiformes del estrato medio bajo), enredaderas (ENR), HNG.EMB (herbáceas no graminiformes del estrato medio bajo), SC (suelo cubierto).

En la tabla VII.3 se observan los valores parámetros que describen a las covariables de los modelos que mejor se ajustan a la presencia de roedores de cada una de las especies. El porcentaje de SDRS<10cm tuvo un efecto negativo sobre la presencia de *G. griseoflavus*. El porcentaje de ENR tuvo un efecto positivo sobre la presencia de *E. typus*. Mientras que el porcentaje de cobertura de HGR.EMB tuvo un efecto negativo. Por último, el porcentaje de cobertura de HGR.EB y el porcentaje de SC tuvieron un efecto positivo en la presencia de *A. dolores*.

VARIABLES DE LOS MEJORES MODELOS	ESTIMADOR	p
<i>Graomys griseoflavus</i>		
SDRS<10cm	-6,82	0,00013
HNGEB	-1,96	0,006
CANOPEO EM	0,769	0,062

<i>Eligmodontia typus</i>		
ENR	22,82	0,014
HGR.EMB	-6,07	0,002
<i>Akodon dolores</i>		
HGR.EB	4,007	0,03
SC	3,91	0,002
ENR	3,38	0,1
ArbEMB	-3,03	0,007

Tabla VII.3: Parámetros de las covariables de los mejores modelos mixtos seleccionados.

#### 7.4. DISCUSION

Según Corbalán et al (2006), para estas especies de roedores, la densidad poblacional es un buen indicador de la aptitud del hábitat. La variación en abundancia de pequeños mamíferos, de acuerdo a lo que han encontrado estudios previos, responde a características simples de macrohábitat tales como tipo de ambiente, cobertura vegetal, historia de uso antrópico (Morris 1987, Jorgensen y Demarais 1999, Copetto et al. 2006, Corbalán 2006).

Las escalas de micro- y macrohábitat pueden representar enfoques complementarios para la comprensión de los patrones del uso del espacio y distribución de las especies (Stevens y Tello 2009). La segregación del hábitat es uno de los principales mecanismos que permite la coexistencia de especies en distintos grupos de animales (Schoener 1974, Rosenzweig 1981). Estudios realizados en la ecorregión del Monte, muestran que podría existir una segregación en el hábitat entre las diferentes especies del ensamble (Corbalán, 2004, Corbalán y Ojeda 2004, Corbalán 2006, Tabeni et al. 2007). Estas ocupan el ambiente de manera no aleatoria, estando asociadas no sólo a ciertos tipos de hábitats sino también características ambientales dentro de los mismos.

Las características a escala de ambiente del área de estudio fueron cambiando a lo largo de los cuatro años de muestreo (ver capítulo 4). El valor del índice EVI fue más bajo durante el primer año y más alto durante los últimos dos años en comparación con el promedio histórico. Los resultados presentados en este capítulo muestran una respuesta retrasada de dos temporadas en la abundancia de *Graomys griseoflavus* y *Eligmodontia typus* a los cambios de la cobertura vegetal (expresada con el índice EVI). La explicación dicha relación podrá deberse a que ambas especies de roedores necesitan buenas condiciones para

reproducirse en términos de disponibilidad de alimento que se traduce en una alta cobertura vegetal. Mientras que la abundancia de *Akodon dolores* responde a la cobertura de vegetación sin retraso y de manera negativa. Esta relación poco esperada pudo haberse dado por que existen efectos no medidos ni evaluados en estos análisis. Podría estar dándose el caso de que condiciones de mayor EVI estén favoreciendo a alguna especie (por ejemplo un depredador u otra especie de roedor de mayor jerarquía) que esté perjudicando a *Akodon dolores*. Otra explicación plausible es que este índice no discrimina por estrato y la cobertura que le resulta importante a esta especie no es la que refleja el EVI en sus valores.

La aptitud del hábitat, en términos de cobertura vegetal, podría ser condicionante para el crecimiento poblacional de las especies más vulnerables a la depredación. Parches con mayor cobertura vegetal ofrecen a estos animales refugio, disminuyendo el riesgo de depredación, y en muchos casos una mayor disponibilidad de alimento (Thompson 1982, Jaksic 1986, Simonetti 1989, Longland y Price 1991). Esto fue observado por ejemplo por Simonetti (1989) para un ensamble de micromamíferos chilenos donde todas las especies mostraron una clara preferencia por ambientes arbustivos cerrados y una fuerte respuesta ante la simulación de depredación.

La estructura de la vegetación así como la composición del sustrato influyen de manera significativa en la distribución de las especies de pequeños mamíferos de desierto (Rosenzweig y Winakur 1969, Simonetti 1989, Dickman 1995, Gonnet y Ojeda 1998, Taraborelli et al. 2003). Los resultados de esta tesis mostraron que el efecto sobre la presencia de cada una de las especies de roedores cricétidos estuvo determinado por distintas variables de microhábitat.

La presencia de *G. griseoflavus* estuvo determinada principalmente por el porcentaje de suelo rocoso con piedras menores a 10 cm de diámetro influyendo de manera negativa. En los roquedales, predominan las piedras y la cobertura vegetal de los estratos más bajos es escasa. En dichos ambientes la densidad de *G. griseoflavus* observada fue mínima (ver Capítulo 5), lo cual podría estar asociado a esta característica predominante de microhábitat.

Según los resultados de esta tesis, la presencia de *E. typus* fue afectada por la cobertura de enredaderas de manera positiva y de herbáceas gramíneas del estrato medio bajo de manera negativa. Se ha demostrado en otros trabajos que *E. typus* prefiere hábitats

abiertos (Corbalán 2004, Corbalán y Ojeda 2004, Corbalán 2006), lo cual coincide con los resultados de esta tesis (ver capítulo 5), donde las densidades fueron máximas en los ambientes de roquedal. Dichos ambientes, en comparación con el arbustal y el bosque, presentan menor cobertura vegetal en los estratos bajos. Sin embargo, en los últimos períodos de muestreo hubo un aumento de cobertura de herbáceas graminiformes mayores a 30 cm de altura, las cuales superaron el 20% de cobertura (ver capítulo 4), convirtiéndolos en ambientes cerrados desde el punto de vista de *E. typus* y pudiendo afectar a esta especie de cricétido de manera negativa en su desplazamiento.

Por otra parte los porcentajes de cobertura de las herbáceas graminiformes del estrato bajo y de suelo cubierto tuvieron un efecto positivo sobre la presencia de *A. dolores*. Las mayores densidades de este roedor fueron registradas en los ambientes de bosque. Dichos ambientes son relativamente más cerrados en sus estratos superiores y se caracterizan por presentar un alto porcentaje de suelo cubierto (principalmente hojarasca). Sin embargo la cobertura de herbáceas graminiformes es baja y, como hemos mencionado anteriormente, estas formas de vida son más comunes en los ambientes de roquedal. Quizás esta sea la explicación por la cual la especie *A. dolores* presente densidades mayores en el roquedal respecto al arbustal, a pesar de que este último es más cerrado.

Numerosos estudios han demostrado que la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos es una función de la arquitectura de las plantas, que mantienen las características del microhábitat (Rosenzweig y Winakur 1969, Kerley 1992). La estructura, la cobertura y la altura de la vegetación; la humedad relativa; la profundidad de la hojarasca y la diversidad en la altura del follaje están directamente relacionadas con las formas de vida y el patrón de crecimiento de las especies de plantas dentro de una comunidad vegetal. Un hábitat mas complejo contiene una mayor variedad de nichos disponibles que pueden ser explotados por varias especies (Rosenzweig y Winakur 1969). Los resultados aquí expuestos dan idea de que las especies no eligen ocupar un tipo de ambiente determinado, sino que lo ocupan por una característica del microhábitat que se encuentra con mayor frecuencia en un determinado ambiente. Por todo lo expuesto se puede concluir que el establecimiento de las especies en un determinado ambiente está regido por las características estructurales que presentan los microhábitat que lo componen.

## CAPITULO VIII

### RESPUESTA DIETARIA DE LOS DEPREDADORES EN FUNCION DE LA OFERTA DE MICROMAMIFEROS

#### 8.1. INTRODUCCIÓN

La estructura de las comunidades biológicas está determinada, entre otros aspectos, por la manera en que sus diferentes integrantes utilizan los recursos disponibles (Begon et al. 1988). En el caso particular de los carnívoros, conocer sus requerimientos alimenticios resulta fundamental para poder comprender sus interacciones intra e interespecíficas. Además, permite entender cuál es la función que cumplen en el ecosistema, al menos, en términos del tipo y magnitud de las relaciones de competencia que, eventualmente, tienen con otros carnívoros y del impacto que ejercen sobre las poblaciones de presas (Estes 1996, Linnell y Strand 2000, Paine 1966). Es por ello que los análisis dietarios tienen una gran importancia para el desarrollo de planes de manejo de especies de carnívoros, sean éstas económicamente importantes y/o se encuentren actualmente amenazadas (Klare et al. 2011). Particularmente, el estudio dietario a partir de sus rastros (por ejemplo heces y restos de presa) pueden ayudar a predecir la presencia de una población animal en un área determinada y en un tiempo dado, como así también contribuir a asegurar la viabilidad de dicha población a escala regional (Klare et al. 2011).

Por otra parte, la biomasa disponible de las presas determina varios aspectos de la ecología de los carnívoros (e.g. abundancia poblacional, tamaño del área de acción, patrón de actividad) y las distintas especies presentan diferentes respuestas ante los cambios en la disponibilidad de recursos. La disminución en varios parámetros reproductivos (p.e. tasa de ovulación, preñez, número de cicatrices placentarias, reclutamiento de juveniles), es una respuesta habitual en poblaciones de carnívoros que enfrentan disminuciones marcadas en la abundancia de sus presas (Brand y Keith 1979, Todd y Keith 1983, Knick 1990).

Holling (1959) denominó “respuesta funcional” a la relación entre la tasa de consumo de presas por un depredador individual y la densidad de las mismas. En situaciones donde la densidad de presas es alta, dicha respuesta se verá influenciada por el tiempo de

manipulación y la saciedad del depredador. Mientras que, a bajas densidades de presas, se verá influenciada por la existencia de refugios y el cambio hacia presas alternativas (Ricklefs 1990). Por otro lado, la respuesta numérica se da cuando los depredadores incrementan el consumo de presas hasta el punto de saciedad. En este caso, el incremento en la densidad de presas se verá reflejado en un aumento en el número de depredadores (ya sea por inmigración o crecimiento poblacional). Ambas respuestas dan idea de la dinámica poblacional de los depredadores.

De acuerdo a sus características tróficas, los depredadores generalistas comienzan a consumir presas alternativas cuando ocurre una disminución en el número de sus principales presas; esta respuesta funcional generada tiende a estabilizar los ciclos de abundancia de estas últimas (Korpimäki y Norrdahl 1989, Hanski y Korpimäki 1995). Contrariamente, los depredadores especialistas tienden a producir respuestas numéricas, conduciendo a la desestabilización de los ciclos de abundancia de sus principales presas (Pearson 1964, 1966, 1971, Anderson y Erlinge 1977, Jaksic 1989). En este sentido, se deduce que la proporción relativa de depredadores especialistas y generalistas en un área determinada pueden afectar de distintos modos la organización y estructura de las poblaciones de sus presas de las comunidades que las mismas integran afectando sobre el uso de hábitat, el tiempo de actividad y el comportamiento (Jaksic y Simonetti 1987, Norrdahl 1995, Dickman 1992).

Según Kitchener (1991) los roedores representan la mayor fuente de energía para los carnívoros, en particular los felinos presentan una mayor eficiencia en la extracción de energía de los mismos. En este contexto, se puede predecir que los roedores serán los items más representativos en la composición dietaria de los gatos monteses y el patrón de consumo de irá en concordancia con la disponibilidad de los mismos en el ambiente (medida como abundancia). Los depredadores que presentan estrategias de caza más versátiles tienden a ser más generalistas pudiendo consumir presas con distintas estrategias antipredatorias (Kitchener 1991). En este sentido, los zorros, al ser considerados depredadores generalistas, es esperable que consuman distintos tipos de presas de acuerdo a la disponibilidad y mantengan constantes los niveles de consumo de los roedores cricétidos.

Las condiciones más críticas desde el punto de vista de los recursos tróficos se dan en las estaciones frías, época en la cual los depredadores hacen uso de unos pocos ítems presa.

Por ende es predecible que las dietas de ambos depredadores presenten una mayor similitud en cuanto a su composición.

En este capítulo se describen diferentes aspectos sobre la ecología trófica de los carnívoros medianos que habitan el área. En particular, los objetivos son:

- describir la composición dietaria de zorros pampeanos (*L. gymnocercus*) y de gatos (*Leopardus* sp).
- evaluar la respuesta de estos carnívoros terrestres a las variaciones temporales en la disponibilidad de micromamíferos-presa
- calcular la superposición dietaria del consumo de cricétidos entre ambos a lo largo del tiempo.

De esta forma se ponen a prueba las siguientes hipótesis y predicciones asociadas:

H4: La superposición dietaria entre los depredadores está asociada con las variaciones estacionales de las abundancias relativas de las especies de roedores sigmodontinos, las principales presas en cuanto a su valor energético.

P4: Los valores del índice de superposición dietaria serán mayores durante las épocas del año en que los recursos alimenticios sean escasos, particularmente en invierno y primavera.

H5: La respuesta dietaria de los depredadores considerados (caracterizados como generalistas oportunistas) está relacionada con la disponibilidad de roedores sigmodontinos en el ambiente.

P5: La frecuencia de roedores sigmodontinos en las heces se relacionará positivamente con la abundancia de roedores sigmodontinos disponibles en el ambiente.

## **8.2. METODOLOGÍA**

En simultáneo con los muestreos de roedores y de manera estacional, se realizaron recorridas a pie por los caminos internos del Parque Nacional Lihué Calel y se revisaron los huecos y horquetas de los árboles correspondientes a los relictos de bosques de caldén presentes en el área, además, se revisaron las cuevas en las rocas de las serranías. Se

colectaron heces de gatos monteses (*Leopardus geoffoyi*) y zorros gris pampeanos (*Pseudalopex gymnocercus*). La asignación de las heces a cada depredador se realizó en el campo y se basó fundamentalmente en características del hábitat (tales como tipos de sitio, sustrato, altura respecto del suelo), en el patrón de deyección de la especie (heces aisladas o bosteaderos), (J. Pereira, com. pers.) y en características morfológicas (Chame 2003). La cantidad total de heces recolectadas por estación estuvo sujeta a la disponibilidad de heces en buen estado presentes en el terreno. Fueron colectadas solo aquellas heces que se encontraban enteras (para evitar errores por la no representatividad de la ingesta total) y aquellas relativamente frescas (para asociar de manera satisfactoria el material colectado con la estación de muestreo correspondiente).

En el laboratorio, las heces fueron disgregadas en agua caliente según el protocolo propuesto por Reynolds y Aesbicher (1991). De la porción no digerible, mediante pinzas, se separaron los ítems alimenticios para su posterior identificación. Dada la disparidad observada entre las presas, en cuanto a aspectos tales como el aporte de biomasa, la digestibilidad y la representatividad dentro de cada hez; se expresó la composición dietaria como la frecuencia de ocurrencia (FO). La cual es definida como el número de heces con un ítem determinado/número de heces totales. Los ítems fueron clasificados en seis grandes categorías: Mamíferos, Aves, Reptiles, Artrópodos, Carroña y Frutos. En el caso particular de los micromamíferos, dado que los roedores cricétidos presentan características morfológicas y ecológicas distintivas, se calculó la composición dietaria a nivel específico mediante su porcentaje de ocurrencia (PO) (Ray y Sunquist 2001, Villa Meza et al. 2002). Este último es definido como:  $MNI_i / MNI_{total}$ , donde el  $MNI_i$  es el mínimo número de individuos de la especie  $i$ . El  $MNI_{total}$  es calculado a partir del número de quijadas y mandíbulas encontradas en todas las heces. Se consideró un  $MNI_i = 1$  en aquellos casos donde no se encontraron los componentes óseos anteriormente mencionados pero sí restos de pelos, huesos, etc., en cada una de las heces y fueron incluidos en una categoría denominada “cricétidos indeterminados” (Ray y Sunquist, 2001; Villa Meza et al., 2002). Se observaron los molares de los roedores sigmodontinos, con el fin de poder asignar los restos de los individuos depredados a cada una de las especies. Para ello, dichos molares fueron comparados con bibliografía específica (Pearson 1995, Stepan 1995) y colecciones específicas de ejemplares del área (depositadas en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”). Dado que la composición dietaria fue descrita de manera cualitativa, la comparación de las mismas entre las temporadas de muestreo para cada depredador se analizó de manera gráfica.



Se determinó la relación que existe entre el número de roedores cricétidos consumidos (estimado a partir del análisis de la dieta) y la abundancia de las mismas en el ambiente (estimada a partir de los muestreos de captura-marcado-recaptura) aplicando correlaciones no paramétricas de Spearman. Esta prueba es recomendable cuando el tamaño de la muestra es pequeño y cuando las variables no presentan una distribución normal. Esto último se hizo con el fin de poder evaluar la respuesta de los carnívoros a las variaciones de los micromamíferos.

Para evaluar la superposición dietaria en el consumo de cricétidos entre los depredadores, se calculó el índice de superposición de Pianka (1973) el cual fue remuestreado en un número dado de aleatorizaciones (Bootstrap), con el objetivo de obtener un intervalo de confianza. Para ello se usó la biblioteca `pgirmess` del paquete estadístico R, por medio del cual se obtuvo un valor para cada temporada de muestreo y un intervalo de confianza en el rango 2.5% - 97.5%.

### **8.3. RESULTADOS**

Durante los cuatro años de muestreo se colectaron un total de 1294 heces. De las cuales 418 fueron de gato montés y 876 de zorro gris pampeano. La mayor cantidad de heces fueron colectadas durante el invierno y la menor cantidad durante el verano para ambas especies a lo largo del estudio.

#### **8.3.1. Composición dietaria descrita por las grandes categorías de presa**

En las heces de los zorros, entre los ítems encontrados, la carroña fue exclusivo y los frutos fueron los más frecuentes (excepto en verano, otoño e invierno de 2011) (Figuras VIII.1 a VIII.4). En menor medida, los mamíferos (principalmente *Ctenomys cf. azarae* y los cávidos) y las aves estuvieron presentes con mayor frecuencia en invierno y primavera, respectivamente (Figuras VIII.1 a VIII.4 y Apendice 3).

En las heces de los gatos, los mamíferos fueron los ítems más frecuentes excepto durante primavera 2008 y verano 2010 (Figuras VIII.1 a VIII.4). En esta última temporada, los artrópodos alcanzaron su mayor frecuencia relativa. Durante los últimos períodos de

muestreo (2010/2011 y 2011/2012), hubo un aumento notorio en el consumo de mamíferos por estos felinos (Figuras VIII.3 y VIII.4).

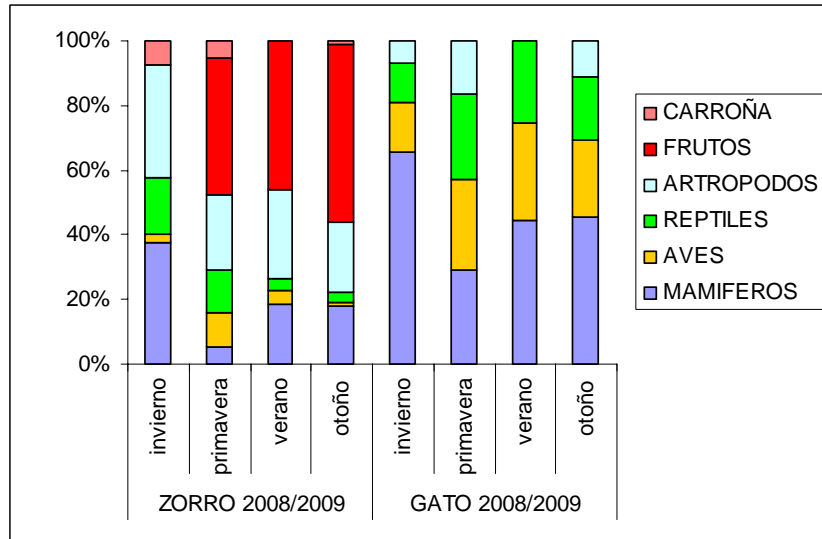


Figura VIII.1: Frecuencia de ocurrencia estacional de los items presa de *Lycalopex gymnocercus* (ZORRO) y *Leopardus* sp (GATO) expresada como la razón entre el número de heces donde aparece determinado item y el número de heces totales. Período 2008/2009, Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa.

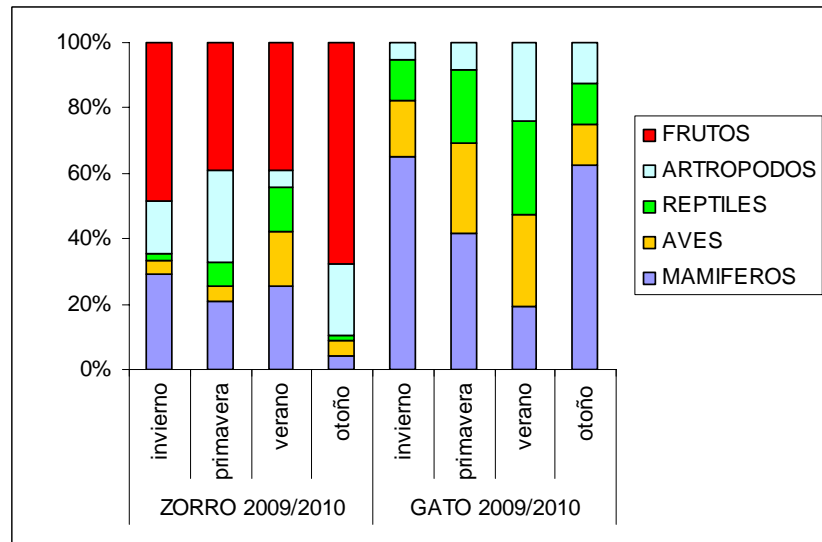


Figura VIII.2: Frecuencia de ocurrencia estacional de los items presa de *Lycalopex gymnocercus* (ZORRO) y *Leopardus* sp (GATO) expresada como la razón entre el número de heces donde aparece determinado item y el número de heces totales. Período 2009/2010, Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa.

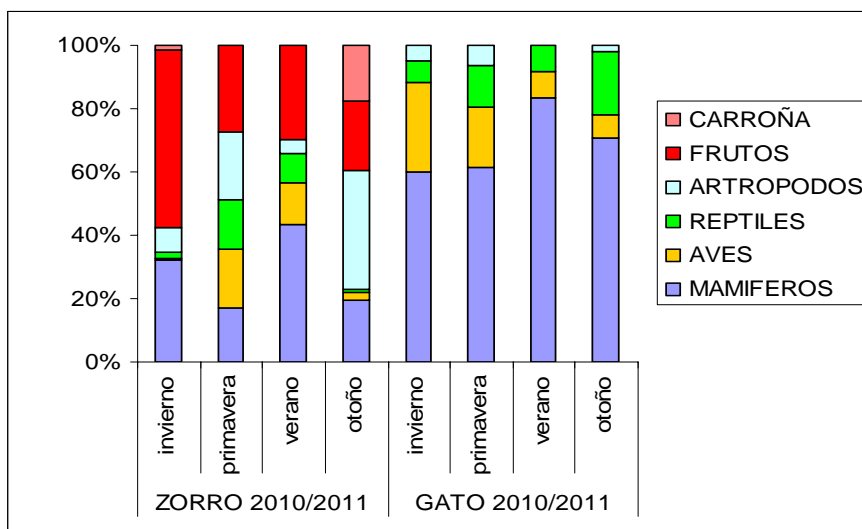


Figura VIII.3: Frecuencia de ocurrencia estacional de los items presa de *Lycalopex gymnocercus* (ZORRO) y *Leopardus* sp (GATO) expresada como la razón entre el número de heces donde aparece determinado item y el número de heces totales. Período 2010/2011, Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa.

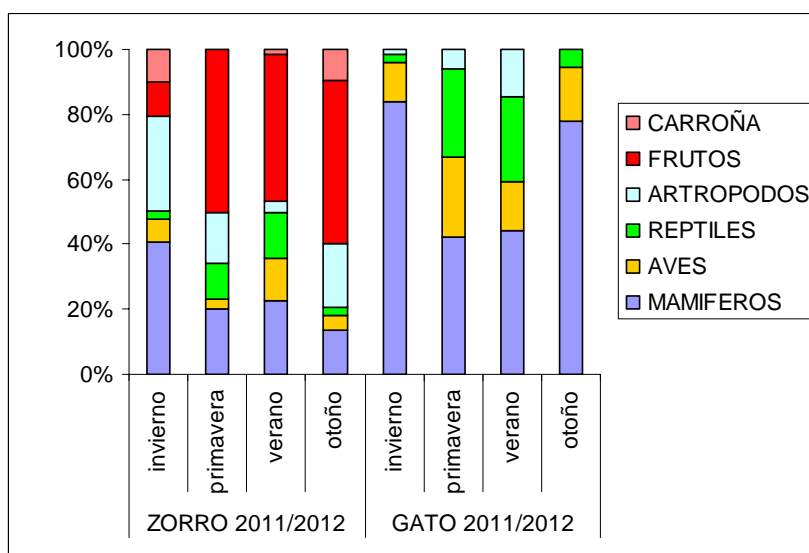


Figura VIII.4: Frecuencia de ocurrencia estacional de los items presa de *Lycalopex gymnocercus* (ZORRO) y *Leopardus geoffroyi* (GATO) expresada como la razón entre el número de heces donde aparece determinado item y el número de heces totales. Período 2011/2012, Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa.

Los insectos de las familias de los phásmidos, coleópteros y ortópteros fueron los más frecuentes en la dieta de ambos carnívoros durante los cuatro años de muestreo (ver Apéndice 3). Algunas especies de mamíferos como *Thylamys pallidior*, *Conepatus chinga* y *Tadarida brasiliensis* aparecieron ocasionalmente en la dieta de ambos carnívoros (ver Apéndice 3).

### 8.3.2. Consumo de cricétidos

La figura VIII.5 muestra de manera resumida (sin discriminar por especie - presa) el consumo de cricétidos expresado como el número de mínimo de individuos encontrados en el conjunto de heces colectadas de cada depredador en cada temporada. Los zorros mantuvieron un consumo constante y relativamente bajo, durante todos los períodos estudiados. Mientras que los gatos aumentaron el consumo notablemente a partir de invierno de 2009, produciéndose un máximo durante verano de 2011.

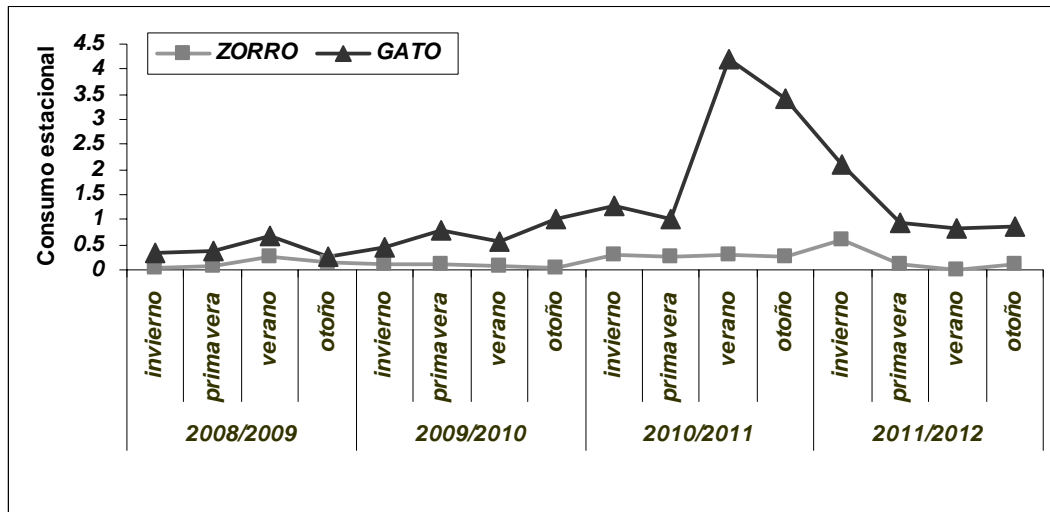


Figura VIII.5: Consumo relativo de cricétidos (cuantificado como el cociente entre el mínimo número de individuos encontrados en las heces y el número de heces colectadas durante cada temporada de muestreo) de *Lycalopex gymnocercus* (ZORRO) y *Leopardus geoffroyi* (GATO) en el Parque Nacional Lihú Calel, La Pampa.

Al discriminar por especie, *Graomys griseoflavus* fue el ítem más frecuente en la dieta de ambos carnívoros (Figura VIII.6 y VIII.7). Sin embargo, la mayoría de los cricétidos encontrados en las heces de zorro no pudieron ser identificados. En la dieta de los gatos, las segundas más frecuentes fueron *Akodon dolores* y *Eligmodontia typus* (Figura VIII.7). Durante el verano del 2012, no hubo consumo de cricétidos por parte de los zorros.

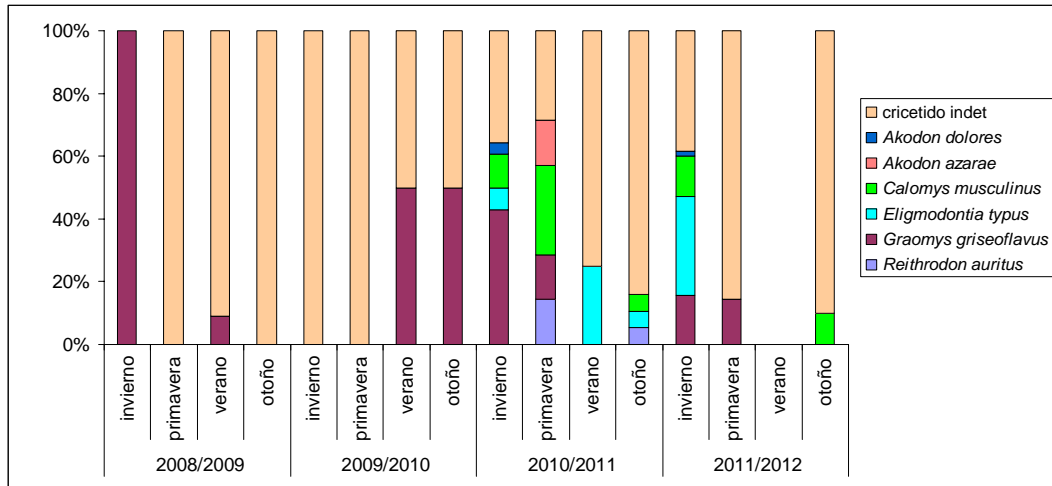


Figura VIII.6: Porcentaje de ocurrencia estacional en la dieta de *Lycalopex gymnocercus* en el PN Lihué Calel (expresado como el cociente entre el mínimo número de individuos de cada especie de cricétido y el número total de cricétidos encontrados en las heces).

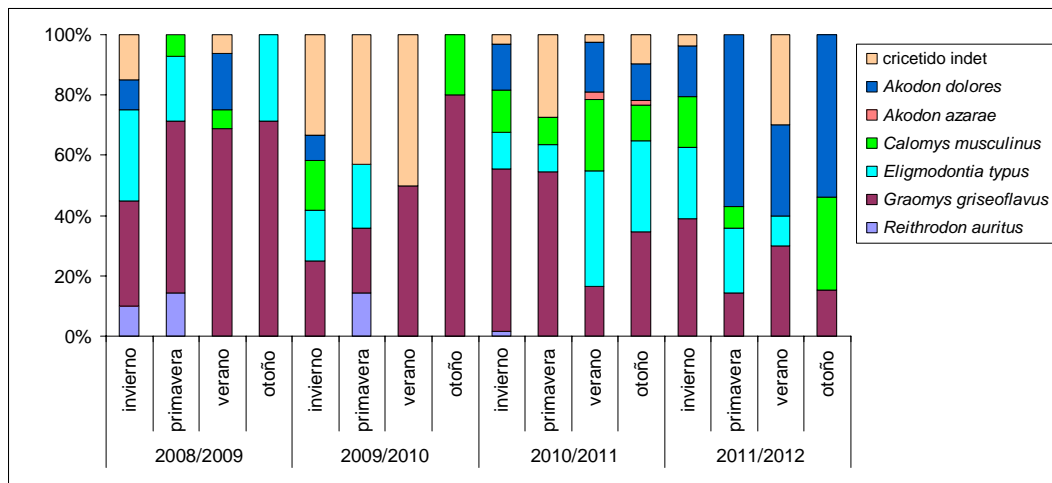


Figura VIII.7: Porcentaje de ocurrencia estacional en la dieta de los gatos (*Leopardus* sp.) en el PN Lihué Calel (expresado como el cociente entre el mínimo número de individuos de cada especie de cricétido y el número total de cricétidos encontrados en las heces).

### 8.3.3. Superposición dietaria

Los valores de superposición dietaria más altos en el consumo de cricétidos, en casi todos los años del muestreo, se dieron en invierno. Durante el segundo período hubo una excepción y el valor más alto se obtuvo durante verano. Mientras que en otoño se registraron los valores más bajos de dicho índice en todos los períodos (Tabla VIII.1). Las últimas 3

temporadas y presentaron valores muy bajos (primavera de 2011 y otoño de 2012) y nulos (verano de 2012). La ausencia de la superposición también se dio en primavera y en otoño del primer período (Tabla VIII.1).

Período/ Estación	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Primer (2008/2009)	0.65 (0.23 - 0.93)	0	0.19 (0 - 0.52)	0
Segundo (2009/2010)	0.6 (0.14 - 0.93)	0.75 (0.28 - 0.98)	0.76 (0 - 1)	0.54 (0 - 1)
Tercer (2010/2011)	0.75 (0.48 - 0.93)	0.48 (0 - 0.92)	0.28 (0 - 0.73)	0.25 (0.132 - 0.4)
Cuarto (2011/2012)	0.61 (0.44 - 0.77)	0.047 (0 - 0.24)	0	0.06 (0 - 0.244)

Tabla VIII.1: Índices solapamiento de Pianka entre gatos y zorros sobre el consumo de roedores cricétidos durante cada una de las temporadas de muestreo en el PN Lihué Calel, La Pampa. Entre paréntesis está el intervalo de confianza.

### 8.3.4. Respuesta a las variaciones numéricas de cricétidos

El consumo por parte de los zorros de *E. typus* estuvo correlacionado significativamente con la abundancia. Para el caso de los gatos, el consumo de *A. azarae* y *A. dolores* estuvo correlacionado significativamente con la abundancia. Ambas especies de depredadores presentaron una correlación significativa entre el consumo de *C. musculinus* y la abundancia de dicho cricétido (Tabla VIII.2).

Presas	Depredador			
	ZORRO		GATO	
	p	r	p	r
<i>A. azarae</i>	0.32	-0.26	0.01	0.60
<i>A. dolores</i>	0.49	0.02	0.00	0.74
<i>C. musculinus</i>	0.01	0.61	0.00	0.82
<i>G. griseoflavus</i>	0.72	0.10	0.47	0.70
<i>E. typus</i>	0.00	0.71	0.25	0.40

Tabla VIII.2: Valores p y R de las correlaciones de Spearman entre el consumo y la abundancia de las distintas especies de roedores cricétidos, por parte de los zorros y gatos que habitan el PN Lihué Calel, La Pampa.

## 8.4. DISCUSIÓN

La fluctuación en la abundancia de las presas, entre los depredadores vertebrados, puede dar lugar a respuestas funcionales o a cambios en las tasas de consumo (Jaksic et al. 1992). El primer comportamiento puede conllevar a un cambio en el tipo de presa, al consumir

fuentes de alimento alternativas, especialmente cuando la presa principal disminuye su abundancia (Sundell et al. 2003).

Los resultados de esta tesis muestran cambios en la composición dietaria de los gatos a lo largo del tiempo tanto entre las temporadas como entre los años. Sólo durante los años relativamente más secos (primer y segundo período) estos felinos consumieron como presas alternativas, aunque en baja proporción, insectos. Durante los últimos años (relativamente más húmedos) el consumo de mamíferos aumentó, superando el 40%.

Por el contrario, la composición dietaria por parte de los zorros estuvo constituida por una variedad de items y se mantuvo constante a lo largo de los años. Estos cánidos consumieron en su mayoría frutos y en segundo lugar, mamíferos con un peso corporal mayor a 100 grs. como tuco – tuco (*Ctenomys* cf. *C. azarae*) y cuises (Cavidae) y durante las estaciones más calidas (primavera y verano) los artrópodos fueron las principales presas.

El consumo de tuco-tucos fue relativamente mayor durante los primeros años, momento en el cual la disponibilidad de cricétidos era escasa. Aunque éstos son subterráneos, la vulnerabilidad a la depredación ha sido atribuida a sus actividades en la superficie en busca de alimentos en cercanías a las madrigueras (Kittlein et al. 2001)

La densidad de las presas principales es un determinante fundamental de la densidad de los depredadores (Carbone y Gittleman 2002). La disminución en la disponibilidad de alimento puede traducirse en cambios tanto en la supervivencia como en la fecundidad y, pasado un determinado umbral, puede afectar fuertemente la tasa de emigración (White y Ralls 1993, Andrén 1994).

Durante los años que duró este estudio sólo se encontraron unas pocas egagrópilas de *Athene cunicularia*, una de las especies menos especializada en el consumo de micromamíferos por lo que no hemos podido obtener datos representativos sobre la dieta de las mismas. Mientras que no se encontraron egagrópilas ni se avistaron ejemplares de *Asio flameus* y *Tyto alba*, ambas especies de lechuza especializadas en el consumo de micromamíferos (Herrera y Jaksic 1980, Taylor 1994, Bellocq 2000). Esto podría deberse a una respuesta numérica por parte de estos depredadores especialistas, relacionada con la sequía prolongada que experimentó el área en los últimos años lo cual dio origen a una

disminución en la abundancia de roedores. Un comportamiento similar encontraron otros autores en ambientes semiáridos de Chile (Jaksic et al. 1992, Farias 2006), donde las poblaciones de lechuzas especialistas disminuyeron su abundancia drásticamente o emigraron hacia otras áreas al disminuir la disponibilidad de sus principales presas.

Para muchas especies de carnívoros, los pequeños mamíferos constituyen el principal ítem-presa (e.g., De Villa-Mesa et al. 2002; Avennant y Nel 2002; Mukherjee et al. 2004) y en especial para los pequeños felinos (Nowell y Jackson, 1996) debido a que de los mismos obtienen una alta cantidad de energía metabólica (Mukherjee et al. 2004). Durante el período que duró este estudio los pequeños mamíferos experimentaron valores promedio de abundancia demasiado bajos (ver capítulo 5), alcanzando el mínimo durante la primavera de 2009. Sin embargo, sólo durante el verano de 2010, esta categoría de ítem-presa estuvo representado por menos de un 20% en la composición dietaria de los gatos. En trabajos anteriores realizados en el área (Pereira 2009) se pudo concluir que independientemente de la abundancia de las presas secundarias (i.e. aves y reptiles) los roedores constituyeron la mayor parte de la dieta de los felinos. Pereira (2009) observó, en un estudio comparativo con distintos niveles de abundancia de roedores (campos ganaderos y áreas protegidas), que los gatos fueron lo suficientemente eficientes como para mantener elevado el nivel de consumo de estas presas aún cuando los niveles de abundancia era lo suficientemente bajos.

En particular, el consumo de cricétidos a lo largo del tiempo presentó patrones distintos entre ambos carnívoros. Por un lado, el consumo por parte de los zorros se mantuvo constante a lo largo del tiempo independientemente de las variaciones en abundancia de estos roedores. Por otro lado, los gatos aumentaron su consumo notoriamente luego del aumento abrupto de abundancia registrado durante verano de 2011 (ver capítulo 5). Como se mencionó anteriormente, los pequeños mamíferos representan un aporte de energía importante para los felinos y por ende son más sensibles a responder ante cambios en la disponibilidad de dicho recurso. Sin embargo, algunos autores (Corley et al. 1995, Becker 2008) proponen que los depredadores no sólo responden al aporte de energía que le provee una determinada presa sino a la secuencia de depredación (encuentro, ataque y muerte de la presa) lo cual lleva a que las presas sean seleccionadas por la abundancia que presentan las mismas. Este podría ser el caso de los zorros donde los niveles de abundancia no son percibidos como para cambiar el patrón de consumo ya que la secuencia de depredación sigue implicando la misma relación costo –



beneficio. Por lo tanto entre los zorros y los gatos podría estar dándose una diferencia en la percepción a los cambios en la disponibilidad de estas presas.

A nivel específico, el consumo de cricétidos por parte de los zorros estuvo compuesto, mayoritariamente, por ejemplares indeterminados. En la mayoría de las heces analizadas se encontraron restos de material muy deteriorado, lo cual hizo difícil su identificación durante los análisis. Sin embargo se encontró que *Graomys griseoflavus* ocupó el segundo lugar entre los cricétidos encontrados. Mientras que los gatos, consumieron un mayor número de especies sobretodo en los últimos años donde hubo mayor diversidad de cricétidos. *G. griseoflavus* fue la presa más frecuente en la dieta de este felino en casi todas las temporadas y *A. dolores* se hizo más frecuente en la dieta de estos felinos durante los últimos años de muestreo, momento en el cual se hicieron presentes. Por lo tanto los gatos, a diferencia de los zorros, no sólo respondieron al aumento en abundancia de los cricétidos sino también a la aparición de nuevas especies.

Wiens (1993) propuso que el nivel de recursos disponibles determina la estructura del ensamble de depredadores. Si los recursos no son limitantes, los depredadores se comportan como oportunistas convergiendo sobre los recursos más abundantes, y por ende mostrando dietas similares. Lo mismo ocurre cuando los niveles de los recursos son demasiado bajos, convergiendo a los únicos recursos disponibles. Mientras que cuando los recursos son muy abundantes, la segregación dietaria es muy alta entre los depredadores. Estos escenarios descritos por Wiens (1993) suponen que todos los depredadores perciben por igual la variabilidad en la disponibilidad de recursos. Por el contrario, los resultados de esta tesis muestran que, gatos y zorros percibieron diferencialmente las fluctuaciones de cricétidos. Sin embargo, los valores más altos de superposición dietaria se dieron en invierno, momento en el cual hay una disponibilidad relativamente menor de recursos alternativos como insectos, frutos, aves y reptiles (observación personal). Los valores más bajos de superposición dietaria se dieron durante el otoño, lo cual coincide con los momentos de mayor abundancia de cricétidos y donde, luego de las temporadas cálidas, aún quedan disponibles frutos e insectos.

Dentro del ensamble de cricétidos se observó cierta variabilidad entre las especies en la relación depredador-presa. El consumo de *E. typus* por parte de los zorros estuvo correlacionado significativamente con la abundancia. Si bien *E. typus*, presenta una estrategia

de escape relativamente más eficiente que el resto de las especies, hay dos características que la hacen ser más provechosa para estos cánidos; por un lado la disponibilidad en el ambiente al ser una de las especies que presentó los valores más altos de abundancia y por otro lado el bajo peso corporal haciendo menos costosa su manipulación. Por otra parte, el consumo de *A. azarae* y de *A. dolores* por parte de los gatos estuvo correlacionado significativamente con la abundancia. Y el consumo de *C. musculus* por parte de ambas especies de depredadores estuvo correlacionado con la abundancia. Especies como *C. musculus* y *A. azarae* presentan un menor tamaño corporal (Teta et al. 2009), lo que lleva a que el costo de manipulación sea mínimo y por ende sean aprovechadas como recurso en los momentos en que se hicieron presentes en el ambiente. Por último, *A. dolores* es un roedor de tamaño intermedio en el ensamble (Teta et al. 2009) y presenta una estrategia de escape poco eficiente (Taraborelli et al. 2003) dos condiciones que se complementan y justifican que sea aprovechada en el momento que estuvieron mayormente presente: durante los últimos años.

En otras áreas áridas del Monte, la población de pequeños mamíferos mostró una sincronización relativa de las fluctuaciones estacionales entre las especies a lo largo del año (Ojeda et al. 2011), y la influencia de la composición dietaria de los carnívoros. Los picos en las poblaciones de roedores se producen en otoño probablemente debido a los reclutamientos de los juveniles nacidos en meses de alta disponibilidad de alimento (primavera – verano) (Corbalán y Ojeda 2004). Un estudio realizado en el desierto de Monte Central sobre selección trófica de pequeños mamíferos mostró que los mismos son seleccionados positivamente durante invierno y primavera, momento en el cual sus densidades son bajas y que durante las estaciones donde sus densidades son altas (otoño y verano) el consumo es menor que su disponibilidad en el ambiente (Tabeni et al. 2011). En algunos estudios sobre vulnerabilidad de roedores a depredadores aéreos han propuesto que cuando los juveniles o los pequeños individuos son los mayormente depredados, eso refleja una posición subordinada de esas categorías en la jerarquía social y por lo tanto esos individuos son forzados a ocupar microhábitats menos favorables, quedando en condiciones más vulnerables que los adultos (Kittlein 1994, Halle 1988)

A partir de los resultados de este capítulo se pudo inferir sobre percepción diferencial entre los gatos y los zorros ante las variaciones en la disponibilidad de los cricétidos. En este sentido, se pueden sacar dos conclusiones sobre las relaciones interespecíficas depredador - presa. Por un lado, la respuesta inmediata de consumo por parte de

los gatos monteses ante el abrupto aumento de roedores puede interpretarse como una aproximación del impacto que podría provocar dicho depredador sobre la estructura del ensamble de cricétidos. Cabe aclarar que, al tratarse de un estudio donde no fue manipulada la presencia de depredadores, no es posible asegurar con certeza dicho impacto. Por otro lado, los cambios en la disponibilidad de los cricétidos (principal presa de los gatos) dejan al descubierto la plasticidad que debieron manifestar los gatos monteses en los momentos más críticos al consumir otras presas alternativas y asemejando su dieta con otra especie de carnívoro simpátrico como es el zorro. Por otra parte estos cambios en la disponibilidad, también, muestran la vulnerabilidad de depredadores más especialistas, tales como las lechuzas.

## CAPITULO IX

### DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

#### 9.1. DISCUSIÓN GENERAL

El presente trabajo de investigación fue realizado durante cuatro años, período relativamente corto para analizar en profundidad aspectos relacionados con la dinámica poblacional (tal como lo muestran varias investigaciones sobre el tema que abarcan más de 10 años de duración) (Jacksic 2001, Lima et al 2002, entre otros). Sin embargo, las condiciones climáticas experimentadas durante el período cubierto por esta tesis fueron particularmente diferentes entre los primeros y los últimos años del mismo. Por ello, se considera que, al incluir dichas condiciones contrastantes, se pudo describir adecuadamente, la dinámica de la vegetación, la estructura del ensamble de roedores y la respuesta dietaria de los depredadores que componen el sistema, a lo largo de un gradiente temporal de situaciones como normalmente experimenta un área como el PNLC.

En primer lugar, debe tenerse en cuenta que, durante los siete años previos a este estudio, las precipitaciones en casi todos ellos, estuvieron por debajo del promedio histórico, situación que dio lugar a una sequía relativamente prolongada que, sin dudas, condicionó y afectó también lo ocurrido durante el período estudiado. Por otro lado, y particularmente durante los cuatro años que duró esta investigación, las precipitaciones mensuales mostraron cambios tanto en su intensidad como en su distribución, incluyendo un importante desfazaje en los períodos lluviosos que ocurrieron a lo largo del año con respecto a lo registrado históricamente. En este sentido, las condiciones climáticas más contrastantes tuvieron lugar entre el primer y el tercer año del estudio.

El primer período considerado (2008-2009) puede ser considerado no sólo un año relativamente “seco” sino el último de la sequía extrema experimentada previamente en el área. Por ello, dichas condiciones habrían repercutido sobre la vegetación registrándose los valores más bajos de los índices EVI y de los porcentajes de cobertura de las diferentes formas de vida vegetal que habitaban las diferentes unidades ambientales estudiadas,

principalmente aquellas que se encontraban en los estratos más bajos y condicionando, en consecuencia, el hábitat de los roedores cricétidos posteriormente .

Por ello, las poblaciones de ese grupo de animales habrían presentado los valores más bajos de abundancia y riqueza durante el final del segundo período estudiado (2009 – 2010), situaciones a las que se sumó cierto grado de deshidratación y un peso corporal por debajo del promedio registrado para el área (Teta et al. 2009) de los ejemplares de las especies capturadas (de acuerdo a la propia observación personal de la autora de esta tesis). Por lo anterior, los depredadores carnívoros (principalmente los gatos monteses) debieron prescindir de sus principales presas y consumir otras normalmente “alternativas” para ellos (por ejemplo, roedores caviomorfos y, ocasionalmente, insectos). Hacia finales del período siguiente (el tercer período estudiado correspondiente al 2010 – 2011), los roedores cricétidos aumentaron su abundancia abruptamente y alcanzaron los valores máximos registrados, de acuerdo a la historia de los muestreos realizados en el área (Teta et al 2009).

Lo observado en este trabajo, es coincidente con la idea básica de que las precipitaciones juegan un papel muy importante en la dinámica poblacional de las especies que habitan los ambientes áridos y semiáridos (Meserve et al. 1995, Dickman et al. 1999, Ernest et al. 2000, Brown y Ernest, 2002, Letnic et al. 2005). Sin embargo, también destaca que las fluctuaciones de las poblaciones están influenciadas por una combinación de factores múltiples cuya contribución o importancia relativa puede variar en el tiempo y entre las diferentes especies. En este último caso, como resultado de las diferentes características ecológicas, fisiológicas y comportamentales que presentan las mismas.

Thibault et al (2010), encontraron que la dinámica poblacional de las especies de roedores, en respuesta a las cantidad de precipitaciones anuales y a su distribución estacional, era diferente de acuerdo al gremio trófico al que pertenecían. Si bien en dichos estudios vieron que la abundancia de roedores estaba correlacionada positivamente con las precipitaciones y asociada con un aumento en el crecimiento (y, por lo tanto, en la cobertura) de las plantas y con la producción de semillas, los granívoros y los folívoros respondían al aumento de las precipitaciones en estaciones previas mientras que los insectívoros respondían a las precipitaciones ocurridas en los años previos. Thibault et al (2010) atribuyó esas diferentes respuestas, entre otras cuestiones, a los cambios a largo plazo que se daban en la duración y la frecuencia de los períodos lluviosos. En esta tesis, los modelos que mejor

describieron la variación de las abundancias poblacionales de las tres especies más frecuentes mostraron coincidencias con lo expuesto por los autores mencionados pero también respuestas asociadas a distintas combinaciones de variables. La continuidad de las precipitaciones entre una temporada y la siguiente y la evapotranspiración potencial de tres temporadas previas fueron las covariables que más influyeron en las fluctuaciones poblacionales de una especie de roedor folívora como es *G. giseoflavus*. Por otro lado, si bien la variación en la abundancia de *E. typus* dependió de las covariables ya mencionadas, el modelo correspondiente incluyó también la evapotranspiración potencial del año anterior. Por último, para el caso de *A. dolores*, la variación en los niveles de abundancia dependieron sólo de la temperatura en las dos temporadas previas. En consecuencia, debe tenerse en cuenta que, si bien tanto *E. typus* como *A. dolores* son omnívoras/insectívoras (Giannoni et al., 2005), no necesariamente responderían de igual modo frente a las variaciones en las condiciones climáticas. Por lo tanto, las precipitaciones serían, efectivamente, un factor determinante de la dinámica poblacional de las especies de roedores independientemente del gremio trófico al que pertenecen, pero, en este último caso, el balance o disponibilidad efectiva de humedad, también tiene un papel importante.

Volviendo a las precipitaciones, debe recordarse que durante los dos últimos años de este estudio, los niveles observados se mantuvieron y fueron relativamente mayores durante las estaciones normalmente más húmedas y cálidas (primavera y verano). En consecuencia, dichas condiciones habrían contribuido a que se produzca un aumento en los valores de abundancia y riqueza de los roedores del ensamble. Al respecto, resulta normal que las poblaciones de pequeños mamíferos en ambientes áridos fluctúen dramáticamente, permaneciendo en muy bajas densidades durante una sequía y creciendo breve pero dramáticamente después de las lluvias. Esto se debería a los cambios en la disponibilidad de alimento y refugios que está regulada, principalmente, por los cambios en las condiciones climáticas tal como sostienen Fox (2011), Letnic y Dickman (2010) y Letnic et al. (2011) entre otros (aunque aún no se sabe cómo esas poblaciones persisten por largos períodos a bajas densidades).

Al conocer que el cambio en el patrón de precipitaciones altera significativamente los patrones de distribución de los recursos en muchas regiones áridas, es posible entender cómo los mismos influyen, tanto espacial como temporalmente, en la variación del tamaño poblacional de los pequeños mamíferos en el ambientes desérticos (Meserve et al. 2011;

Morton et al. 2011; Previtali et al. 2010; Thibault et al. 2010). En este sentido, cuando los recursos cambian los pequeños mamíferos pueden responder de varias maneras. Si los recursos se reducen pero durante un período relativamente corto, los animales pueden conservar su energía reduciendo su actividad temporalmente. En cambio, si la disminución en la disponibilidad de recursos es prolongada, pueden retrasar o, incluso, detener la actividad reproductiva y comenzar a explotar recursos alternativos. Sin embargo, la obtención de dichos recursos puede llevarlos a explorar e, incluso, permanecer, por períodos más largos, en aquellos lugares donde el riesgo de depredación es relativamente alto. Además, dichos movimientos pueden implicar también cambios en la organización social de sus poblaciones (Dickman et al. 2010). Si los recursos disminuyen a valores muy bajos, los roedores son confinados a lugares relativamente puntuales o restringidos donde los refugios y los alimentos siguen estando disponibles y permanecen allí hasta que las condiciones ambientales generales vuelven a ser favorables (Milstead et al. 2007). Al respecto, Dickman et. al (2011) encontraron que algunas especies de roedores, que se mostraban escasas o ausentes en los registros de captura, sobrevivieron a períodos prolongados de sequía al retirarse a pequeños parches de bosque inmersos en una matriz de pradera que originalmente habitaban. Por ello, durante los años que duró este estudio, se podría pensar que las especies de roedores con números de capturas bajas o nulos podrían estar ocupando parches específicos. Si bien se conoce poco acerca de la capacidad de dispersión y movimientos de los pequeños mamíferos del Monte, se considera que la alta variabilidad interanual de las precipitaciones otorga cierta impredecibilidad climática que favorecería a este tipo de comportamiento “nómada”.

Por otro lado, estudios previos han mostrado que los pequeños mamíferos del desierto de Monte usan el espacio de diferentes formas, coexistiendo a través de la segregación de hábitat y, particularmente, del alimento. (Gonnet y Ojeda 1998, Campos et al 2001, Corbalán y Ojeda 2004, Corbalán, 2006, Giannoni et al., 2005, Tabeni y Ojeda 2005, Tabeni et al, 2007, Corbalán y Debandi 2009, Ojeda y Tabeni, 2009). Al respecto, los resultados de esta tesis mostraron que la presencia de las especies de roedores cricétidos dependió de algunas características de microhábitat básicas independientemente de la unidad ambiental en la que se encontraban. Por ejemplo, los sustratos con fragmentos de piedras menores a los 10 cm influyeron negativamente sobre la presencia de *G. griseoflavus*. El porcentaje de suelo cubierto y el porcentaje de herbáceas gramínicas del estrato bajo fueron las características microambientales más importantes que determinaron la presencia de *A. dolores* en los diferentes ambientes. Mientras que las enredaderas influyeron positivamente

y la cobertura de herbáceas graminiformes del estrato medio-bajo influyeron negativamente en la presencia de *E. typus*. Estas diferencias podrían ser atribuidas a las diferentes características ecológicas, morfológicas y comportamentales que presentan estas especies. Así, el aumento de cobertura de una misma forma de vida (por ejemplo las herbáceas graminiformes) puede contribuir a que una especie se establezca en un determinado lugar como es el caso de *A. dolores* que prefiere ambientes cerrados para protegerse de los depredadores debido a que carece de una estrategia eficiente de escape (Taraborelli et al 2003). En otro caso, esa misma característica microambiental, puede perjudicar la presencia de una especie con morfologías y comportamientos diferentes, como es el caso de *E. typus* que prefiere ambientes abiertos y las herbáceas bajas podrían interferir en su desplazamiento. Esto último podría estar dándose en el caso de *G. griseoflavus* en relación a la presencia de fragmento de piedras.

Con respecto al ensamble de micromamíferos, estudios de largo plazo llevados a cabo en ambientes desérticos, mostraron el importante papel de la depredación en la estructuración de dicho ensamble (Meserve et al. 2004, Kotler et al 1994, entre otros). En dichas investigaciones, los efectos de la depredación pudieron ser evaluados mediante manipulaciones experimentales. En esta tesis, no hubo manipulación en el sistema y las densidades de los depredadores fueron relativamente bajas y sostenidas en el tiempo (si bien no fueron medidas, se puede tener una estimación a partir del número de heces colectadas), por lo que no fue posible medir el efecto ejercido. No obstante, sí pudo ser evaluada la respuesta de los depredadores ante los cambios en la densidad de dichos roedores.

Los estudios previos realizados en el área mostraron que los roedores cricétidos, constituyen las principales presas de los gatos monteses (Bisceglia et al 2008, Pereira 2009). Sin embargo, en este estudio, y particularmente durante el primer período relevado (relativamente más seco) los bajos niveles de abundancia de dichas presas llevaron a que estos felinos consumieran de manera ocasional insectos y, en mayor medida, roedores caviomorfos. Pereira (2009), encontró que los roedores cricétidos, aún en períodos de escasez, constituyen el 40% en la composición dietaria de dichos gatos. Por el contrario, los resultados aquí presentados mostraron que durante los años de menor abundancia de cricétidos los valores no superaron el 20%. Por otra parte, en el caso de los zorros la composición dietaria se mantuvo relativamente constante durante los cuatro años, ya que los mismos consumieron, además de los roedores mencionados, una mayor variedad de ítems, incluyendo principalmente frutos e insectos.



La variedad en las preferencias dietarias, las tácticas de caza y las respuestas funcionales en un ensamble de depredadores (como en nuestro caso, el constituido por zorros y gatos) también podrían incidir negativamente en la abundancia poblacional de sus presas (Farías y Jaksic 2009). Dado que los consumidores suelen diferir en sus respuestas ante las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos, sus relaciones de nicho también podrían cambiar temporalmente, demostrando que la estructura funcional no es una propiedad fija de los ensambles (Jaksic et al. 1993, Wiens 1981, 1993). En este estudio, las especies más consumidas por ambos carnívoros fueron *G. griseoflavus*, *E. typus* y, hacia el final del estudio, *C. musculus* y *A. dolores* (al aumentar su ocurrencia) también fueron mayormente consumidas. La superposición dietaria en relación con el consumo de las diferentes presas también fue variando entre estaciones. El mayor grado de superposición entre ambos carnívoros se dio, durante todos los años estudiados, durante las épocas invernales y, en menor grado, durante el otoño. Estos resultados apoyan la hipótesis de que, en las épocas más críticas, los depredadores utilizan una variedad acotada de recursos tróficos lo que conlleva a una mayor superposición en sus dietas.

Por otra parte, la relación entre el consumo de cada una de las especies de cricétidos y sus respectivas abundancias fue diferente de acuerdo al depredador considerado. Mientras que cuatro de las especies de cricétidos que conformaban el ensamble (*G. griseoflavus*, *A. azarae*, *A. dolores* y *C. musculus*) presentaron una correlación significativa entre su abundancia y el nivel de consumo por parte de los gatos, sólo dos (*E. typus* y *C. musculus*) estuvieron particularmente correlacionadas con el nivel de consumo por parte de los zorros. Por ello, podría inferirse que, en nuestro caso, los gatos tienen una mayor incidencia sobre la estructura del ensamble de roedores cricétidos que los zorros.

La forma en la que la intensidad de depredación se reparte entre las distintas presas brinda también importante información acerca de la equitatividad funcional de las mismas y constituye un componente de la diversidad muy importante y complementario a la riqueza funcional (i.e. relaciones de nicho). Al respecto, no existen muchos estudios que hayan estudiado ambos componentes conjuntamente. Farías (2006) fue uno de los pocos que estudió esta asociación para un ensamble de depredadores. Los resultados obtenidos por dicho autor sugieren que la riqueza funcional del ensamble resultaría del balance entre la competencia intra e interespecífica y el oportunismo de los depredadores siendo dependiente, además, del

nivel total de los recursos disponibles. Además, encontró una relación negativa entre la riqueza taxonómica y la equitatividad funcional sugiriendo que la competencia interespecífica podría causar cierta agregación en la intensidad del consumo de presas en algunas porciones del espacio funcional. Un comportamiento similar podría ser el que presentó el ensamble de depredadores en el PNLC durante los años de este estudio. Al disminuir las presas energéticamente más importantes (i.e. los roedores cricétidos), los depredadores especialistas (por ejemplo lechuzas) habrían tendido a emigrar a otras áreas mientras que los depredadores oportunistas (como el zorro y el gato montés), habrían utilizado los recursos de manera tal de mantener bajos niveles de competencia interespecíficas.

## **9.2. CONCLUSIONES**

Los estudios de campo realizados a largo plazo y las manipulaciones experimentales son particularmente importantes para comprender la interacción de los factores bióticos y abióticos en sistemas áridos y semiáridos (Meserve et al. 2004), debido a que las densidades poblacionales son a menudo bajas, y los eventos abióticos tales como el ENOS (y La Niña caracterizada por sequías extremas) ocurren a escalas temporales largas (entre 2-7 años) (Jaksic 2001). El estudio llevado a cabo en esta tesis fue desarrollado durante un período relativamente más corto y a una escala espacial relativamente local, por lo que la extrapolación de los resultados resulta acotada. No obstante, teniendo en cuenta las fluctuaciones ambientales cubiertas a través de este estudio, consideramos que el mismo representa un aporte al entendimiento de la respuesta de las poblaciones de roedores y de sus depredadores en situaciones climáticas extremas (como en nuestro caso ante una sequía seguida de una leve mejoría en las condiciones de humedad). Los resultados obtenidos mostraron, además, que existe una combinación de aspectos ecológicos o condiciones ambientales que deben tenerse en cuenta si se pretende entender en forma más completa y objetiva, los mecanismos y patrones que operan en la organización de este tipo de sistemas.

Una mayor comprensión de la dinámica de los ensambles de especies (ej. sus cambios en composición y abundancias relativas) y su respuesta frente a las perturbaciones, resulta de fundamental importancia para poder predecir y contrarrestar la pérdida de biodiversidad y, la consecuente desestabilización de los ecosistemas de zonas áridas. La diversidad funcional tendría un efecto “amortiguador” ante distintas perturbaciones y/o

disturbios como incendios, sequías, sobrepastoreo y “cambio climático”, entre otras (Petchey y Gaston 2006). Esto implicaría que ante un mismo tipo de disturbio, aquellos ambientes con mayor diversidad tendrán una mejor capacidad para compensar las eventuales pérdidas de algunas especies, por contar con otras que cumplen funciones similares. Si, a su vez, las especies que cumplen funciones similares responden diferencialmente a una misma perturbación se puede decir que una mayor diversidad aumenta la resiliencia y disminuye la vulnerabilidad de cualquier ecosistema (Elmqvist et al. 2003). Es decir que un ecosistema será más “saludable” si, durante una perturbación, puede mantener su estructura básica (resistencia) y cuando la misma cesa, puede retornar a una estructura y un funcionamiento similar al que tenía previamente (resiliencia).

Las medidas de resistencia y de resiliencia ante un disturbio, en ecosistemas relativamente frágiles como los de zonas áridas pueden proporcionar una alerta temprana ante el riesgo de su degradación y/o de su transición hacia un estado “no deseable” (Whitford et al. 1999). En las zonas áridas, estos estados no deseables, indudablemente están asociados a la pérdida del relativamente escaso suelo fértil, a la disminución de productividad y, por lo tanto, a la pérdida de particular biodiversidad.

Se considera que resulta fundamental seguir profundizando sobre la temática planteada en esta tesis, incluyendo a otros grupos taxonómicos (como por ejemplo insectos, reptiles y aves), identificando y clasificando a los componentes del ecosistema de acuerdo a los grupos funcionales a los cuales pertenecen. Por otra parte resulta necesario realizar monitoreos a largo plazo para poder alcanzar una capacidad predictiva tal que permita identificar cuáles son las especies y funciones “clave” más afectadas ante un disturbio. Un análisis temporal como el planteado, sin dudas resulta básico para identificar las causas y la evolución de los procesos de degradación del ecosistema. De esta manera se podrán consolidar en forma sustancial las bases sobre las cuales elaborar políticas sustentables de manejo de áreas protegidas como el PNLC asegurando, por lo tanto, la conservación de su particular biodiversidad.

## BIBLIOGRAFIA

### Capítulo I

Albanese S., Rodríguez D. y Ojeda R. A. 2011. Differential use of vertical space by small mammals in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 92(6):1270-1277.

Anderson, M. y Erlinge, S. 1977. Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 29, 591–597.

Andreo V., Provencal C., Scaavuzzo M., Lamfri M. Y Polop J. 2009. Environmental factors and population fluctuations of *Akodon azarae* (Muridae: Sigmodontinae) in central Argentina. *Austral Ecology* 34, 132-142.

Bisceglia S. B.C., Pereira J. A., Teta P. y Quintana R. D. 2008. Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 72 (2008) 1120–1126.

Bonaventura S. M.; Balabusic A.M.; Sabatini M. C.; Miranda A. M.; Marcelino, F.; Ferrero F. y Conrado D. M. 1998. Diversidad y biomasa de pequeños roedores en el desierto del Monte, Argentina. *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile*. Tomo 69, pp. 39-45.

Brown J. H. y Ernest S. K. M. 2002 Rain and rodents: complex dynamics of desert consumers. *BioScience* 52: 979-987.

Campos C. M., Ojeda R. A., Monge S. y Dacar M. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26:142-149.

Connell J. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence of field experiments. En *Ecology and Evolution of Communities*. Cody M. y Diamond J. eds. Cambridge.

- Corbalán V. y Ojeda R. 2004. Spatial and temporal organization of small mammal communities in Monte desert, Argentina. *Mammalia*. 68 (1): 5-14.
- Corbalán V. 2006. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 65:102-110.
- Dickman, C. R. 1992. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. *Ecology*, 73:313-322.
- Farías A. y Jaksic F. 2007. Effects of functional constraints and opportunism on the functional structure of a vertebrate predator assemblage. *Journal of Animal Ecology* 76, 246-257.
- Farías A. y Jaksic F. 2009. Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos* 118: 591 – 603.
- Fracassi N. G., Pereira J., Teta P. 2004. Efectos de la sequía sobre el comportamiento dietario de *Tyto alba* en el Paque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. I Simposio Argentino sobre Investigación y Conservación de Rapaces – SAICR I. Mar del Plata.
- Gonnet J. M. y Ojeda R. A. 1998. Habitat use by small mammals in the arid Andean foothills of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 38:349-357.
- Jaksic F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* 37, 397-400.
- Jaksic F. M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24: 241-250.
- Jaksic F. M., Meserve P. L., Gutierrez J. R. y Tabilo E. L. 1993. The components of predation on small mammals in semiarid Chile: preliminary results. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:305-321.
- Kittlein M. J. 1997. Assessing the impact of owl predation on the growth rate of a rodent prey population. *Ecological modeling* 103:123-134.

- Kotler B.P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65:689-701.
- Krebs C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 36:239–273.
- Krebs C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Happer & Row, Publishers, New York.
- Leirs H., Stenseth N. C., Nichols J. D., Hines J. E., Verhagen R. y Verheyen W. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependence factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389, 176–80.
- Letnic M., Tamayo B., y Dickman C. R., 2005. The responses of mammals to La Niña (El Niño Southern Oscillation) – associated rainfall, predation, and wildfire in Central Australia. *J. Mammalogy*, 86(4):689–703.
- Lima M., Keymer J. E. y Jaksic F. M. 1999. ENSO-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography and population dynamics. *Am. Nat.* 153, 476–91.
- Lima M., Julliard R., Stenseth N. C. y Jaksic F. M. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of animal Ecology* 70, 761-775.
- Lima M., Stenseth N. C., y Jaksic F. M. 2002. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Eology Letters* 5:273-284.
- Lima, M., M. A. Previtali, y P. L. Meserve. 2006. Climate and small rodent dynamics in semi-arid Chile: the role of lateral and vertical perturbations and intra-specific processes. *Climate Research* 30,125–132.
- Murúa R., González L. A. y Lima M. 2003. Second order feedback and climatic effects determine the dynamics of a small rodent population in a temperate forest of South America. *Oecologia* 45: 19-24.

- Meserve P. L., Kelt D. A., Milstead W. B. y Gutiérrez J. R. 2004. Una investigación de largo plazo sobre interacciones de factores bióticos y abióticos del ecosistema semiárido del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. *Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge* 7:135 – 159.
- Nussbaum, S. 2008. Efectos del manejo ganadero sobre la ecología trófica del zorro gris (*Pseudalopex gymnocercus*) en el desierto del Monte, La Pampa. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, 48 pp.
- Ojeda R. 1989. Small-mammal responses to fire in the Monte desert, Argentina. *Journal of Mammalogy*. 70 (2): 416-420.
- Ostfeld, R. S., Canham, C. D. y Pugh, S. R. 1993. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature, Lond.* 366, 259-261.
- Pereira J. A., Fracassi N. G., Uhart M. M. 2006. Numerical and spatial responses of geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) to prey decline in Argentina. *Journal of Mammalogy*, 87(6):1132–1139.
- Pianka E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Rev. of Ecol. and Systematics*, 4:53-74.
- Poole, K. G. 1994. Characteristics of an unharvested lynx population during a snowshoe hare decline. *J. Wildl. Manage.* 58, 608-618.
- Polis G.A. & T. Yamashita. 1991. The ecology and importance of predaceous arthropods in desert communities. Pp. 180–222, En *The Ecology of Desert Communities*. (G.A. Polis, ed.). Univ. Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Previtali A. M., Lima M., Meserve P. L., Kelt D. A. y Gutiérrez J. R. 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90(7): 1996-2006.

- Price M. V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* 59(5): 910-921.
- Rosenzweig M. L. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodents species. *Ecology* 54, 111–7.
- Stenseth, N.C., Bjørnstad, O.N. y Saitoh, T. 1996. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan. *Proc. R. Soc. B*, 263, 1117–1126.
- Tabeni M. S. y Ojeda R. A. 2005. Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *Journal of Arid Environment*.63: 244-255.
- Tabeni S., Marcos N., Rosi M. I., Bender B. 2011 Vulnerability of small and medium-sized prey mammals in relation to their habitat preferences, age classes and locomotion types in the temperate Monte Desert, Argentina. *Mammalian Biology* 77(2): 90-96.
- Taraborelli, P., Corbalán V. y Giannoni S. 2003. Locomotion and Escape Modes in Rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology*, 109, 475-485.
- Teta P., Pereira J.A., Fracassi N.G., Bisceglia S.B.C. y Heinonen Fortabat S. 2009. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Mastozool Neotrop* 16:183–198.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. y Siemann E. 1997 The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300-1302.
- Valone T. J. y Brown J. H. 1996. Desert Rodents Long-Term Responses to Natural Changes and Experimental Manipulations en Long-term studies of vertebrate communities (ML Cody and JA Smallwood, eds). Academic Press 597 pp.
- Wiens J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65, 590-597
- Wiens J. A. 1981. Single-sample of communities: are the revealed patterns real? *Am. Nat.* 117, 90-98.



Wiens J. A. 1993. Fat times, lean times and competition among predators. *Trends Ecol. Evol.* 10, 348-349

Wywiałowski A. P. 1987. Habitat structure and predators: choices and consequences for rodent habitat specialists and generalists. *Oecologia* 72:39-45.

## Capítulo II

Birney E.C., Monjeau J.A., Phillips C.J., Sikes R.S. Y Kim I. 1996. *Lestodelphys halli*: new information on a poorly known Argentine marsupial. *Mastozoología Neotropical* 3:171-181.

Bisceglia S. 2006. Hábitos alimenticios y patrón de selección de micromamíferos por el gato montés (*Oncifelis geoffroyi*) en el Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, 54 pp.

Bisceglia S. B. C., Pereira J. A., Teta P. y Quintana R. D. 2011. Rodent selection by Geoffroy's cats in a semi-arid scrubland of central Argentina. *Journal of Arid Environments* 75:1024-1028.

Bonaventura S. M., Balabusic A.M., Sabatini M. C., Miranda A. M., Marcelino, F., Ferrero F. y Conrado D. M. 1998. Diversidad y biomasa de pequeños roedores en el desierto del Monte, Argentina. *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile*. Tomo 69, pp. 39-45.

Branch, L., Pessino, M. y Villareal D. 1996. Response of pumas to a population decline of the Plains vizcacha. *Journal of Mammalogy* 77 (4): 1132-1140.

Burkart, R., Bárbaro N. O., Sánchez R. O. y Gómez D. A. 1999. Ecorregiones de la Argentina, Buenos Aires, Administración de Parques Nacionales.

- Cano, E.; Casagrande, G.; Conti, H.; Salazar Lea Plaza, J.; Peña Zubiato, C.; Maldonado Pinedo, D.; Martínez, H.; Hevia, R.; Scoppa, C.; Fernández, B.; Montes, M.; Musto, J. y A. Pittaluga. 1980. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Ministerio de Economía y Asuntos Agrarios de la provincia de La Pampa. Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa, B.A. pp. 1-493.
- Corbalán V. y Debandi G. 2006. Microhabitat use by *Eligmodontia typus* (Rodentia: Muridae) in the Monte Desert (Argentina). *Z. Säugertierkunde*. 71: 124-127.
- Corbalán, V. E. 2004. Uso de hábitat y ecología poblacional de pequeños mamíferos del Desierto de Monte central, Mendoza, Argentina. Tesis Doctoral Universidad Nacional de La Plata. 199 pp.
- Corbalán V. 2006. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 65: 102-110
- Crespo J. A. 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el partido de Rojas, provincia de Buenos Aires. *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. 'Bernardino Rivadavia'* (Argentina), *Ecología* 1, 79-134.
- De Tommaso, D. C., Callicó Fortunato R. G., Pereira J. A., Bisceglia S. y Teta P. 2007. Micromamíferos (Rodentia y Didelphimorphia) depredados por la Lechucita Vizcachera (*Athene cunicularia*) en el centro sur de la provincia de La Pampa, Argentina. XXI Jornadas Argentinas de Mastozoología - XXI JAM Córdoba.
- De Santis L. J. M., Justo E.R., Montalvo C.I. y Kin M. 1988. Mamíferos integrantes de la dieta de *Tyto alba tiudara* (Gray) en la provincia de La Pampa, Argentina. *Actas de las 3ras Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Serie Suplemento*, 4:165-175.
- Farias A. A. 2000. Composición y variación estacional de la dieta del zorro gris pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) en la Laguna de Mar Chiquita. Provincia de Buenos Aires, Argentina). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata.

- Farias A. A. y Kittlein M. J. 2008. Small-scale spatial variability in the diet of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) and human-induced changes in prey base. Ecol. Res. (online first).
- Fracassi N. G., Pereira J. y Teta P. 2004. Efectos de la sequía sobre el comportamiento dietario de *Tyto alba* en el Paque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. I Simposio Argentino sobre Investigación y Conservación de Rapaces – SAICR I. Mar del Plata.
- García V. B. y Kittlein M. J. 2005. Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. Mamm Biol 70:218–226.
- Gonnet J. M. y Ojeda R. A. 1998. Habitat use by small mammals in the arid Andean foothills of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. Journal of Arid Environments. 38:349-357.
- González del Solar R., Puig S., Videla F. y Roig V. 1997. Diet composition of the South American grey fox, *Pseudalopex griseus* Gray, 1837 in Northeastern Mendoza, Argentina. Mammalia 61(4): 617-621.
- Guevara J., Cavagnaro J., Estevez O., Le Houeu H. y Stasi C. 1997. Productivity, management and development problems in the arid rangelands of the central Mendoza plains (Argentina). Journal of Arid Environments 35:575–600
- Heinonen Fortabat, S. y J. C. Chébez. 1997. Los mamíferos de los parques nacionales de la Argentina. Monografía Especial L.O.L.A. n° 14, Buenos Aires.
- Informe Geo-Argentina 2004; “Perspectivas del medio ambiente de la Argentina”.
- INTA. 2004. Inventario Integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa. Segunda Edición. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Universidad Nacional de La Pampa y Subsecretaría de Cultura de La Pampa. CD multimedia.

- Jaksic F., Feinsinger P. y Jiménez J. 1993. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid Neotropical site. *Oikos* 67:87 – 96.
- Justo E.R., Montalvo C.I. y De Santis J.M. 1985. Nota sobre la presencia de *Tympanoctomys barrerae* (Lawrence, 1941) en La Pampa (Rodentia: Octodontidae). *Historia Natural* 28: 243-244.
- Lima M., Stenseth N. C., y Jaksic F. M. 2002. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Eology Letters* 5:273-284.
- Lucherini M., Pessino M. y Farias A. A. 2004. Pampas fox (*Pseudalopex ymnocercus*). In: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW (eds) *Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, 63–68pp.
- Massoia E. 1988. Restos de mamíferos depredados por *Bubo virginianus* y cazadores desconocidos en el Parque Nacional Lihuel Calel, Departamento Lihuel Calel, provincia de La Pampa. *Boletín Científico de la Asociación para la Protección de la Naturaleza* 6: 4-9.
- Mills J.N., Ellis B.A., McKee K.T., Maiztegui J.I. y Childs J.E. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of Central Argentina. *Journal of Mammalogy* 72: 470-479.
- Nowell, K. y Jackson P. 1996. *Wild Cats. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Cat Specialist Group, Gland, Switzerland.
- Nuñez, M. B. y Bozzolo L. 2006. Descripción de la dieta del zorro gris, *Pseudalopex griseus* (Canidae) (Gray, 1869), en el Parque Nacional Sierra de las quijadas, San Luis, Argentina. *Gayana* 70(2): 163-167.
- Nussbaum, S. 2008. Efectos del manejo ganadero sobre la ecología trófica del zorro gris (*Pseudalopex gymnocercus*) en el desierto del Monte, La Pampa. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, 48 pp.

- Ojeda R. 1989. Small mammal responses to the fire in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 70:416-420.
- Pereira J. A. 2009. Efectos del manejo ganadero y disturbios asociados sobre la ecología trófica y espacial y la demografía del Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*) en el desierto del Monte, Argentina. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Pereira J. 2010. Activity pattern of Geoffroy's cats (*Leopardus geoffroyi*) during a period food shortage. *Journal of Arid Environments* 74:1106 -1109.
- Pessino, M. E. M., Sarasola J. H., Wander C. y Besoky N. 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.
- Redford, K. H. y Eisenberg. F. J. 1992. *Mammals of the Neotropics, The Southern Cone*. Vol. 2. The University of Chicago Press. 430 pp.
- Rundel, P., Villagra, P.E., Dillon, M.O., Roig-Junent, S.A. y Debandi, G., 2007. Arid and Semi Arid Ecosystems. In: Veblen, T.T., Young, K., Orme, A. (Eds.) *The Physical Geography of South America*. Oxford University Press, pp. 158 – 183
- Tabeni S. y Ojeda R. A. 2003. Assessing mammal responses to perturbations in temperate aridlands of Argentina. *Journal of Arid Environments* 55: 715–726
- Teta P., Pereira J. A., Fracassi N. G., Bisceglia S. B. C. y Heinonen Fortabat S. 2009. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Mastozool Neotrop* 16:183–198.
- Tiranti S. I. 1994. Mammal prey of the Barn Owl (*Tyto alba*) in Parque Luro Reserve, La Pampa, Argentina. *Hystrix, Rivista di Teriologia, Associazione Teriologica Italiana*. Vol. 5(1-2): 47-52.
- Vieira E.M. y Port D. 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *Journal of Zoology*, 272(1): 57 - 63.

Vuillermoz P. A. 2001. Dieta estacional y Selección de Presas del Gato Montés (*Oncifelis geoffroyi*) y Zorro Pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) en la Reserva de Vida Silvestre “Campos del Tuyú” (Bahía Samborombón). Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Ximenez A. 1975. *Felis geoffroyi*. *Mammalian Species*. 54, pp 1-4.

### **Capítulo III**

Brown, J.H. y Ernest S. K. M., 2002. Rain and rodents: complex dynamics of desert consumers. *BioScience* 52, 979–87.

Daniel, W. W., 1978. *Applied Nonparametric Statistics*. Houghton Mifflin Company, USA. 503 pp.

Labraga, J.C. y Villalba, R., 2009. Climate in the Monte Desert: Past trends, present conditions, and future projections. *Journal of arid environments* 73:154 – 163.

Sarmiento, G., 1984. *Los Ecosistemas y la Ecosfera*. Blume. España.

Stenseth N. C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K. y Lima M., 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292–6.

Walter, H. 1977. *Zonas de vegetación y clima* Ediciones Omega, Barcelona, 245 pp

Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O., y Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change *Nature* 416 (6879): 389-395.

### **Capítulo IV**

- Baldi G. Nosetto M., Aragón R., Aversa F. Paruelo J. 2008. Long-term satellite NDVI datasets: evaluating their ability to detect ecosystem functional changes in South America. *Sensors*, 8:5397-5425.
- Bates D. y Maechler M. 2010. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-37. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. H. Blume, Madrid, 547 pp.
- Clements F. 1928. *Plant succession and indicators*. H.W. Wilson Co., New York, 453 pp.
- Daniel, W. W. 1978. *Applied Nonparametric Statistics*. Houghton Mifflin Company, USA. 503 pp.
- Huete A., Alfredo R., Kamel D., Tomoaki M., Rodriguez E., Patricia E., Xiang G., Ferreira L.G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS Vegetation Indices. *Remote Sensing of Environment*. 83: 195–213.
- INTA-PROVINCIA DE LA PAMPA-UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA. 1980. *Inventario de los recursos Naturales de la provincia de la Pampa*. Segunda ed. Pp. 495 y mapas.
- Krausman P. R. 1999. Some basic principles of habitat use. En: *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*. Launchbaugh, K.I., Mosley J.C. y Sanders K.D. (eds.). Idaho forest, Wildlife and Range. University of Idaho, Moscow, ID, 85 – 90p.
- Rotenberry J. T. y Wiens J. A. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228–1250.
- Sobrino J. y Julien Y. 2011. Global trends in NDVI-derived parameters obtained from GIMMS data. *International Journal of Remote Sensing*, 32:4267-4279.

Vázquez P. Adema E. y Fernández B. 2013. Dinámica de la fenología de la vegetación a partir de series temporales de NDVI de largo plazo en la provincia de La Pampa. *Ecología Austral* 23:77 – 86.

Wiens J. A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4): 385-397.

Wiens J. A. 1992. *The ecology of bird communities*, vol. 2. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

## Capítulo V

Bates D. y Maechler M. 2010. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and syntax. R package version 0.999375-37. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

Bisceglia S. 2006. Hábitos alimenticios y patrón de selección de micromamíferos por el gato montés (*Oncifelis geoffroyi*) en el Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, 54 pp.

Brown, J. H. y Lieberman G. 1973). Resource utilization and coexistence of seed-eating rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.

Brown, J.H. (1989). Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59:1-20.

Brown, J.H. y Z. Zeng (1989). Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan Desert. *Ecology* 70: 1507-1525.

Bowers, M. A., D. B. Thompson, and J. H. Brown. 1987. Foraging and microhabitat use in desert rodents: the role of a dominant competitor. *Oecologia (Berlin)* 72:77–82.

Carthew, S.M. y T. Keynes (2000). Small mammals in a semi-arid community, with particular reference to *Ningauia yvonneae*. *Australian Mammalogy* 22:103-109.



- Corbalán, V.E. 2004. Uso de hábitat y ecología poblacional de pequeños mamíferos del Desierto de Monte central, Mendoza, Argentina. Tesis Doctoral Universidad Nacional de La Plata. 199 pp.
- Corbalán V., Tabeni M. S. y Ojeda R. A. 2006. Assessment of habitat quality for small mammal species of the Monte Desert, Argentina. *Mammalian Biology* 71:227–237.
- Dickman, C.R., A.S. Haythornthwaite, G.H. Mc Naught, P.S. Mahon, B. Tamayo y M. Letnic (2001). Population dynamics of three species of dasyurid marsupials in arid central Australia: a 10-year study. *Wildlife Research* 28: 493-506.
- Friend, G.R., B.W. Johnson, D.S. Mitchell y G.T. Smith (1997). Breeding, population dynamics and habitat relationships of *Sminthopsis dolichura* (Marsupialia: Dasyuridae) in semi-arid shrublands of Western Australia. *Wildlife Research* 24:245-262.
- Frye, R. J. 1983. Experimental field evidence of interspecific aggression between two species of kangaroo rat (*Dipodomys*). *Oecologia (Berl.)* 59: 74–78.
- Haythornthwaite, A. y Dickman C.R. 2006. Distribution, abundance and individual strategies: a multi-scale analysis of dasyurid marsupials in arid central Australia. *Ecography* 29: 285-300.
- Iriarte, J.A., L.C. Contreras y Jacksic F.M. 1989. A long-term study of a small mammal assemblage in central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy* 70: 79-87.
- Kotler, B.P. y J.S. Brown. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 281- 307.
- Levins R. 1979. Coexistence in a variable environment. *American Naturalist* 114:765- 783.
- Mares M. A. 1980. Convergent evolution among desert rodents: a global perspective. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 16:1–51.

- Meserve, P. L., D. A. Kelt, W.B. Milstead y J.R. Gutierrez (2003). Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience* 53: 633-646.
- Meserve, P. L., D. A. Kelt, M. A. Previtali, W. B. Milstead, and J. R. Gutiérrez. 2011. Global climate change and small mammal populations in north-central Chile. *Journal of Mammalogy* 92:1223–1235
- Misonne, X. (1975). The rodents of the Iranian deserts en: Rodents in desert environments. (Eds. Prakash, I. y Ghosh, P.K) *Monographiae Biologicae*, vol. 28. Dr. W. Junk b.v. publishers The Hague. 47-58pp.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Vol. 1. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe de UNESCO y Sociedad Entomológica Aragonesa. Serie Manuales y Tesis SEA. 84 p.
- Nussbaum S. 2008. Efectos del manejo ganadero sobre la ecología trófica del zorro gris (*Pseudalopex gymnocercus*) en el desierto del Monte, La Pampa. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, 48 pp.
- O'Farrell, M.J. (1974). Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy* 55: 809-823.
- Ojeda R. A., Tabeni S. y Corbalán V. 2011. Mammals of the Monte Desert: from regional to local assemblages. *Journal of Mammalogy*, 92(6):1236-1244.
- Peig, J. y Green, A. J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118: 1883–1891.
- Pereira J. A. 2009. Efectos del manejo ganadero y disturbios asociados sobre la ecología trófica y espacial y la demografía del Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*) en el desierto del Monte, Argentina. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.

- Polis, G. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. Pp. 1–26 En: The ecology of desert communities (G. Polis, ed.). University of Arizona Press, Tucson.
- Predavec, M., 2000. Food limitation in Australian desert rodents: experiments using supplementary feeding. *Oikos* 91, 512–522
- Previtali M. A., Lima M., Meserve P.L., Kelt D. A. y Gutierrez J. R. 2009. Population dynamics of two sympatric rodent species in a highly variable environment: The influence of rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90: 1996- 2006.
- Price M.V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* 59: 910–921.
- Reichman O.J. 1975. Relationships of desert rodent diets to available resources. *Journal of Mammalogy* 56:731-751.
- Rodriguez D. 2011. Diversidad de ensambles de pequeños y medianos mamíferos del desierto templado del Monte. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Comahue. 264 pp.
- Rosenzweig, M.L. (1973). Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology* 62: 327-335.,
- Tabeni, M.S. y R.A. Ojeda 2005. Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *J. Arid Environm.* 63: 244- 255.
- Tabeni M.S. 2006. Heterogeneidad espacio-temporal del ensamble de pequeños y medianos mamíferos del Desierto del Monte central, Ñacuñán, Mendoza, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.
- Teta P, Pereira JA, Fracassi NG, Bisceglia SBC and Heinonen Fortabat S (2009) Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Mastozool Neotrop* 16:183–198.

Walsberg G. E. 2000. Small Mammals in Hot Deserts: Some Generalizations Revisited  
Bioscience 50(2):

Whitford, W.G. (2002). Ecology of desert systems. Academic Press.

Zeng, Z. y J.H. Brown (1987). Population ecology of a desert rodent: *Dipodomys merriami* in  
the Chihuahuan Desert. Ecology 68: 1328-1340.

## Capítulo VI

Bates D. y Maechler M. 2010. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R  
package version 0.999375-37. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

Brown J. H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. in Cody M. L. y Diamond J. M.,  
eds. Ecology and Evolution of Communities. Cambridge (MA): Harvard University  
Press. P. 315–341

Brown J. H. y Ernest M. S. K. 2002. Rain and Rodents: Complex Dynamics of Desert  
Consumers. Bio Science 52(11): 979 – 987.

Brown J.H. y Heske E.J. 1990. Temporal changes in Chihuahuan Desert rodent community.  
Oikos. 59: 290-302.

Brown J. H., Reichman O. J. y Davidson D. W. 1979. Granivory in desert ecosystems. Annual  
Review of Ecology and Systematics 10: 201–227.

Brown J. S. 1989. Desert rodent community structure: A test of 4 mechanisms of coexistence.  
Ecological Monographs 59: 1–20.

Calisher C. H., Mills J. N. y Sweeney W. P. (2005) Population dynamics of a diverse rodent  
assemblage in mixed grass-shrub habitat, Southeastern Colorado, 1995–2000. J.Wildl.  
Dis. 41, 12–28.

- Crespo J. A. 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas, Provincia de Buenos Aires. *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. Ecol.* 1, 73–134.
- Ernest S. K. M., Brown J. H., Parmenter R. R. 2000. Rodents, plants, and precipitation: Spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88: 470–482.
- Hairston N. F., Smith F. E. y Slobodkin L. B. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-424.
- Holmgren M., Stapp P., Dickman C. R. Gracia C., Graham S., Gutiérrez J. R., Hice C., Jaksic F., Kelt D. A., Letnic M., Lima M., López B. C., Meserve Peter L., Milstead B. W., Polis G. A., Previtalli M. A., Richter M., Sabaté S. y Squeo F. A. 2006. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 4, 87–95.
- Hunter M. D. y Price P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- Kotler B. P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65: 689–701.
- Kotler B. P. y Brown J. S. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 281–307.
- Letnic M., Tamayo B. y Dickman C. R. 2005. The responses of mammals to La Niña (ENSO) – associated rainfall, predation and wildfire in arid Australia. *J. Mammal.* 86, 689–703.
- M'Closkey R. T. 1978 Niche separation and assembly in four species of Sonoran Desert rodents. *American Naturalist* 112: 683–694.
- Meserve P.L., Yunger J.A., Gutiérrez J.R., Contreras L.C., Milstead W.B., Lang B.K., Cramer K.L., Herrera S., Lagos V.O., Silva S.I., Tabilo E.L., Torrealba M.A. y Jaksic F.M. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern

- Oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy* 76: 580-595.
- Meserve P. L., Kelt D. A., Milstead W. B. y Gutiérrez J. R. 2003. Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience* 53, 633–46.
- Mills J. N., Ellis B. A., Mckee K. T., Maiztegui J. I. y Childs J. E. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *J. Mammal.* 72, 470–9.
- Mills J. N., Ellis B. A., Mckee K.T., Maiztegui J. I. & Childs J. E. 1992. Reproductive characteristics of rodent assemblages in cultivated regions of central Argentina. *J. Mammal* 73, 515–26.
- Noy – Meir I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4:25 – 51.
- Polis G. A., Holt R. D., MENGE B. A. y WINEMILLER K. O. 1996. Time, space, and life history: influences on food webs. En: GA Polis & KO Winemiller (eds) *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*: 435-460. Chapman and Hall, New York.
- Oostfeld R.S. y Keesing F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *TREE* 15: 232-237.
- Power M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- Previtali M. A., Lima M., Meserve P. L., Kelt D. A. y Gutierrez J. R. 2009. Population dynamics of two sympatric rodent species in a highly variable environment: The influence of rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90: 1996- 2006.
- Price M. V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* 59: 910–921.

Price MV, Podolsky RH. 1989. Mechanisms of seed harvest by heteromyid rodents: Soil texture effects on harvest rate and seed size selection. *Oecologia* 81: 267–273.

Rosenzweig M. L., Winakur J. 1969. Population ecology of desert rodent communities: Habitats and environmental complexity. *Ecology* 50: 558–572.

Rosenzweig M. L. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology* 54: 111–117.

Stenseth N. C., Ottersen G., Hurrell J.W. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: The North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 2087–96.

Thompson S. D. 1982. Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: Effects of a simple habitat manipulation. *Ecology* 63: 1313–1321.

## **Capítulo VII**

Bos G. y Carthew S. 2003. The influence of behaviour and season on habitat selection by a small mammal. *Ecography* 26: 810-820.

Coppeto S. A., Kelt D. A., Van Vuren D. H., Wilson J. A. y Bigelow S. 2006. Habitat associations of small mammals at two spatial scales in the northern Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy* 87: 402-413.

Corbalán V. 2006. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte Desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 65: 102-110.

Corbalan, V. y Ojeda, R. 2004. Spatial and temporal organization of small mammal communities in the Monte Desert, Argentina. *Mammalia* 68: 5-14.

- Díaz M. 1992. Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography* 15: 77-85.
- Dunning Jr J. B., Stewart B. J., Danielson B. J., Root T. L., Lamberson R. H. y Stevens E. E. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5: 3-11.
- Ecke, F., Löfgren, O. y Sörlin, D. 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* 39: 781-792.
- Hall L. S., Krausman P. R. y Morrison M. L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182.
- Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Jorgensen E. E. 2004. Small mammal use of microhabitat reviewed. *Journal of Mammalogy*, 85: 531-539.
- Jorgensen E. E. y Demarais S. 2009. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80(2): 421 – 429.
- Korpimäki E. y Krebs C. J. 1996. Predation and population cycles of small mammals. *Bioscience* 46: 754-764.
- Korpimäki E., Koikuven V. y Hakkarainen H. 1996. Microhabitat use and behavior of voles under weasel and raptor predation risk: predator facilitation? *Behavioral Ecology* 7: 30-34.
- Krebs J. R. y Davies N. B. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific. Oxford.



- Millymaki A. 1979. Importance of small mammals as pest in agriculture and stored products. En: *Ecology of small mammals* (Stoddart, D. M. Ed). London, Chapman & Hall, 239-279.
- Morris D. W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68: 362-369.
- Oatway M. L. y Morris D. W. 2007. Do animals select habitat at small or large scales? An experiment with meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Canadian Journal of Zoology* 85: 479-487.
- Rosenzweig M. L. y Winakur J. 1969. Ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecological Society of America*, 50: 558-572.
- Traba J., Acebes P., Campos V. y Giannoni S. M. 2009. Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomis mimax*. *Journal of Arid Environments* 74: 179-185.

## **Capítulo VIII**

- Anderson M. y Erlinge S. 1977. Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 29:591-597.
- Andrén H. 1994 Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat : a review. *Oikos*, 71, 355–366.
- Arim M. y Jaksic F. M. 2005. Productivity and food web structure: association between productivity and link richness among top predators. *J. Animal of Ecology* 74, 30 – 40.
- Avennant N. L. y Nel J. A. J. 2002. Among habitat variation in prey availability and use by caracal *Felis caracal*. *Mam. Biol.* 67(1): 18–33.
- Becker M.S. 2008. Applying predator–prey theory to evaluate large mammal dynamics: wolf predation in a newly-established multiple-prey system. Tesis doctoral, Montana State University, 148 págs.

- Begon M., Harper J. L. y Townsend C.R.. 1988. Ecología, individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega S.A., Barcelona, 886 pp.
- Belloq M. I. 2000. A review of the trophic ecology of the Barn Owl in Argentina. *Journal of Raptor Research* 34:108-119.
- Brand C. J. y Keith L. B. 1979. Lynx demography during a snowshoe hare decline in Alberta. *J. of Wild. Manag.* 43: 827-849.
- Corbalán V. y Ojeda R. 2004. Spatial and temporal organisation of small mammal communities in the Monte desert, Argentina. *Mammalia* 68, 5–14.
- Carbone C. y Gittleman J. L. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* 295: 2273-2276.
- Corley J.C., Fernandez G., Capurro A., Novaro A.J., Funes M. y Travaini A. 1995. Selection of Cricetine prey by the Culpeo fox in Patagonia: a differential prey vulnerability hypothesis. *Mammalia* 59, 315–325.
- De Villa Mesa A., Martínez-Meyer E., López-González C. 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) food habits in a tropical deciduous forest of Jalisco, Mexico. *Am. Midland Naturalist.* 148:146-154.
- Dickman C.R. 1992. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. *Ecology*, 73, 313-22.
- Estes J. A. 1996. Predators and ecosystem management. - *Wildlife Society Bulletin* 24: 390-396.
- Farias A. 2006. Efectos de la disponibilidad de recursos sobre la diversidad funcional de un ensamble de vertebrados depredadores de Chile central. Tesis doctoral, Universidad Católica de Chile.
- Farias A. A. y Jaksic F. M. 2007. Effects of functional constraints and opportunism on the functional structure of a vertebrate predator assemblage. *Journal of Animal Ecology* 76: 246-257.

- Halle S. 1988. Avian predation upon a mixed community of common voles (*Microtus arvalis*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Oecologia* 75, 451–455.
- Hanski I. y Korpimäki E. 1995. Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for the predator-prey interaction. *Ecology* 76: 840-850.
- Herrera C.M. y F.M. Jaksic. 1980. Feeding Ecology of the Barn Owl in Central Chile and Southern Spain: A Comparative Study. *Auk* 97:760-767.
- Holling C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91:293–320.
- Jaksic F. M. y M. Delibes. 1987. A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predators differing in species richness: causes, correlations and consequences. *Oecologia* 71:461-472.
- Jaksic F. M. y Simonetti J. A. 1987. Predator/prey relationships among terrestrial vertebrates: an exhaustive review of studies conducted in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 221-244.
- Jaksic F. M. 1989. Opportunism vs selectivity among carnivorous predators that eat mammalian prey: a statistical test of hypotheses. *Oikos* 56:427-430.
- Jaksic, F. M., Jiménez J. E., Castro S. A. y Feinsinger P. 1992. Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site. *Oecologia* 89:90-101.
- Karanth K. U. y Sunquist M. E. 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *Journal of Animal Ecology* 64: 439-450
- Kitchener A. 1991. The natural history of the wild cats. Comstock Publishing Associates, Ithaca New York. 280 págs.
- Kittlein, M.J., 1994. Predación por lechuzas sobre poblaciones de roedores. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata.

- Kittlein, M.J., Vassallo, A.I. y Busch, C., 2001. Differential predation upon sex and age classes of tuco-tucos (*Ctenomys talarum*, Rodentia: Octodontidae) by owls. *Mamm. Biol.* 66, 281–289.
- Klare, U., J. F. Kamler, and D. W. Macdonald. 2011. A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal Review* 41:294–312.
- Knick S. T. 1990. Ecology of bobcats relative to exploitation and a prey decline in southeastern Idaho. *Wildlife Monographs* 108:142.
- Korpimäki E. y Norrdahl K. 1989. Predation of Tengmalm's owls: numerical responses, functional responses and dampening impact on population fluctuations of microtines. *Oikos* 54:154-164.
- Linnell J. D. y Strand O. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and distributions* 6:169-176.
- Mukherjee S., Goyal S., Johnsingh A. y Leite Pitman M. 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *The Zoological Society of London*, 262: 405-411.
- Norrdahl K. 1995. Population cycles in northern small mammals. *Biol Rev.* 70: 621 – 637.
- Ojeda R. A., Tabeni S. y Corbalán V. 2011. Mammals of the Monte Desert: from regional to local assemblages. *J. Mammal.* 92(6).
- Paine R.T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist* 100 (910): 65–75.
- Pearson O. P. 1964. Carnivore – mouse predation: An example of its intensity and bioenergetics. *J. Mammal.* 45: 177 – 188.

- Pearson O. P. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *J. Anim. Ecol.* 35:217-233.
- Pearson O. P. 1971. Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (*Microtus californicus*). *J. Mammal.* 52:41-49.
- Pearson O. P. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living near Nahuel Huapi National Park and Lanín National Park, southern Argentina. *Mast. Neotr.* 2:99-148.
- Pereira J. A. 2009. Efectos del manejo ganadero y disturbios asociados sobre la ecología trófica y espacial y la demografía del Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*) en el desierto del Monte, Argentina. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 53–74.
- Ray J. C., y Sunquist M. E. 2001. Trophic relations in a community of African rainforest carnivores. *Oecologia* 127:395–408
- Reynolds J. y Aebischer N. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique with recommendations based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mamm Rev* 21:97–122
- Ricklefs RE. 1990. *Ecology*. 3rd ed. New York: WH Freeman.
- Steppan S. J. 1995. Revision of the leaf-eared mice Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana: Zool.* 80:1-112.
- Sundell J., Eccard J., Tiilikainen R., Ylönen H. 2003. Predation rate, prey preference and predator switching: experiments on voles and weasels. *Oikos* 101:615–623.
- Tabeni S., Marcos N. , Rosi M. y Bender B. 2011. Vulnerability of small and medium-sized prey mammals in relation to their habitat preferences, age classes and locomotion types in the temperate Monte Desert, Argentina. *Mammal. Biol.* 77(2): 90 – 96.

- Taraborelli, P., Corbalán V. y Giannoni S. 2003. Locomotion and Escape Modes in Rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology*, 109, 475-485.
- Taylor I. R. 1994. *Barn Owls: Predator-Prey Relationships*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Teta P., Pereira J.A., Fracassi N.G., Bisceglia S.B.C. y Heinonen Fortabat S. 2009. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Mastozool Neotrop* 16:183–198.
- Todd A. W. y Keith L. B. 1983. Coyote demography during a snowshoe hare decline in Alberta. *J Wildlife Management* 47:394-404.
- Wiens J. 1993. Fat times, lean times and competition among predators. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 348-349.
- White P. J. y Ralls K. 1993. Reproduction and spacing patterns of kit foxes relative to changing prey availability. *J. Wild. Manag.* 57(4):861–867.

## **Capítulo IX**

- Bisceglia S. B.C., Pereira J. A., Teta P. y Quintana R. D. 2008. Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 72 (2008) 1120–1126.
- Bonaventura S. M., Balabusic A.M., Sabatini M. C., Miranda A. M., Marcelino, F., Ferrero F. y Conrado D. M. 1998. Diversidad y biomasa de pequeños roedores en el desierto del Monte, Argentina. *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile*. Tomo 69, pp. 39-45.
- Brown J. H. y Ernest S. K. M. 2002. Rain and rodents: complex dynamics of desert consumers. *Bioscience* 52: 979-987.

- Campos C. M., Ojeda R. A., Monge S. y Dacar M. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26:142-149.
- Corbalán V. 2006. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte Desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 65: 102-110.
- Corbalán V. y Debandi G. 2009. Evaluating microhabitat selection by *Calomys musculus* (rodentia: cricetidae) in western Argentina using luminous powders. *Mastozool. Neotrop.*16: 205-210
- Corbalan, V. y Ojeda, R. 2004. Spatial and temporal organization of small mammal communities in the Monte Desert, Argentina. *Mammalia* 68: 5-14.
- Dickman C. R., Mahon P. S., Masters P. y Gibson D. F. 1999. Long-term dynamics of rodent populations in arid Australia: the influence of rainfall. *Wildlife Research* 26: 389-403.
- Dickman C. R., Greenville A. C., Beh C. L., Tamayo B. y Wardle G. M. 2010. Social organization and movements of desert rodents during population “booms” and “busts” in central Australia. *Journal of Mammalogy* 91:798–810.
- Dickman C. R., Greenville A. C., Tamayo B. y Wardle G. M. 2011. Spatial dynamics of small mammals in central Australian desert habitats: the role of drought refugia. *J. Mammal.* 92(6):1193-1209.
- Elmqvist T., Folke C., Nystrom M., Peterson G., Bengtsson J., Walker B. y Norberg J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front Ecol Environ* 1:488–94.
- Ernest S. K. M., Brown J. H. y Paramenter R. R. 2000. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88:470-482.
- Fariás A. y Jaksic F. 2009. Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos* 118: 591 – 603.

- Fox B. J. 2011. A review of small mammal trophic structure in drylands: resource availability, use, and disturbance. *J. Mammal.* 92:1179–1192.
- Giannoni S.M., Borghi C.E., Dacar M. y Campos C.M. 2005. Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the Monte (Argentina). *Mastozool. Neotrop.* 12: 181-187.
- Gonnet J. M. y Ojeda R. A. 1998. Habitat use by small mammals in the arid Andean foothills of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 38:349-357.
- Jaksic F. M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24: 241-250.
- Jaksic F. M., Meserve P. L., Gutierrez J. R. y Tabilo E. L. 1993. The components of predation on small mammals in semiarid Chile: preliminary results. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:305-321.
- Kotler B. P., Brown J. S. y Mitchell W. A. 1994. The role of predation in shaping the behavior, morphology and community organization of desert rodents. *Aust J Zool* 42(4):449 -466.
- Letnic M., Tamayo B. y Dickman C. R. 2005. The responses of mammals to La Niña (El Niño Southern Oscillation) associated rainfall, predation, and wildfire in central Australia. *J. Mammal.* 86: 689-703.
- Letnic M. y Dickman C. R. 2010. Resource pulses and mammalian dynamics: conceptual models for hummock grasslands and other Australian desert habitats. *Biological Reviews* 85:501–521.,
- Letnic M., Story P., Story G., Field J., Brown O. y Dickman C. R. 2011. Resource pulses, switching trophic control, and the dynamics of small mammal assemblages in arid Australia. *J. Mammal.* 92:1210–1222.
- Meserve P. L., Yunger J. A., Gutiérrez J. R., Contreras L. C., Milstead W. B., Lang B. K., Cramer K. L., Herrera S., Lagos V. O., Silva S. I., Tabilo E. L., Torrealba M. A. y



- Jaksic F. M. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *J. Mammal.*76: 580-595.
- Meserve P. L., Kelt D. A., Milstead W. B. y Gutiérrez J. R. 2004. Una investigación de largo plazo sobre interacciones de factores bióticos y abióticos del ecosistema semiárido del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. *Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge* 7:135 – 159.
- Meserve P. L., Kelt D. A., Previtali M. A., Milstead W. B. y Gutierrez J. R. 2011. Global climate change and small mammal populations in north-central Chile. *J. Mammal.* 92:1223–1235.
- Milstead W. B., Meserve P. L., Campanella A., Previtali M. A. I, Kelt D. A. y Gutierrez J. R. 2007. Spatial ecology of small mammals in north-central Chile: role of precipitation and refuges. *J. Mammal.* 88:1532–1538.
- Morton S. R., Smith D. M. S., Dickman C. R., Dunkerley D. L., Friedel M. H., McAllister R. R. J., Reid J. R. W., Roshier D. A., Smith M. A., Walsh F. J., Wardle G. M., Watson I. W. y Westoby M. 2011. A fresh framework for the ecology of arid Australia. *J. Arid Environm.* 75:313–329.
- Ojeda R.A. y Tabeni S. 2009. The mammals of the Monte Desert revisited. *J. Arid Environm.* 73: 173-181.
- Pereira J. A. 2009. Efectos del manejo ganadero y disturbios asociados sobre la ecología trófica y espacial y la demografía del Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*) en el desierto del Monte, Argentina. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Petchey O.L. y Gaston K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9:741–58.

- Previtali, M. A., Meserve P. L., Kelt D. A., Milstead W. B. y Gutierrez J. R. 2010. Effects of more frequent and prolonged El Niño events on life-history parameters of the degu, a longlived and slow-reproducing rodent. *Cons. Biol.* 24:18–28.
- Tabeni M. S. y Ojeda R. A. 2005. Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *Journal of Arid Environment.*63: 244-255.
- Tabeni S., Mastrantonio L. y Ojeda R. A. 2007. Linking small desert mammal distribution to habitat structure in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Acta Oecol.* 31: 259-269.
- Taraborelli, P., Corbalán V. y Giannoni S. 2003. Locomotion and Escape Modes in Rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology*, 109, 475-485.
- Teta P., Pereira J.A., Fracassi N.G., Bisceglia S.B.C. y Heinonen Fortabat S. 2009. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Mastozool Neotrop* 16:183–198.
- Thilbault K. M., Ernest S. K. M., White E. P., Brown J. H. y Goheen J. R. 2010. Long-term insights into the influence of precipitation on community dynamics in desert rodents. *J. Mammal.* 91:787–797.
- Wiens J. A. 1981. Single-sample of communities: are the revealed patterns real? *Am. Nat.* 117, 90-98.
- Wiens J. A. 1993. Fat times, lean times and competition among predators. *Trends Ecol. Evol.* 10, 348-349
- Whitford W. G., Rapport D. J. y deSoyza A. G. 1999. Using resistance and resilience measurements for 'fitness' tests in ecosystem health. *J. Environ. Manag.* 57, 21–29.

APENDICE 1

Modelos mixtos y contrastes multiples de los correspondientes a las comparaciones de las precipitaciones de los períodos de muestreo entre sí (PRIMERO: 2008-2009, SEGUNDO 2009-2010, TERCER 2010-2011 y CUARTO: 2011-2012) y con el período ANTERIOR (1994- 2008).

Linear mixed model fit by REML

Formula:  $\log(\text{PP} + 1) \sim \text{ANIO} + (\text{PERIODO} \mid \text{unidad})$

Data: datos

AIC	BIC	logLik	deviance	REMLdev
214.8	233.7	-98.41	200.2	196.8

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.	Corr
unidad	(Intercept)	0.0735579	0.271216	
PERIODO		0.0018873	0.043443	0.000
Residual		1.6550550	1.286489	

Number of obs: 60, groups: unidad, 1

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	t value
(Intercept)	3.3433	0.5052	6.618
ANIOCUARTO	-2.4664	1.6344	-1.509
ANIOPRIMER	-1.7242	0.6523	-2.643
ANIOSEGUNDO	-1.2653	0.9352	-1.353
ANIOTERCER	-1.7432	1.2741	-1.368

	coeffi	standard_errors	zetaVals	P
(Intercept)	3.343339	0.5052211	6.617576	3.651364e-11
ANIOCUARTO	-2.466365	1.6343760	-1.509056	1.312845e-01
ANIOPRIMER	-1.724151	0.6523430	-2.643013	8.217178e-03
ANIOSEGUNDO	-1.265266	0.9352423	-1.352875	1.760956e-01
ANIOTERCER	-1.743241	1.2740575	-1.368259	1.712310e-01

Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses

Multiple Comparisons of Means: User-defined Contrasts

Fit: lmer(formula = log(PP + 1) ~ ANIO + (PERIODO | unidad), data = datos,

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
CUARTO - PRIMER	0.74221	1.27406	0.583	0.9644
CUARTO - SEGUNDO	-1.20110	0.93524	1.284	0.6140
CUARTO - TERCER	-0.72312	0.65234	-1.109	0.7302
PRIMER - SEGUNDO	-0.45889	0.65234	-0.703	0.9318
PRIMER - TERCER	0.01909	0.93524	0.020	1.0000
SEGUNDO - TERCER	0.47798	0.65234	0.733	0.9218
ANTERIOR - PRIMER	1.72415	0.65234	2.643	0.0454 *
ANTERIOR - SEGUNDO	1.26527	0.93524	1.353	0.5674
ANTERIOR - TERCER	1.74324	1.27406	1.368	0.5564
ANTERIOR - CUARTO	2.46636	1.63438	1.509	0.4636

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1 (Adjusted p values reported -- single-step method)

## APENDICE 2

A continuación se muestran los valores descriptores expresados como parámetros de posición (media o mediana según corresponda) y los valores extremos (máximos, mínimos, cuartil superior e inferior, según corresponda) de los índices EVI de las cinco subunidades ambientales, para cada estación y durante cada período evaluado. En negro se señalan las medias y los máximos y mínimos y en gris las medianas y los cuartiles superior e inferior.

### Arbustal mixto

Estación /Períodos	2000 - 2008	2008 - 2009	2009 - 2010	2010 - 2011	2011 - 2012
INVIERNO	0,14 (0,08- 0,41)	0,12 (0,11 - 0,15)	0,12 (0,11 - 0,14)	0,13 (0,11 - 0,16)	0,12 (0,12 - 0,13)
PRIMAVERA	0,17 (0,07 - 0,31)	0,15 (0,12 - 0,19)	0,12 (0,11 - 0,13)	0,18 (0,14 - 0,18)	0,15 (0,13 - 0,19)
VERANO	0,18 (0,09 - 0,30)	0,14 (0,12 - 0,17)	0,17 (0,14 - 0,24)	0,19 (0,16 - 0,21)	0,18 (0,14 - 0,22)
OTOÑO	0,17 (0,10 - 0,39)	0,13 (0,11 - 0,17)	0,18 (0,14 - 0,26)	0,16 (0,15 - 0,19)	0,16 (0,14 - 0,19)

### Jarillar

Estación /Períodos	2000 - 2008	2008 - 2009	2009 - 2010	2010 - 2011	2011 - 2012
INVIERNO	0,16 (0,09 - 0,41)	0,14 (0,13 - 0,16)	0,13 (0,12 - 0,14)	0,14 (0,13 - 0,16)	0,13 (0,11 - 0,14)
PRIMAVERA	0,17 (0,07 - 0,32)	0,15 (0,13 - 0,16)	0,12 (0,11 - 0,13)	0,16 (0,14 - 0,17)	0,16 (0,14 - 0,18)
VERANO	0,18 (0,15 - 0,20)	0,14 (0,12 - 0,17)	0,17 (0,15 - 0,24)	0,18 (0,14 - 0,22)	0,17 (0,12 - 0,20)
OTOÑO	0,18 (0,09 - 0,43)	0,14 (0,13 - 0,16)	0,19 (0,17 - 0,23)	0,18 (0,16 - 0,18)	0,17 (0,15 - 0,17)

**Pastizal – estepa erial**

<b>Estación /Períodos</b>	<b>2000 - 2008</b>	<b>2008 - 2009</b>	<b>2009 - 2010</b>	<b>2010 - 2011</b>	<b>2011 - 2012</b>
INVIERNO	0,15 (0,09 - 0,44)	0,13 (0,11 - 0,18)	0,13 (0,10 - 0,17)	0,13 (0,12 - 0,15)	0,13 (0,13 - 0,14)
PRIMAVERA	0,16 (0,08 - 0,31)	0,13 (0,12 - 0,14)	0,10 (0,10 - 0,12)	0,14 (0,13 - 0,15)	0,13 (0,12 - 0,15)
VERANO	0,17 (0,08 - 0,29)	0,13 (0,11 - 0,13)	0,16 (0,12 - 0,19)	0,17 (0,15 - 0,21)	0,15 (0,13 - 0,18)
OTOÑO	0,17 (0,09 - 0,40)	0,13 (0,11 - 0,14)	0,17 (0,16 - 0,19)	0,16 (0,15 - 0,18)	0,17 (0,16 - 0,18)

**Afloramiento rocoso – pastizal con arbustos aislados**

<b>Estación /Períodos</b>	<b>2000 - 2008</b>	<b>2008 - 2009</b>	<b>2009 - 2010</b>	<b>2010 - 2011</b>	<b>2011 - 2012</b>
INVIERNO	0,13 (0,08 - 0,29)	0,12 (0,11 - 0,12)	0,11 (0,10 - 0,12)	0,12 (0,11 - 0,14)	0,12 (0,11 - 0,13)
PRIMAVERA	0,15 (0,08 - 0,24)	0,13 (0,11 - 0,14)	0,11 (0,09 - 0,15)	0,14 (0,13 - 0,16)	0,13 (0,11 - 0,14)
VERANO	0,15 (0,13 - 0,17)	0,13 (0,11 - 0,13)	0,15 (0,12 - 0,20)	0,17 (0,15 - 0,18)	0,15 (0,15 - 0,19)
OTOÑO	0,15 (0,07 - 0,25)	0,12 (0,10 - 0,12)	0,17 (0,14 - 0,18)	0,15 (0,13 - 0,17)	0,16 (0,13 - 0,17)

**Bosque**

Estación /Períodos	2000 - 2008	2008 - 2009	2009 - 2010	2010 - 2011	2011 - 2012
INVIERNO	0,17 (0,10 - 0,49)	0,15 (0,13 - 0,16)	0,13 (0,12 - 0,15)	0,17 (0,16 - 0,19)	0,15 (0,13 - 0,16)
PRIMAVERA	0,20 (0,08 - 0,40)	0,16 (0,15 - 0,18)	0,14 (0,10 - 0,21)	0,18 (0,17 - 0,20)	0,18 (0,15 - 0,20)
VERANO	0,21 (0,17 - 0,23)	0,16 (0,16 - 0,17)	0,20 (0,16 - 0,23)	0,21 (0,20 - 0,22)	0,19 (0,17 - 0,21)
OTOÑO	0,20 (0,10 - 0,42)	0,15 (0,14 - 0,16)	0,22 (0,20 - 0,24)	0,20 (0,19 - 0,22)	0,17 (0,16 - 0,19)

A continuación se muestran los valores expresados como medida de resumen (media o mediana según corresponda) y los valores extremos (máximos, mínimos, cuartil superior e inferior, según corresponda), de las variables de microhábitat de las cinco subunidades ambientales, Con fondo rosa las medias y los máximos y mínimos y con fondo amarillo las medianas y los cuartiles superior e inferior, con fondo gris las formas de vida ausentes durante todo el período de muestreo en ese ambiente. Abreviaturas de las variables - Nro, estratos: número de estratos; SD: suelo desnudo; SC: suelo cubierto por vegetación; ARB EMA: árboles del estrato muy alto; ARB EA: Árboles del estrato alto; ARB SEC EA: árboles secos en pie del estrato alto; arb EA: Arboles jóvenes/Arbustos del estrato alto; REN EM: renovales de árboles/arbustos del estrato alto en el estrato medio; REN seco EM: renovales de árboles/arbustos del estrato alto en el estrato medio; arb EM: Arbustos/ renovales típicos del estrato medio; HGR EM: herbáceas graminiformes del estrato medio; HNG EM: herbáceas no graminiformes del estrato medio; REN EMB: renovales de árboles/arbustos del EA en el estrato medio bajo; arb EMB: arbustos/renovales del EM en el estrato medio bajo; HGR EMB: herbáceas graminiformes del estrato medio bajo; HNG EMB: herbáceas no graminiformes del estrato medio bajo; ENR: enredaderas; REN EMB: renovales de arbustos y sufrutices en el estrato bajo; HGR EB: herbáceas graminiformes del estrato bajo; HNG EB: herbáceas no graminiformes del estrato bajo; CAC: cactáceas; HEL: helechos; HOJ: hojarasca, SDR<10: suelo desnudo rocoso con fragmentos de piedra menores a 10 cm de diámetro, SDR>10: suelo desnudo rocoso con fragmentos de piedra mayores a 10 cm de diámetro.

Subtipo: Pastizal – estepa erial								
	2008-2009		2009-2010		2010-2011		2011-2012	
	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
Nro Estratos	3 (2 - 3)	3 (2 - 3)	3 (2 - 3)	3 (2 - 3)	2 (2 - 2)	3 (2 - 3)	3 (2 - 3)	3 (3 - 3)
SD	44 (20 - 62,5)	37,5 (20 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	21,78 (0 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	20 (20 - 37,5)
SC	49 (20 - 87,5)	62,5 (62,5 - 87,5)	62,5 (62,5 - 87,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 87,5)	62,5 (62,5 - 87,5)	62,5 (62,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)
REN EM	2 (0 - 10)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 37,5)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
arb EM	22,5 (0 - 37,5)	10 (0 - 20)	8,57 (0 - 20)	3 (0 - 20)	62,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (0 - 37,5)	37,5 (0 - 37,5)	32,08 (0 - 62,5)
REN EMB	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
arb EMB	21,5 (10 - 37,5)	25,27 (10 - 57,5)	10 (0 - 20)	20 (20 - 20)	8,57 (0 - 20)	16,78 (0 - 37,5)	15,35 (0 - 37,5)	10 (10 - 37,5)
CAC EMB	0,6 (0 - 3)	0 (0 - 3)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
HGR EMB	10,6 (3 - 20)	10 (3 - 10)	20 (10 - 20)	11,66 (0 - 20)	23,21 (0 - 37,5)	37,5 (3 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	16,25 (0 - 37,5)
HNG EMB	2 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 10)	0 (0 - 3)	0 (0 - 10)
REN EB	1,8 (0 - 3)	9,22 (0 - 20)	4,71 (0 - 10)	10 (10 - 10)	7,57 (0 - 20)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)	10,5 (0 - 20)
CAC EB	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	0 (0 - 0)
Hel EB	0,6 (0 - 3)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
HGR EB	7,2 (3 - 10)	3 (0 - 10)	0 (0 - 3)	10 (0 - 10)	10 (3 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)



HNG EB	5,8 (0 - 20)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	3 (0 - 10)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10 (10 - 10)
HOJ EB	5,8 (3 - 10)	10 (10 - 10)	9 (0 - 20)	6 (0 - 10)	3 (3 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)
SDR > 10	11,5 (0 - 37,5)	0 (0 - 3)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 3)	7,14 (0 - 20)	7,14 (0 - 20)	0 (0 - 3)
SDR < 10	10 (10 - 20)	10 (3 - 10)	8,57 (0 - 20)	20 (10 - 20)	12,28 (3 - 20)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	3 (3 - 10)

Subtipo: Afloramiento rocoso – pastizal con arbustos aislados								
	2008-2009		2009-2010		2010-2011		2011-2012	
	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
Nro Estratos	2 (2 - 2)	3 (2 - 3)	2 (2 - 3)	2 (2 - 3)	2 (2 - 2)	3 (2 - 3)	3 (2 - 3)	2 (2 - 3)
SD	37,5 (37,5 - 62,5)	62,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)
SC	62,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	57,5 (37,5 - 87,5)
REN EM	0,27 (0 - 3)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
arb EM	0 (0 - 0)	9,85 (0 - 23)	0 (0 - 3)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)	16,94 (0 - 37,5)	16,94 (0 - 37,5)	0 (0 - 20)
REN EMB	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
arb EMB	18,63 (10 - 37,5)	20 (10 - 20)	10 (10 - 10)	10 (10 - 20)	10 (10 - 10)	22,5 (10 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	10 (10 - 20)
CAC EMB	0,81 (0 - 3)	3 (0 - 3)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)
HGR EMB	18,72 (3 - 37,5)	3 (0 - 10)	10 (0 - 10)	9 (0 - 20)	3 (0 - 10)	12,94 (3 - 37,5)	10 (3 - 10)	8,6 (0 - 20)

HNG EMB	1,18 (0 - 10)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
REN EB	5,36 (0 - 20)	10 (10 - 10)	10 (3 - 10)	3 (0 - 10)	10 (10 - 10)	10 (0 - 10)	10 (0 - 10)	10 (0 - 10)
CAC EB	1,5 (0 - 10)	3 (0 - 3)	3 (0 - 10)	3 (0 - 3)	3 (0 - 3)	3 (0 - 3)	3 (0 - 3)	0 (0 - 3)
Hel EB	0 (0 - 0)	0 (0 - 3)	0 (0 - 0)	10 (3 - 10)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
HGR EB	7,72 (3 - 20)	5,57 (0 - 10)	3 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 20)
HNG EB	6,81 (3 - 10)	0 (0 - 3)	3 (0 - 3)	3 (0 - 10)	3 (3 - 10)	3 (3 - 3)	3 (3 - 3)	10 (3 - 10)
HOJ EB	7,86 (0,5 - 10)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	3 (0 - 3)	3 (3 - 3)	10 (3 - 10)	3 (3 - 10)	10 (3 - 10)
SDR > 10	10 (0 - 20)	26,78 (10 - 62,5)	20 (10 - 20)	20 (20 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	14,16 (0 - 37,5)	13,05 (0 - 37,5)	10 (10 - 20)
SDR < 10	10,95 (0 - 37,5)	10 (10 - 20)	14,5 (0 - 37,5)	20 (20 - 20)	18,66 (3 - 37,5)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	20 (3 - 20)

Subtipo: Arbustal Mixto								
	2008-2009		2009-2010		2010-2011		2011-2012	
	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
Nro Estratos	3 (2-3)	3 (3 - 3)	3 (3 - 3)	3 (3 - 3)	2,63 (2 - 3)	3,5 (3 - 4)	3,5 (3 - 4)	3 (3 - 3)
SD	37,5 (20 - 37,5)	10 (10 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	20 (10 - 20)
SC	62,5 (62,5 - 62,5)	87,5 (62,5 - 87,5)	62,5 (37,5 - 62,5)	62,5 (37,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	87,5 (62,5 - 87,5)	87,5 (62,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)
ARB EA	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-3)	0 (0-0)	0 (0-0)

arb EA	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Herb EA	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
REN EM	22,04 (0 - 62,5)	3 (0 - 10)	20 (10 - 20)	16,22 (0 - 37,5)	3 (0 - 10)	20 (3 - 20)	14,05 (0 - 37,5)	16,81 (0 - 37,5)
arb EM	34,77 (0 - 62,5)	10 (0 - 10)	29,3 (3 - 62,5)	32,95 (0 - 62,5)	37,5 (10 - 37,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (0 - 37,5)
CAC EM	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Herb EM	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
REN EMB	0 (0-0)	10 (3 - 10)	3 (3 - 10)	3 (0 - 10)	10 (10 - 20)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	7,54 (0 - 20)
arb EMB	26,59 (10 - 62,5)	22,3 (10 - 40)	10 (10 - 20)	20 (20 - 20)	20 (10 - 37,5)	18,5 (0 - 37,5)	21,25 (0 - 37,5)	20 (20 - 37,5)
CAC EMB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Hel EMB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
HGR EMB	10 (0 - 10)	0 (0-0)	0 (0 - 10)	0 (0-10)	0 (0-0)	0 (0-10)	0 (0-10)	0 (0-3)
HNG EMB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-3)	0 (0-0)	0 (0-10)	0 (0-10)	0 (0-3)
REN EB	3 (0 - 10)	10 (10 - 20)	6,6 (0 - 20)	6,6 (0 - 20)	10 (10 - 20)	10 (3 - 10)	8,9 (0 - 20)	20 (10 - 20)
CAC EB	0 (0 - 0,5)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-3)	0 (0-3)	0 (0-0)
Hel EB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
HGR EB	10 (3 - 10)	0 (0-3)	3 (0 - 10)	0 (0-0)	0 (0-3)	3 (3 - 3)	3 (3 - 3)	0 (0-10)
HNG EB	10 (3 - 10)	0 (0-0)	0 (0-3)	10 (3 - 10)	0 (0-3)	3 (0 - 10)	3 (0 - 10)	8,18 (0 - 20)

HOJ EB	10 (10 - 20)	11,94 (0 - 37,5)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10 (10 - 20)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	20 (10 - 20)
SDR < 10	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	3 (0 - 10)	10 (10 - 20)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10 (3 - 10)	3 (3 - 3)
SDNR	37,5 (20 - 37,5)	10 (10 - 10)	37,5 (20 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	20 (20 - 20)	20 (10 - 20)

Subtipo: Jarillar								
	2008-2009		2009-2010		2010-2011		2011-2012	
	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
Nro Estrtatos	4 (3 - 4)	4 (3 - 4)	4 (4-4)	4 (4-4)	3 (3 - 3)	4 (3 - 4)	4 (3 - 4)	3 (2 - 4)
SD	54 (20 - 87,5)	20 (20 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)
SC	47 (10 - 87,5)	87,5 (62 - 87,5)	62,5 (37,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 87,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	62,5 (62,5 - 87,5)
ARB EA	3 (0 - 10)	0 (0 - 3)	0 (0 - 10)	10 (3 - 10)	0 (0-0)	3 (0 - 10)	8,42 (0 - 37,5)	0 (0-0)
arb EA	0 (0-0)	0 (0 - 3)	0 (0-0)	2,6 (0 - 10)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Herb EA	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
REN EM	3 (3 - 3)	6,14 (0 - 20)	9,2 (0-20)	0 (0-0)	17 (0 - 37,5)	7,66 (0 - 20)	9,33 (0 - 20)	10 (0 - 10)
arb EM	62,5 (20 - 62,5)	37,5 (37,5 - 67,5)	62,5 (62,5 - 62,5)	62,5 (37,5 - 62,5)	62,5 (37,5 - 62,5)	37,5 (37,5 - 62,5)	58,33 (37,5 - 87,5)	40 (0 - 62,5)
CAC EM	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Hel EM	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)

REN EMB	0 (0-0)	11,92 (0 - 37,5)	3,2 (0 - 10)	5,2 (0 - 10)	0 (0 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	10,6 (0 - 20)
arb EMB	26,6 (3 - 62,5)	20 (10 - 20)	13,5 (0 - 37,5)	23 (10 - 37,5)	30,5 (20 - 37,5)	20 (20 - 20)	20 (10 - 20)	19,5 (10 - 37,5)
CAC EMB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
Hel EMB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
HGR EMB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	3 (0 - 10)	3,83 (0 - 10)	0 (0-0)
HNG EMB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
REN EB	0 (0-3)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	10 (3 - 10)	8 (0-20)	6 (0 - 10)	7,66 (0 - 20)	19,5 (10 - 37,5)
CAC EB	0 (0-0,5)	10 (0 - 10)	0 (0-0)	2,6 (0 - 10)	0 (0-0)	16,75 (0 - 37,5)	0 (0-0)	0 (0-0)
Hel EB	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)
HGR EB	0,5 (0 - 10)	3 (3 - 10)	0 (0-0)	2,6 (0 - 10)	0 (0-0)	0 (0-0)	3,83 (0 - 10)	0 (0-0)
HNG EB	9,2 (3 - 20)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	0 (0-0)	3 (0 - 10)	0 (0-10)	2,6 (0 - 10)
HOJ EB	10 (3 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	20 (20 - 20)	0 (0 - 20)	10 (10 - 20)	10 (10 - 20)
SDR < 10	19 (0 - 37,5)	20 (3 - 20)	3,2 (0 - 10)	20 (10 - 20)	12,6 (3 - 20)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	10 (3 - 10)
SDNR	42 (10 - 62,5)	3 (3 - 20)	37,5 (37,5 - 37,5)	20 (20 - 20)	25 (10 - 37,5)	20 (10 - 20)	19,58 (10 - 37,5)	20 (20 - 20)

Subtipo: Bosque quemado								
	2008-2009		2009-2010		2010-2011		2011-2012	
	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
Nro Estratos	3,87 (3 - 4)	4 (3 - 4)	4 (4 - 4)	4 (4 - 4)	3 (3 - 4)	4 (3 - 4)	4 (4 - 4)	4 (3 - 4)
SD	10 (10 - 20)	10 (10 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 37,5)	19,81 (3 - 37,5)	10 (3 - 10)	17,56 (3 - 37,5)	14,56 (3 - 37,5)
SC	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (62,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)
ARB EMA	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
ARB EA	10 (10 - 37,5)	3 (0 - 37,5)	0 (0 - 3)	3 (0 - 37,5)	0 (0 - 10)	10 (0 - 37,5)	0 (0 - 37,5)	10 (3 - 37,5)
ARB SEC EA	1,25 (0 - 10)	3 (0 - 10)	3 (0 - 10)	3 (0 - 10)	16,93 (0 - 37,5)	0 (0 - 3)	3 (0 - 10)	10 (0 - 37,5)
arb EA	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
REN EM	16,87 (0 - 37,5)	10 (10 - 37,5)	12,06 (0 - 37,5)	10 (3 - 37,5)	10 (10 - 37,5)	17,18 (0 - 37,5)	17,56 (3 - 37,5)	10 (10 - 20)
REN seco EM	0 (0 - 0)	3 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 0)	2,5 (0 - 20)	0 (0 - 0)	0,75 (0 - 3)	0 (0 - 0)
arb EM	29,68 (10 - 37,5)	18,37 (9 - 30)	37,5 (20 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	28,75 (20 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)
HGR EM	7,18 (0 - 37,5)	3 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	2 (0 - 10)	0 (0 - 10)
REN EMB	0 (0 - 0)	3 (0 - 3)	3 (3 - 3)	3 (3 - 10)	10 (3 - 10)	10,37 (0 - 20)	10 (0 - 20)	3 (0 - 10)
arb EMB	12,37 (3 - 20)	10 (10 - 20)	10 (10 - 10)	15,06 (0 - 37,5)	10 (10 - 20)	10 (10 - 10)	12,5 (0 - 20)	10 (10 - 10)
HGR EMB	29,68 (10 - 37,5)	10 (3 - 10)	3 (0 - 10)	12,56 (0 - 37,5)	10 (3 - 10)	7,87 (0 - 20)	20 (10 - 20)	11,62 (0 - 20)
HNG EMB	10 (0 - 10)	3 (0 - 10)	0 (0 - 3)	3,25 (0 - 10)	0 (0 - 0)	0 (0 - 3)	0 (0 - 10)	10 (0 - 20)

ENR	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	5,37 (0 - 20)	3 (0 - 3)	3 (0 - 20)	0 (0 - 0)	10,37 (0 - 20)
REN EB	4,12 (0 - 10)	3 (3 - 10)	0 (0 - 3)	10 (0 - 10)	3 (0 - 10)	7,87 (0 - 20)	4,5 (0 - 10)	10 (10 - 20)
HGR EB	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	3 (0 - 10)	10 (3 - 10)	3 (0 - 10)	0 (0 - 0)
HNG EB	0 (3 - 37,5)	3 (3 - 10)	3 (0 - 10)	0 (0 - 3)	6,62 (0 - 20)	9,12 (0 - 20)	10,93 (0 - 37,5)	3 (0 - 10)
HOJ EB	23,12 (10 - 37,5)	21,56 (0 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	20,62 (10 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	20 (10 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	10 (10 - 20)

Subtipo: Bosque quemado recuperado								
	2008-2009		2009-2010		2010-2011		2011-2012	
	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
Nro Estratos	4,1 (4 - 5)	4 (4 - 5)	4 (4 - 5)	4 (4 - 4)	3 (3 - 4)	3 (3 - 4)	4 (4 - 4)	4 (4 - 4)
SD	10,75 (3 - 20)	10 (10 - 10)	17,56 (3 - 37,5)	21,93 (3 - 37,5)	19,81 (3 - 37,5)	15,43 (3 - 37,5)	9,8 (3 - 20)	10 (0 - 10)
SC	84,37 (62,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	81,25 (62,5 - 87,5)	87,5 (62,5 - 87,5)	87,5 (62,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)	87,5 (87,5 - 87,5)
ARB EMA	4,68 (0 - 37,5)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)	0 (0 - 10)
ARB EA	20 (10 - 37,5)	14,12 (0 - 30)	10 (10 - 37,5)	15,62 (0 - 37,5)	3 (0 - 20)	24,06 (0 - 62,5)	0 (0 - 0)	22,81 (0 - 37,5)
ARB SEC EA	5,9 (0 - 37,5)	10 (10 - 10)	10 (3 - 10)	10,06 (0 - 37,5)	10 (10 - 10)	0 (0 - 3)	0 (0 - 10)	0 (0 - 0)
arb EA	5 (0 - 10)	10 (0 - 20)	3 (0 - 10)	3 (0 - 10)	10 (3 - 10)	0 (0 - 0)	0 (0 - 10)	17,81 (0 - 37,5)
REN EM	50 (37 - 62,5)	26,06 (13 - 43)	26 (3 - 62,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	37,5 (37,5 - 37,5)	0 (0 - 0)	16,87 (0 - 37,5)

REN seco EM	0 (0 - 0)	4,87 (0 - 20)	0 (0 - 10)	0 (0 - 0)	4,5 (0 - 10)	0 (0 - 0)	33,12 (20 - 37,5)	0 (0 - 0)
arb EM	33,7 (0 - 62,5)	13 (10 - 26,5)	20 (10 - 20)	28,12 (0 - 62,5)	20 (20 - 37,5)	10 (3 - 10)	21,56 (0 - 37,5)	10 (0 - 20)
HGR EM	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
REN EMB	0 (0 - 0)	6,62 (0 - 20)	10 (0 - 10)	10 (0 - 10)	10 (10 - 10)	10 (10 - 37,5)	15,93 (10 - 37,5)	3 (0 - 10)
arb EMB	10 (10 - 37,5)	14,18 (0 - 40)	9,5 (0 - 20)	10 (0 - 10)	10 (3 - 10)	12,56 (0 - 37,5)	19,37 (10 - 37,5)	20 (10 - 20)
HGR EMB	3,62 (0 - 10)	0 (0 - 3)	3 (0 - 10)	3,25 (0 - 10)	10 (3 - 10)	0 (0 - 10)	3 (0 - 10)	0 (0 - 10)
HNG EMB	0 (0 - 0)	1,75 (0 - 20)	0 (0 - 0)	3 (0 - 10)	0 (0 - 10)	3 (0 - 37,5)	3 (0 - 20)	0 (0 - 10)
ENR	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	3 (0 - 10)	0 (0 - 0)	7,87 (0 - 20)	0 (0 - 0)	11,25 (0 - 20)
REN EB	2 (0 - 10)	1,5 (0 - 3)	3,25 (0 - 10)	3 (0 - 3)	10 (3 - 10)	0 (0 - 10)	10 (3 - 10)	20 (10 - 20)
HGR EB	4,93 (0 - 10)	0 (0 - 3)	0 (0 - 6,5)	3 (0 - 3)	0 (0 - 3)	0 (0 - 3)	10 (3 - 10)	0 (0 - 0)
HNG EB	38,43 (20 - 62,5)	0 (0 - 10)	10 (3 - 10)	6,625 (0 - 20)	10 (3 - 10)	3 (0 - 10)	10 (0 - 10)	9,68 (0 - 37,5)
HOJ EB	20,62 (10 - 37,5)	37,5 (20 - 37,5)	34,68 (0 - 62,5)	0 (0 - 3)	35,93 (10 - 62,5)	20,62 (10 - 37,5)	20 (20 - 37,5)	18,12 (0 - 37,5)

Valores p de los contrastes de las ANOVAS para cada una de las variables de microhábitat que dieron diferencias significativas.

Ambientes	Variables	Contrastes entre años (años)	Contrastes entre estaciones
<b>Pastizal - Roquedal</b>	Suelo desnudo	0,041 (2°y 4°)	
	Renovales típicos del EA en el EM	<0,001 (2°y 4° 2°y 3°)	
	Herb graminiformes del EB	0,012 (2°y 3°), 0,008 (1°y 4°), < 0,001 (2°y 4°)	
	Herb no graminiformes del EB	0,02 (1°y 4°), <0,001 (2°y 4°), 0,02 (2°y 3°)	



<b>Arbustal</b>	Suelo desnudo		<0.00001
	Renovales típicos del EA en el EMB	0,017 (1°y 4°), <0,001 (1°y 3° 2°y 3°)	
	Renovales de arbustos en el EB		0,009
	Cactáceas en el EB	0,02 (3°y 4°)	0,006
	Herbáceas graminiformes en el EB	0,01 (1°y 4°), 0,01 (1°y 2°), 0.007 (1°y 3°)	
	Hojarasca	<0,001 (2°y 4°) 0.003 (2°y 3°)	
<b>Bosque</b>	Arboles jóvenes/arbustos del EA	0,015 (2°y 4° 3°y 4°)	
	Renovales de arboles y arbustos del EA en el EM	0,006 (1°y 2°)	
	Renovales de arboles y arbustos del EA en el EMB	0,01 (1°y 4°), <0,001 (2°y 3° 1°y 3°)	
	Herbáceas no graminiformes secas del EMB	0,01 (2°y 4°), <0,001 (3°y 4°)	
	Renovales de arbustos y sufrutices en el EB	<0,001 (2°y 4°/1°y 4°), 0,02 (3°y 4°)	
	Herbáceas no graminiformes del EB	0,038 (1°y 4°), <0,001 (1°y 2°)	
	Enredaderas	0,015 (1°y 4°), <0,001(2°y 4°), 0,003 (2°y 3°)	

APENDICE 3

Item presa	ZORRO 2008/2009				GATO 2008/2009			
	invierno	primavera	verano	otoño	invierno	primavera	verano	otoño
<b>MAMMALIA</b>	<b>15</b>	<b>2</b>	<b>16</b>	<b>21</b>	<b>48</b>	<b>25</b>	<b>21</b>	<b>25</b>
<b>Marsupialia</b> ( <i>Thylamys</i> )	0	0	0	2	0	2	1	1
<b>Rodentia</b>	15	2	13	21	46	13	20	25
Cricétidos	1	1	10	12	20	13	14	7
Ctenomys	13	1	5	9	40	11	13	22
Cávidos	3	0	1	0	21	6	9	8
Mam. Indet	0	0	3	0	1	0	2	0
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Vespertilianidae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>AVES</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>11</b>	<b>24</b>	<b>14</b>	<b>13</b>
<b>REPTILES</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>9</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>11</b>
<b>INSECTOS</b>	<b>14</b>	<b>9</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>5</b>	<b>14</b>	<b>0</b>	<b>6</b>
Coleopteros	10	7	14	9	4	9	0	2
Phasmidos	3	1	12	8	2	1	0	1
Ortopteros	0	1	4	6	0	0	0	4
Hymenopteros	0	0	1	1	0	1	0	0
Scorpionida	0	0	0	0	0	1	0	0
Arachnida	0	0	1	0	0	1	0	0
Hemiptera	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera	0	0	0	0	0	0	0	0
insect indet	13	1	4	4	5	0	0	1
<b>CARROÑA</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>FRUTOS</b>	<b>0</b>	<b>16</b>	<b>40</b>	<b>64</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
molle	0	16	0	1	0	0	0	0
alpataco	0	0	39	60	0	0	0	0
piquillin	0	0	11	3	0	0	0	0
chañar	0	0	5	1	0	0	0	0
# de heces	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>42</b>	<b>67</b>	<b>59</b>	<b>38</b>	<b>24</b>	<b>27</b>

Tabla 1: Composición dietaria en detalle de *Pseudalopex gymnocercus* (ZORRO) y de *Leopardus geoffroyi* (GATO) expresada como número de heces con el ítem durante el primer período (2008/2009).

Item presa	ZORRO 2009/2010				GATO 2009/2010			
	invierno	primavera	verano	otoño	invierno	primavera	verano	otoño
<b>MAMMALIA</b>	<b>58</b>	<b>14</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>26</b>	<b>15</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>Marsupialia</b> ( <i>Thylamys</i> )	1	1	0	1	0	2	0	0
<b>Rodentia</b>	54	11	5	2	26	15	4	5
Cricétidos	15	4	2	2	9	5	4	4
Ctenomys	41	6	4	0	22	8	0	0
Cávidos	1	0	0	0	3	6	0	3
Mam. Indet	4	4	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetophractus vellerosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vespertilianidae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>AVES</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>7</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>1</b>
<b>REPTILES</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>1</b>
<b>INSECTOS</b>	<b>33</b>	<b>19</b>	<b>11</b>	<b>15</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>1</b>

Coleopteros	9	12	8	6	1	3	3	0
Phasmidos	26	10	1	5	1	0	0	0
Ortopteros	4	4	0	8	0	1	2	0
Hymenopteros	0	0	1	0	1	3	0	0
Scorpionida	0	0	0	0	0	0	0	0
Arachnida	0	0	1	0	0	0	0	0
Hemiptera	0	0	1	0	0	0	0	0
Diptera	0	1	0	0	0	0	0	0
insect indet	3	6	1	2	0	0	3	1
<b>CARROÑA</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>FRUTOS</b>	<b>96</b>	<b>26</b>	<b>23</b>	<b>46</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
molle	0	4	0	0	0	0	0	0
alpataco	95	22	18	43	0	0	0	0
piquillin	1	0	15	15	0	0	0	0
chañar	2	0	15	5	0	0	0	0
# de heces	<b>122</b>	<b>42</b>	<b>23</b>	<b>46</b>	<b>26</b>	<b>17</b>	<b>7</b>	<b>5</b>

Tabla 2: Composición dietaria en detalle de *Pseudalopex gymnocercus* (ZORRO) y de *Leopardus geoffroyi* (GATO) expresada como número de heces con el ítem durante el primer período (2009/2010).

Item presa	ZORRO 2010/2011				GATO 2010/2011			
	invierno	primavera	verano	otoño	invierno	primavera	verano	otoño
<b>MAMMALIA</b>	<b>50</b>	<b>12</b>	<b>4</b>	<b>29</b>	<b>51</b>	<b>19</b>	<b>10</b>	<b>39</b>
<b>Marsupialia</b> ( <i>Thylamys</i> )	1	2	0	1	4	5	0	2
<b>Rodentia</b>	49	12	4	28	51	13	10	39
Cricétidos	27	5	4	18	48	9	10	38
Ctenomys	24	4	0	11	8	2	3	6
Cávidos	5	1	0	2	15	3	1	9
Mam. Indet	0	0	0	1	2	1	0	0
<i>Conepatus chinga</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Vespertilianidae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>AVES</b>	<b>1</b>	<b>13</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>24</b>	<b>6</b>	<b>1</b>	<b>4</b>
<b>REPTILES</b>	<b>3</b>	<b>11</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>11</b>
<b>INSECTOS</b>	<b>12</b>	<b>15</b>	<b>7</b>	<b>55</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
Coleopteros	6	11	3	9	3	2	0	0
Phasmidos	7	1	3	37	0	0	0	0
Ortopteros	1	1	3	36	1	0	0	1
Hymenopteros	0	1	0	0	0	0	0	0
Scorpionida	0	1	0	0	0	0	0	0
Arachnida	0	0	0	1	0	0	0	0
Hemiptera	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera	0	1	0	0	0	0	0	0
insect indet	0	5	0	3	0	2	0	0
<b>CARROÑA</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>26</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>FRUTOS</b>	<b>87</b>	<b>19</b>	<b>13</b>	<b>32</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
molle	0	0	0	0	0	0	0	0
alpataco	86	19	2	26	0	0	0	0
piquillin	2	0	13	8	0	0	0	0
chañar	3	1	0	0	0	0	0	0
# de heces	<b>93</b>	<b>27</b>	<b>14</b>	<b>66</b>	<b>51</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>39</b>

Tabla 3: Composición dietaria en detalle de *Pseudalopex gymnocercus* (ZORRO) y de *Leopardus geoffroyi* (GATO) expresada como número de heces con el ítem durante el primer período (2010/2011).

Ítem presa	ZORRO 2011/2012				GATO 2011/2012			
	invierno	primavera	verano	otoño	invierno	primavera	verano	otoño
<b>MAMMALIA</b>	<b>98</b>	<b>22</b>	<b>1</b>	<b>23</b>	<b>62</b>	<b>14</b>	<b>12</b>	<b>14</b>
<b>Marsupialia</b> ( <i>Thylamys pusilla</i> )	4	1	0	2	1	0	1	2
<b>Rodentia</b>	95	17	1	23	60	1	12	14
Cricétidos	61	7	0	10	55	8	8	9
<i>Ctenomys mendocinus</i>	35	10	1	8	5	5	1	3
Cávidos	14	2	0	4	28	8	7	10
Mam. Indet	3	3	0	0	1	0	0	0
Chiroptera (cf. <i>Tadarida brasiliensis</i> )	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Conepatus chinga</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
Armadillos	7	0	0	0	1	0	0	0
<b>AVES</b>	<b>17</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>3</b>
<b>REPTILES</b>	<b>7</b>	<b>12</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>1</b>
<b>INSECTOS</b>	<b>70</b>	<b>17</b>	<b>20</b>	<b>33</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>0</b>
Coleopteros	3	5	3	0	0	1	0	0
Phasmidos	56	12	0	21	1	0	1	0
Ortopteros	12	1	18	16	0	1	2	0
Hymenopteros	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpionida	0	1	0	0	0	0	0	0
Arachnida	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera	0	0	0	0	0	0	0	0
Insect indet	4	2	0	0	0	0	1	0
<b>CARROÑA</b>	<b>24</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>16</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>FRUTOS</b>	<b>26</b>	<b>55</b>	<b>28</b>	<b>84</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
molle	0	40	0	0	0	0	0	0
alpataco	26	0	26	80	0	0	0	0
piquillin	0	0	0	5	0	0	0	0
chañar	0	0	6	7	0	0	0	0
solupe ( <i>Ephedra orchreata</i> )	0	44	0	0	0	0	0	0
# de heces	<b>115</b>	<b>56</b>	<b>29</b>	<b>86</b>	<b>62</b>	<b>15</b>	<b>12</b>	<b>15</b>

Tabla 4: Composición dietaria en detalle de *Pseudalopex gymnocercus* (ZORRO) y de *Leopardus geoffroyi* (GATO) expresada como número de heces con el ítem durante el primer período (2011/2012).

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis directores Marcelo Kittlein y Roberto Bó por darme la oportunidad de realizar este trabajo de investigación, por confiar en mí y darme la posibilidad de obtener una beca de CONICET, por la paciencia y apoyo continuo, por acompañarme más de una vez al campo, por ayudarme con los análisis estadísticos y con la redacción del manuscrito.

A mis compañeros y profes de los diferentes cursos de posgrado que realicé durante todos estos años. Gracias a ellos pude mejorar la calidad de mi investigación y pude aprender a ser más crítica y a cuestionarme más las cosas. A todos los colegas que colaboraron de una forma u otra en la elaboración de este manuscrito.

A Pablo Teta por ayudarme de manera desinteresada a determinar los roedores encontrados en las heces de los depredadores.

A la Delegación Regional Patagonia de la APN, por facilitarme los permisos para trabajar en el PN Lihué Calel. Al cuerpo de guardaparques y brigadistas por facilitarme todo aquello que tiene que ver con la logística y por solucionarme varios inconvenientes. Especialmente quiero agradecer al brigadista Horacio Erazun y al guardaparque Miguel Romero por su hospitalidad y por la amistad que fue creciendo a lo largo de estos años.

A todos los ayudantes de campo que sin ellos todo esto no hubiera sido posible, quienes aguantaron largas horas de caminata en condiciones climáticas poco agradables, por dedicar su tiempo, por la buena onda y por los amigos nuevos que conocí y muy especialmente a los que reinsidieron. Gracias a: Lucía Sommaro, Erica Cuyckens, Sabrina Villalba, Vanesa Fernandez, Juan Pablo Soria, Agustina Macaluso, Matías Higonet, Nadia Vicenzi, Marcos Simón, Samuel Castro, Nathalia Scioscia, Mara Eugenia Iezzi, Maximiliano Montero, Gabriela Corral, Catalina Romero, Bárbara Romero, Verónica Borrel, Romina Segura.

Un agradecimiento muy especial a mi familia por la paciencia durante todos estos años, por entenderme y por el apoyo incondicional. Gracias a Leo que me viene bancando desde la licenciatura y a mi CHIRI que desde la panza viene acompañándome en la escritura del manuscrito. Los amo profundamente!!