

Tesis Doctoral

# Ecología de la marmosa pálida, *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae), en el desierto de Monte Central

Albanese, María Soledad

2010

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:

Albanese, María Soledad. (2010). Ecología de la marmosa pálida, *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae), en el desierto de Monte Central. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Albanese, María Soledad. "Ecología de la marmosa pálida, *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae), en el desierto de Monte Central". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

# **Ecología de la marmosa pálida, *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae), en el desierto de Monte Central**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires  
en el área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**María Soledad Albanese**

Director de Tesis: Ricardo A. Ojeda

Consejero de estudios: Juan Carlos Reboreda

Lugar de Trabajo: Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA)-  
CCT Mendoza-CONICET.

Buenos Aires, 2010

**ECOLOGÍA DE LA MARMOSA PÁLIDA, *THYLAMYS PALLIDIOR*  
(MARSUPIALIA, DIDELPHIDAE), EN EL DESIERTO DE MONTE CENTRAL**

**RESUMEN**

La marmosa pálida es un pequeño marsupial que habita las zonas áridas de Sudamérica y cuya distribución es la más extensa dentro del género. Su historia natural es poco conocida, siendo éste el primer estudio ecológico de un marsupial en el Monte. El objetivo de esta tesis fue analizar la ecología de una población de marmosas en un ambiente árido y con gran heterogeneidad espacio-temporal. Se abordaron cuatro aspectos: la estructuración temporal de la población, la estrategia reproductiva, el uso y selección del hábitat y los hábitos alimentarios. El estudio fue realizado en 3 hábitats diferentes de la Reserva de Ñacuñán, Mendoza, entre los años 2005-2007. El esfuerzo de trampeo fue de 27.600 noches-trampas y se obtuvieron 118 capturas. Las marmosas presentaron una marcada estacionalidad en su abundancia, donde las lluvias juegan un papel importante probablemente al limitar la disponibilidad de artrópodos, su principal fuente de alimento. Su reproducción fue coincidente con la estación más favorable del año, encontrándose evidencias de mortalidad pos-reproductiva de adultos y reemplazo anual de generaciones, lo que daría lugar a una estrategia semélpara, poco común entre vertebrados. *T. pallidior* mostró hábitos escansoriales usando preferentemente áreas abiertas y de baja complejidad. Los resultados apoyan además un mecanismo de segregación tanto espacial, trófica como temporal del ensamble de micromamíferos al cual esta especie pertenece y sugiere una dimensión adicional: la segregación del espacio vertical. La sincronía de su

historia natural con el ambiente, junto con las adaptaciones fisiológicas le permite a *T.pallidior* hacer frente a las condiciones ambientales heterogéneas y rigurosas que caracterizan al desierto de Monte.

**Palabras claves:** desiertos; Monte; marsupiales; *Thylamys pallidior*; uso de hábitat; dieta; estrategia reproductiva; semelparidad.

**ECOLOGY OF THE MOUSE OPOSSUM, *THYLAMYS PALLIDIOR*  
(MARSUPIALIA, DIDELPHIDAE) IN THE CENTRAL MONTE DESERT**

**SUMMARY**

The desert mouse opossum is a small marsupial inhabiting the aridlands of South America with the largest geographic distribution in the genus. Knowledge about its ecology is scarce, this being the first ecological study of a marsupial in the Monte. The objective of this thesis was to analyze the ecology of a mouse opossum population in an arid and heterogeneous environment. Three aspects of its ecology were studied: temporal population structure, habitat utilization and feeding habits.

The study was carried out in three habitat types of the Ñacuñan Reserve, Mendoza, during the period 2005-2007. The capture effort was 27.600 trap-nights and 118 individuals were captured. Mouse opossums showed a strong seasonal abundance influenced by rainfall and probably limited by the availability of arthropods, their main food resource. Reproduction was coincident with the most favorable season, and showed some evidence of post-reproductive mortality and an annual replacement of generations, probably implying a semelparous strategy, very uncommon among vertebrates. *T. pallidior* showed scansorial habits and mostly used open and low complexity areas. The results support spatial, trophic and also temporal segregation mechanisms among species of this assemblage, and suggest an additional mechanism of resource partitioning: vertical spatial segregation.

*T. pallidior* showed synchronicity with the environment in many aspects of its natural history. These strategies, coupled with physiological adaptations, allow the desert mouse opossum to cope with the heterogeneous and rigorous conditions that characterize the Monte desert.

**Keywords:** deserts; Monte; marsupials; *Thylamys pallidior*; habitat use; diet; reproductive strategy; semelparity.

## **AGRADECIMIENTOS**

Esta tesis no se podría haber llevado a cabo sin la ayuda y colaboración de una gran cantidad de personas e instituciones.

En primer lugar quiero agradecer a mi director de tesis y beca Ricardo Ojeda por haber confiado en mí y haberme dado la posibilidad de llevar adelante este trabajo y permitirme crecer en lo profesional. A Claudia Campos quien fue co-Directora de beca, me ayudó en los primeros pasos por Ñacuñán, aportó ideas y bibliografía. A todo el GIB con quienes tuve la inmensa suerte de poder trabajar todos estos años, fueron parte muy importante de mi crecimiento profesional y personal: a mi compañera de andanzas Daniela Rodríguez por su amistad, constante apoyo y con quien transitamos los primeros pasos de la beca y compartimos una infinidad de experiencias, viajes, mates, charlas, “terapias” y oficina. A Natalia Borrueal por su amistad y por siempre estar. A Solana Tabeni, por su gran paciencia en los primeros momentos, sus consejos, su ayuda en la estadística y el diseño de muestreo, a Maria Ana Dacar por el cuidado de “mis bichos” y sus fundamentales aportes a esta tesis desde la microhistología. A mis tantas compañeritas de mis tantas oficinas: Silvina Velez, Paula Taraborelli, Agustina Novillo, Cecilia Lanzone, por la buena onda, la infinidad de mates compartidos y por esos momentos de despeje tan necesarios. A Pablo Cuello, Fernanda Cuevas, Verónica Chillo, Benjamín Bender, Agustina Ojeda, Ramiro Ovejero y Paola Sassi, por compartir tantos momentos no solo en lo profesional y cotidiano, por su constante apoyo y ayuda, GRACIAS!!

A los integrantes del IADIZA, Mónica Delugan, Juan Antunez y Virgilio Ayaimé por facilitarme en muchas oportunidades la logística para el trabajo de campo en Ñacuñán. A Guillermo Debandi por su ayuda en la estadística, a Silvia Brengio por su colaboración en el laboratorio, a Nelly Horak por la ayuda con las traducciones. A David Flores por recibirme en el MACN y permitirme acceder a la colección, a Diego Vazquez por sus comentarios y aportes en la versión preliminar de esta tesis. A Gabriela Corral por tantas veces darme una mano y facilitarme las cosas al hacer de “mensajera” en mis trámites con la Universidad.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA, institución en la cual llevé adelante este doctorado, en especial a Juan Carlos Reboreda quien fue mi consejero de estudios. Por otro lado, quiero agradecer a quienes fueron los jurados de esta tesis: Karina Hodara, Marcelo Cassini y David Flores por sus enriquecedores aportes a la versión final de este trabajo. Al CONICET y la ANPCyT por el financiamiento a través de las becas y proyectos PICT y PIP. Al IADIZA por brindarme la infraestructura, apoyo técnico y la movilidad necesaria para llevar adelante este trabajo, y a IDEA WILD por el subsidio de equipamiento.

Un gran agradecimiento a todos quienes me acompañaron y ayudaron en mis campañas en Ñacuñán, a pesar de las largas caminatas, el calor, los madrugones y la jarilla: Carla Corisi, Lucía Fernández, Mauricio Contreras, M. Sol Lisboa, M. José Román, Andrea Amaidén, Valeria Campos, Silvina Velez y Fernanda Cuevas. También a Agustina Novillo por las interminables horas-grilla, muy especialmente a mi amiga de la vida Cynthia Mendez por el coraje

de acompañarme en mi primer campaña, estar ahí, bancarme y a pesar de todo volver en la siguiente. A mi “primo” Carlos Cabrera por su inventiva, su practicidad, su confianza, sus fotos y por ser “reincidente”. Agradezco a todos y cada uno, por hacerme las cosas más simples, porque sin ellos este trabajo no hubiera podido llevarse a cabo.

A mis amigos de la vida dispersos por la Argentina: quienes de distintas formas y a pesar de las distancias, me ayudaron a transitar este camino con su constante apoyo, sus consejos, charlas, mates (o tes) o simplemente escuchando.

Finalmente quiero agradecer a mi familia y en especial a mi mamá y mi papá quienes desde siempre me apoyaron incondicionalmente, me enseñaron a no bajar los brazos ante los innumerables obstáculos, me ayudaron a ser perseverante. Simplemente sin ellos no hubiera podido llegar a este punto, a ellos les dedico esta tesis.



*A mis padres...*

*Por enseñarme a nunca bajar los brazos  
y alentarme a seguir mis sueños.....*

## ÍNDICE

Resumen	I
Summary	III
Agradecimientos	V

### **Capítulo 1 - INTRODUCCION**

▪ <b>Introducción general</b>	<b>2</b>
– El género <i>Thylamys</i>	4
– Los pequeños mamíferos y las zonas áridas	10
– Objetivos e Hipótesis	17
▪ <b>Materiales y métodos generales</b>	<b>19</b>
– El desierto de Monte	19
– Sitio de estudio: La Reserva de Ñacuñán	23
– Los ambientes y sus comunidades vegetales	25
– Pequeños mamíferos	28
– Metodología de muestreo	29
– Micromamíferos	29
– Caracterización del ambiente	30

### **Capítulo 2 - HISTORIA NATURAL DE THYLAMYS PALLIDIOR**

*Caracterización de la población, variaciones estacionales y estrategia reproductiva*

▪ <b>Introducción</b>	<b>36</b>
– Objetivos particulares	43
– Organización del capítulo	44
▪ <b>Materiales y métodos</b>	<b>45</b>

---

– Caracterización ambiental	
– Clima	45
– Estructura vegetal	45
– Caracterización de la población de marmosas	
– Métodos generales	46
– Capturas y abundancia	47
– Caracterización de los individuos, estimación de clases de edad y época reproductiva	47
– Proporción de sexos	51
– Influencia de factores ambientales en la población de <i>T. pallidior</i>	51
<b>▪ Resultados</b>	<b>53</b>
– Caracterización ambiental	
– Clima	53
– Estructura vegetal	56
– Caracterización de la población de marmosas	
– Capturas y abundancia	59
– Caracterización de los individuos	63
– Estructura de edades	72
– Estructura estacional de la población	74
– Proporción de sexos	81
– Influencia de factores ambientales en la población de <i>T. pallidior</i>	82
<b>▪ Discusión</b>	<b>84</b>
– Capturas y abundancias	84
– Estacionalidad: ¿ Las precipitaciones como principal modulador?	88
– Estacionalidad: causas intrínsecas	91
– Estructuración de la población y estrategia reproductiva	94
<b>▪ Conclusiones</b>	<b>100</b>

---

### **Capítulo 3 - USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT de *Thylamys pallidior* a distintas escalas espaciales**

▪ <b>Introducción</b>	<b>102</b>
- Uso del espacio vertical	107
- Objetivos particulares	109
▪ <b>Materiales y métodos</b>	<b>110</b>
- Caracterización de los hábitats	110
- Uso y selección de hábitat	111
- Tipos de hábitat	111
- Sitios	112
- Uso del espacio vertical	116
- Movimiento y áreas de acción	118
▪ <b>Resultados</b>	<b>119</b>
- Caracterización de los hábitats	119
- Uso de hábitats	122
- Selección de hábitat a escala media (grilla)	123
- Selección de hábitat a escala pequeña (parche)	124
- Uso del espacio vertical	126
- Movimiento y áreas de acción	129
▪ <b>Discusión</b>	<b>131</b>
▪ <b>Conclusiones</b>	<b>141</b>

---

**Capítulo 4 - DIETA Y HÁBITOS ALIMENTARIOS de *Thylamys pallidior***

▪ <b>Introducción</b>	<b>143</b>
▪ <b>Materiales y métodos</b>	<b>148</b>
▪ <b>Resultados</b>	<b>151</b>
- Selección de ítems vegetales en la dieta	156
▪ <b>Discusión</b>	<b>158</b>
▪ <b>Conclusiones</b>	<b>164</b>

**Capítulo 5 - INTEGRACIÓN, DISCUSIÓN y CONCLUSIONES FINALES**

▪ La marmosa pálida, un marsupial de desierto	166
▪ Marmosas y ratones: coexistencia en el desierto de Monte central	173
- Coexistencia en el tiempo	174
- Coexistencia en el espacio	176
▪ <b>En conclusión</b>	<b>182</b>
▪ <b>Nuevas preguntas que surgen de la tesis</b>	<b>184</b>

<b>Bibliografía</b>	<b>186</b>
---------------------	------------

*“On a day like today the whole world could change,  
the sun’s gonna shine, shine through the rain...”*

*B. Adams.*

# ***CAPÍTULO 1***

*Introducción*

*Materiales y Métodos generales*



## INTRODUCCIÓN

**Los marsupiales** son un peculiar grupo de mamíferos que se distinguen de cualquier otro grupo viviente por sus características anatómicas y fisiológicas relacionadas con la reproducción (Nowak, 1991). La presencia de un marsupio o “bolsa” en las hembras de la mayoría de las especies, así como su particular placenta, un tracto reproductivo bífido y un desarrollo embrionario intrauterino incompleto, son sólo algunas de las características que diferencian a estos animales del resto de los mamíferos (Nowak, 1991; Kardong, 1998; Tyndale-Biscoe, 2005).

Los primeros registros fósiles datan de finales del Cretácico (70-80 millones de años atrás) y provienen de Alberta, Canadá (Marshall, 1982) lo que apoya la creencia de que el lugar de origen de este grupo se encontraría en Norteamérica (Horovitz et al., 2009). Si bien sus fósiles han sido descubiertos en todos los continentes del mundo, en la actualidad los marsupiales se encuentran restringidos a las regiones Neotropicales y Australásicas (Tyndale-Biscoe, 2005) y están representados por 16 familias, 78 géneros y aproximadamente, 280 especies vivientes (Nowak, 1991).

Los nichos que ocupan estos animales son muy diversos, especialmente entre los grupos australianos donde se encuentra una mayor variedad de formas ecológicas. Entre los grupos tróficos pueden encontrarse especies insectívoras, omnívoras, carnívoras, herbívoras o nectarívoras y poseen hábitos de vida arborícola, terrestre, cavador e incluso fosorial. Por el contrario, en el caso de los

marsupiales americanos, si bien en el pasado su rol dentro de la fauna fue de mayor dominancia y diversidad, hoy sus formas de vida estas representadas en unos pocos grupos funcionales, como se verá mas adelante. (Marshall, 1982).

En América del Sur, los marsupiales representan aproximadamente el 10 % de la fauna de mamíferos terrestres (Hershkovitz, 1972; Streilen, 1982, Reig, 1986). En la actualidad, las especies de marsupiales americanos se agrupan en 3 familias (Didelphidae, Microbiotheriidae, Caenolestidae), que comprenden 23 géneros con más de 100 especies (Gardner, 2007). Su distribución se extiende desde el sureste de Canadá hasta la Patagonia argentina, siendo considerado el género *Didelphis* el de mayor distribución entre los marsupiales del mundo (Hunsaker, 1977).

La familia *Didelphidae* reúne la mayor cantidad y variedad de especies entre los marsupiales americanos. Incluye especies tan pequeñas como *Gracilinanus emiliae* de escasos 10 gr., hasta los 2 kg. que pueden alcanzar los ejemplares del género *Didelphis* (Emmons y Feer, 1999; Eisenberg y Redford, 1999). Los didelfidos, se encuentran distribuidos a lo largo de un extenso gradiente latitudinal y altitudinal que se extiende desde el nivel del mar hasta los 4200m de altura aproximadamente (Tyndale-biscoe, 2005). Habitan tanto ambientes cálidos tropicales, como fríos y áridos; sus hábitos son principalmente nocturnos y arborícolas o escansoriales.

Con respecto a los gremios tróficos, si bien existen algunas escasas excepciones, las comadrejas de menor tamaño en general presentan en su dieta grandes proporciones de invertebrados. Las especies de mayor tamaño, por otro lado, poseen hábitos alimenticios mayormente omnívoros, alimentándose de

frutos, hojas, invertebrados y pequeños vertebrados (Streilein, 1982, Hunsaker, 1977).

### **El género *Thylamys***

Los representantes del género *Thylamys*, conocidos comúnmente como marmosas o comadreas enanas, son marsupiales mayormente insectívoros de pequeño tamaño que carecen de marsupio y no superan los 31 cm de longitud total. Se caracterizan por poseer un patrón de pelaje tricolor, orejas y ojos proporcionalmente grandes, hocico aguzado y una cola capaz de almacenar grasa (Tate, 1933). En general, poseen hábitos nocturnos, semi-arborícolas (o trepadores) y algunas especies son capaces de entrar en torpor en condiciones de bajas temperaturas y escasez de alimento (Opazo et al., 1999; Bozinovic et al., 2007). Estas marmosas son uno de los pocos marsupiales habitantes de las zonas áridas sudamericanas. En particular en el desierto del Monte, representarían unos de los pocos micromamíferos insectívoros presentes en este bioma (Mares et al., 1985).

El género *Thylamys* pertenece a la familia *Didelphidae*, y es endémico de Sudamérica. Se distribuye a lo largo de la cordillera de los Andes, por el oeste en las costas desde Perú hasta el centro de Chile y en el este en Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina. (Carmignotto y Monfort, 2006). Estas marmosas, se encuentran principalmente en ambientes abiertos y semiáridos a diferencia de la mayoría de las especies de pequeñas comadreas, quienes habitan principalmente ambientes más selváticos o boscosos.

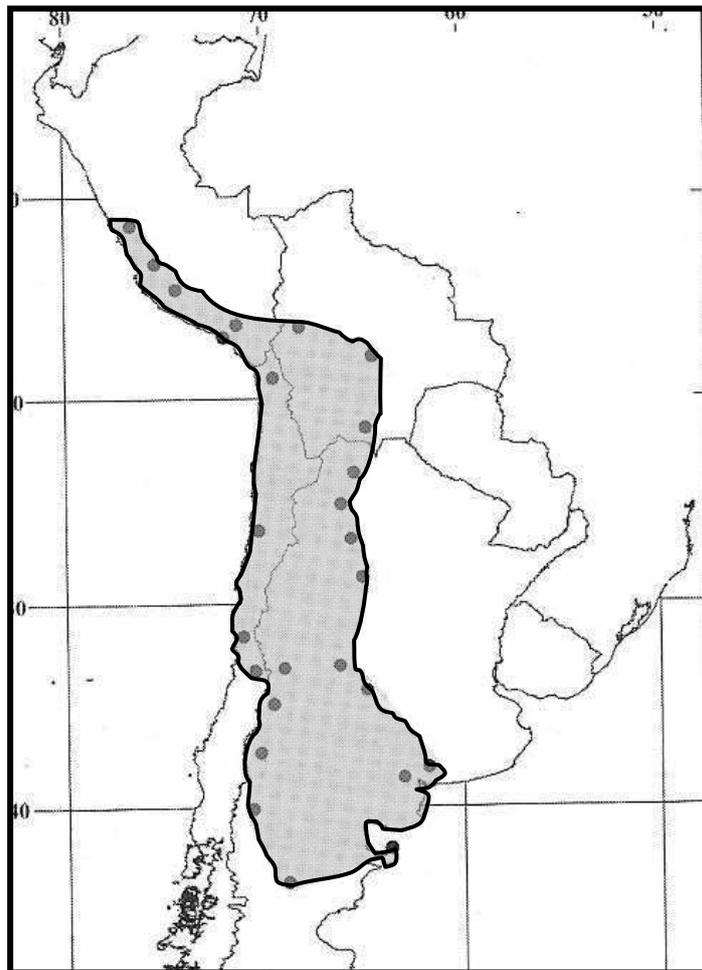
El número de especies reconocidas ha variado significativamente en las últimas dos décadas (Creighton y Gardner, 2007; Teta et al., 2009). Si bien 14 especies han sido descritas por diversos autores (TABLA 1.1), existe discrepancia en cuanto a cuáles de ellas pueden ser consideradas especies plenas (Flores et al., 2000; Solari, 2002; Palma et al., 2002; Flores, 2003; Braun et al., 2005; Carmignotto y Monfort, 2006; Creighton y Gardner, 2007; Flores et al., 2007; Martín, 2008; Teta et al., 2009; Martín, 2009). En la Argentina existirían entre 5 a 6 especies, algunas de ellas endémicas, sin embargo tampoco existe consenso en su reconocimiento.

En el pasado, la especie estudiada en esta tesis también ha sido objeto de discrepancias ya que fue considerada por algunos autores como *T. pusillus* (o *T. pusilla*) (Palma et al., 2002; Braun et al., 2005). Sin embargo en la actualidad existe un consenso en determinar como *Thylamys pallidior* a la especie que habita el desierto de Monte.

La marmosa pálida, *T. pallidior*, es la especie con mayor distribución tanto latitudinal como altitudinal en el género. Puede encontrarse tanto en zonas de llanura como en alturas que superan los 3000 msnm. En la Argentina habita principalmente el desierto de Monte, la Puna y la estepa patagónica (Flores, 2003; Flores, 2006; Martín, 2008) (Figura 1.1). Si bien presenta el patrón de pelaje tricolor característico del género, su dorso es algo grisáceo, y a diferencia de algunas especies presentan el abdomen color blanco puro. Sus orejas y ojos son de gran tamaño y estos últimos presentan un anillo periocular negro bien marcado que se extiende anteriormente y en menor medida posteriormente (Figura 1.2). Su

cola es más larga que el cuerpo y presenta su extremo prensil el cual, junto con el pulgar oponible, facilita el trepado (Figura 1.3 a y b).

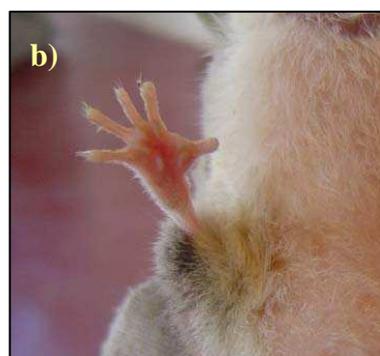
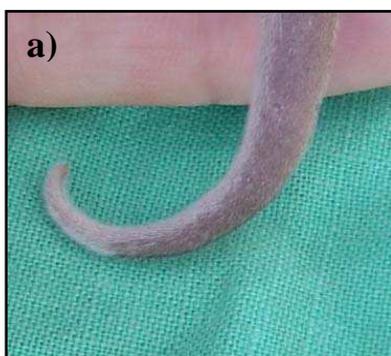
Si bien en estos últimos años han sido realizados diversos estudios acerca de la sistemática, morfología y biogeografía de marsupiales en Argentina (Flores et al., 2000; Mares y Braun, 2000; Flores, 2003; Martín, 2003; Braun et al., 2005; Flores et al., 2007; Flores et al., 2008; Martín, 2008; Teta et al., 2009; Martín, 2009), la ecología e historia natural de estas especies aun se encuentra poco explorada en nuestro país (Mares y Braun, 2000).



**Figura 1.1** - Mapa de distribución de *Thylamys pallidior* (fuente: Creighton y Gardner, 2007)



**Figura 1. 2-** Ejemplar de *Thylamys pallidior* adulto capturado en la Reserva de Ñacuñan, Mendoza.



**Figura 1.3-** Detalle del extremo prensil de la cola (a) y pulgar oponible (b) de *T. pallidior*.

**TABLA 1.1** – Listado de especies descritas para el género *Thylamys* con su respectiva distribución y hábitat característico.

Especie	Distribución	Hábitat principal	Fuente
1 - <i>T. bruchi</i>	Argentina: San Luis, La Rioja, Catamarca y Tucumán	Chaco seco	Martín, 2008
2 - <i>T. cinderella</i>	Norte de Argentina y Sur de Bolivia	Bosques secos (Chaco), húmedos (Yungas, de transición)	Flores et al., 2000; Flores, 2003; Gadner, 2005; Braun et al., 2005
3 - <i>T. citellus</i>	Centro sur de Mesopotamia Argentina	Sabanas, pastizales abiertos, humedales con bosques en galería y palmares	Teta et al., 2009
4 - <i>T. elegans</i>	Oeste y centro de Perú y Chile	Semi-áridos, matorral (Chile)	Palma, 1997; Palma et al, 2002; Solari, 2002
5 - <i>T. fenestrae</i>	Centro Este de Argentina	Ecorregiones del Espinal y Pampa	Martín, 2009
6 - <i>T. karimii</i>	NE, SE y centro Brasil	Hábitat abiertos del Cerrado (Savanna) y Caatinga (bosque secos)	Carmignotto & Monfort, 2006
7- <i>T. macrurus</i>	Paraguay y SO Brasil	Bosques húmedos subtropicales y Cerrado (Savanna)	Carmignotto & Monfort, 2006; Cáceres et al., 2007
8 - <i>T. pallidior</i>	O y S de Perú, N Chile, S Bolivia; desde NO Argentina hasta Península de Valdez	Ambientes áridos desde el llano hasta elevaciones de 3900 msnm. Monte, Puna, estepa patagónica	Braun et al., 2005; Flores, 2003; Solari, 2003

Continúa **Tabla 1.1**

Espece	Distribución	Hábitat principal	Fuente
9 - <i>T. pulchellus</i>	Centro Norte de Argentina	Chaco Seco: Pastizales, bosques xerofíticos y bosques secundarios	Teta et al., 2009
10 - <i>T. pusillus</i>	Paraguay y SE Bolivia y N Argentina.	Chaco Húmedo: Bosques chaqueños y en galería (NE Argentina)	Flores, 2003; Gardner, 2005; Teta et al., 2009
11- <i>T. sponsorius</i>	N Argentina y S Bolivia	Bosques montanos húmedos	Flores et al, 2000 y 2003; Gardner, 2005
12 - <i>T. tatei</i>	Costa central de Perú	Hábitat abiertos y secos (desiertos y serranías arbustivas)	Solari, 2002; Creighton y Gardner, 2007
13 - <i>T. velutinus</i>	Centro y S de Brasil	Cerrado (savanna y pastizal húmedo)	Carmignotto & Monfort, 2006
14 - <i>T. venustus</i>	SO Bolivia y N Argentina.	Yungas y Bosques montanos	Braun et al, 2005; Flores 2003

## ***Los pequeños mamíferos y las zonas áridas***

Existen en la literatura infinidad de definiciones respecto a qué es un desierto, sin embargo, todas ellas coinciden en que son sitios que presentan restricción hídrica durante la mayor parte del año. Esta restricción esta basada en la relación entre la ganancia de agua proveniente de las lluvias y su pérdida causada por la evapo-transpiración (Shembrot et al., 1999). Los desiertos pueden ser definidos por lo tanto, como regiones donde las precipitaciones son tan escasas, infrecuentes y variables que juegan un rol dominante controlando la productividad biológica del sistema (Noy-Meir, 1973).

La mayoría de los desiertos combinan la escasez de agua con períodos de temperaturas extremas. Esta combinación de intenso calor y aridez genera un gran desafío para la vida de los animales que los habitan, entre los cuales se encuentran los pequeños mamíferos (Walsberg, 2000). Tanto las condiciones térmicas como hídricas de la atmósfera son factores determinantes en el grado de stress que experimenta un organismo y por lo tanto estos factores pueden determinar el nivel de actividad que los individuos llevan a cabo (Whitford, 2002). Es así, que los mamíferos de desierto se enfrentan con el serio problema de mantener la temperatura del cuerpo constante minimizando a la vez, la pérdida de agua necesaria para su enfriamiento. Características específicas de los ambientes desérticos promueven entonces una amplia variedad de respuestas adaptativas en las especies que los habitan (Ojeda y Tabeni, 2009 y referencias).

Existen adaptaciones de tipo fisiológico tales como, poseer un mayor rango de tolerancia de temperaturas tanto ambientales como corporales, la

producción de orina altamente concentrada, la independencia de agua libre por largos períodos de tiempo y la capacidad de entrar en estado de letargo o torpor, entre otras (MacMillen y Lee, 1967; Bozinovic y Rosenmann, 1988 a y b; Walsberg, 2000; Diaz et al., 2001).

Por otro lado, se encuentran las respuestas del tipo ecológico-comportamental relacionadas con estrategias o hábitos de vida que permiten evitar las condiciones desfavorables de estos ambientes. (Reichman, 1991; Shembrot et al, 1999; Walsberg, 2000; Whitford, 2002). La mayoría de los organismos de desierto tienden a evitar las condiciones de stress mediante la selección, en tiempo y espacio, de microclimas más benévolos. Esto se ve reflejado por ejemplo, en los hábitos nocturnos de la mayoría de los mamíferos quienes además, permanecen en cuevas o refugios durante la mayor parte del día (De Vos, 1975; Hoover et al, 1977; Whitford, 2002).

A nivel poblacional, muchas de las especies de mamíferos desérticos presentan una fuerte estacionalidad, por ejemplo, variando sus abundancias 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 se encuentran en muchos casos asociadas a variaciones estacionales del ambiente. La mayoría de los desiertos cuentan con una época más favorable climáticamente, o bien donde los recursos son más abundantes que el resto del año. Por lo tanto, aquellos organismos que posean una historia de vida en sincronía con esta estacionalidad, serán los que puedan sobrevivir en estos ambientes extremos (Whitford, 2002).

Dado que la reproducción es una etapa de gran gasto energético para los individuos, esta sincronía involucra además una época reproductiva coincidente con el período de mayor abundancia de recursos en el ambiente. En mamíferos, la época más crítica en cuanto a inversión parental está dada en los placentarios, por la gestación y el nacimiento de las crías, mientras que en los marsupiales, por la lactancia y el destete de los juveniles (Tyndale-Biscoe, 1979; 2005). Estas diferencias en las historias de vida por lo tanto, darán como resultado dinámicas poblacionales distintas en ambos grupos de mamíferos.

Las lluvias han mostrado ser un factor de gran relevancia en la dinámica poblacional de pequeños mamíferos del desierto. Los pulsos de precipitación se ven acompañados de posteriores incrementos en la abundancia de roedores que responden ante un aumento en la productividad primaria (Noy-Meir, 1973; Meserve et al., 2003; Letnic et al., 2005; Lima et al., 2006; Letnic y Dickman, 2009). Sin embargo, en ciertos desiertos Norteamericanos (ej. Chihuahua) factores como la predación y la competencia parecen tener también influencia en la dinámica poblacional (Kelt et al., 1999; Brown y Ernest, 2002; Krebs y Berteaux, 2006). En estos sistemas la asociación entre abundancia de roedores y las precipitaciones es muchas veces débil, compleja y dependiente de la escala de tiempo que se analice (Brown y Ernest, 2002).

Por otro lado, los integrantes de un mismo ensamble pueden responder en forma diferente ante las mismas condiciones ambientales (Meserve et al., 2003, Haythornthwaite y Dickman, 2006 a). Roedores y marsupiales, por ejemplo, presentan marcadas diferencias tanto en la magnitud, como en la velocidad de respuesta de sus abundancias ante variaciones en las precipitaciones (Masters,

1993; Carthew y Keynes, 2000). Esto respondería nuevamente a diferencias en las historias de vida que caracterizan a ambos grupos de micromamíferos (Morton et al., 1982). Los roedores muestran una reproducción generalmente oportunista, con tiempos de crianza menores (Morton et al., 1982) y la posibilidad de producir más camadas por año, respondiendo en forma rápida a cambios en la disponibilidad de recursos (Masters, 1993). Los marsupiales, por otro lado, requieren más tiempo para lograr nuevas generaciones y el desarrollo es más lento, generando picos poblacionales no tan pronunciados y desfasados en el tiempo. Además, para los marsupiales dasyuridos (en Australia) se observó que las precipitaciones no serían el principal y único factor que influye en sus abundancias, sino que las especies responderían a factores diversos como la cobertura de determinadas especies vegetales o las fluctuaciones en temperatura (Dickman et al., 2001; Haythornthwaite y Dickman, 2006 a).

En el desierto de Monte, aún no se conoce cuales serían los factores que modulan las poblaciones de pequeños mamíferos. Si embargo, Corbalán (2004) encontró en una primera aproximación que las abundancias de algunos roedores (*Graomys griseoflavus*, *Calomys musculinus* y *Eligmodontia typus*) se correlacionan positivamente con la abundancia de lluvias en determinados sitios de estudio. Coincidentemente, Ojeda (datos no publicados) observó una asociación entre los picos poblacionales de roedores y las precipitaciones de la estación húmeda. Futuras investigaciones más detalladas y a largo plazo son requeridas para comprender los procesos involucrados en este sistema.

Si bien los desiertos tienen en común ser sistemas regulados principalmente por el ingreso de agua, existen en ellos diferencias que hacen que

su estructura, así como su funcionamiento, varíe de un sistema a otro (Kerley y Whitford, 1994; Kelt et al., 1996). Estas variaciones pueden ser explicadas por diferencias geográficas y topográficas, así como por la propia historia de cada desierto y los linajes de mamíferos que los habitan (Kelt et al., 1996).

Los ensambles de pequeños mamíferos tanto en desiertos norteamericanos, como asiáticos y africanos están representados por roedores de diferentes familias (Kelt et al., 1996). Mientras que Australia es el único de los desiertos que presenta además, un importante componente de marsupiales representados por la familia Dasyuridae (Morton et al., 1994; Kelt et al., 1996). Sin bien en Sudamérica los ensambles están compuestos principalmente por roedores, en ocasiones estos suelen estar acompañados por alguna especie marsupial como *Monodelphis* en la Caatinga o *Thylamys* en el Altiplano, desiertos chilenos y en el desierto de Monte (Meserve, 1981 a; Ojeda et al., 2000).

Tal vez una de las principales diferencias entre los desiertos sea la estructura trófica de sus ensambles (Morton et al., 1994; Shembrot et al., 1994; Kelt et al., 1996; Ojeda et al., 2000). Mientras que en Sudamérica la principal estrategia de los micromamíferos (< 100 g) es la omnivoría, en Norteamérica son los granívoros y en Australia los insectívoros los mamíferos que predominan.

En el desierto del Monte los pequeños mamíferos son principalmente omnívoros (Campos, 1997, Campos et al., 2001). Sin embargo existe una partición de recursos dada por diferentes tendencias (insectívora, folivoría o granívora) en las dieta de cada especie (ver Campos et al., 2001). Esta partición en el eje trófico del nicho, junto con el eje espacial y el temporal son los

principales mecanismos que permiten la coexistencia de especies de animales simpátricos (Schoener, 1974; Jaksic, 2000).

Estudios realizados en el Monte, muestran que existiría además 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 a ciertos tipos de hábitats o características ambientales. La estructura de la vegetación, así como la composición del sustrato son factores importantes que influyen en la distribución de las especies de pequeños mamíferos de desierto. Parches con mayor cobertura vegetal ofrecen a estos animales refugio, disminuyendo el riesgo de predación, y en muchos casos una mayor disponibilidad de alimento (Jaksic, 1986; Simonetti, 1989; Longland y Price, 1991).

En la mayoría de los estudios, el uso del espacio ha sido considerado únicamente en el plano horizontal. Sin embargo, para ciertas especies puede ser importante también el estrato vertical del ambiente. La segregación en este eje puede reducir la competencia y permitir un mayor solapamiento en el plano horizontal (Schoener, 1974, Harney y Dueser, 1987).

En el Monte central la separación en el eje espacial se da principalmente a una escala de macrohábitat o tipo de ambiente, tomando menor relevancia las variables microambientales (Corbalán, 2004). Sin embargo, estos estudios exploran el ambiente mayormente en un plano horizontal y se encuentran focalizados principalmente en los roedores del ensamble. Las bajas capturas de *T. pallidior* han dificultado hasta el momento por un lado, tener un conocimiento acerca de la historia de vida y biología de la especie; y por otro, analizar el

ensamble de pequeños mamíferos en su totalidad. Por lo tanto, esta tesis propone focalizar los esfuerzos en el estudio de esta única especie, con la finalidad de que los resultados permitan no sólo contribuir al conocimiento de su ecología, sino que ayuden a una mejor comprensión de los mecanismos involucrados en la estructuración de ensambles. Si estos estudios además se comparan entre diferentes sistemas a una escala regional o incluso global, pueden ayudar a entender los mecanismos y presiones evolutivas involucradas en los procesos ecológicos de estos desiertos (Kerley y Whitford, 1994).

## OBJETIVOS e HIPÓTESIS

El **objetivo principal** de la presente tesis consiste en estudiar y analizar diferentes aspectos de la ecología de la marmosa pálida (*Thylamys pallidior*) en el desierto del Monte central.

Básicamente este trabajo propone analizar las estrategias ecológicas utilizadas por una población de marmosas en un ambiente árido y con gran heterogeneidad espacio-temporal. Por otro lado, se pretende analizar como estas estrategias se relacionan con las de los demás integrantes del ensamble del lugar. Y finalmente, contribuir al entendimiento de los procesos involucrados en la estructuración de ensambles de pequeños mamíferos de zonas áridas.

### Objetivos específicos:

- ❖ Caracterizar y cuantificar la estructura poblacional y su variación estacional analizando si factores climáticos/ ambientales influyen en esas variaciones.
- ❖ Establecer la estrategia reproductiva.
- ❖ Caracterizar el uso del espacio analizando qué variables ambientales son importantes para la presencia de esta especie.
- ❖ Determinar la existencia y cuantificar la selección de hábitat a distintas escalas espaciales.
- ❖ Caracterizar y cuantificar la dieta y sus posibles variaciones intraespecíficas.

**Las hipótesis** de trabajo establecen entonces que:

**H1.** La población de *Thylamys pallidior* en la porción central del Monte se ve influenciada por las fluctuaciones en las precipitaciones.

**P1.** Existirá una asociación significativa entre la abundancia de marmosas y la cantidad de precipitación.

**H2.** El período reproductivo de *T. pallidior* se da en una única época en el año.

**P2.** El número de individuos reproductivos y/o el número de juveniles en la población será mayor en un período limitado del año el cual coincide con la época de mayor productividad.

Dado que por lo general, la abundancia de una población varía entre los diferentes ambientes que habita, en relación a características que los definen (oferta de recursos alimentarios, disponibilidad de refugios y parejas, la estructura física, el microclima y las interacciones interespecíficas), se propone la siguiente hipótesis:

**H3.** En la reserva de Ñacuñán la población de marmosas (*T. pallidior*) hace un uso diferencial de los distintos hábitats del sistema.

**P3.** La abundancia de marmosas variará entre los diferentes hábitats de la reserva.

**H4.** La heterogeneidad ambiental que perciben los individuos de *T. pallidior* puede ser descripta por variables de vegetación.

**P4.** La distribución de las abundancias o capturas de marmosas podrá ser explicada de acuerdo a la distribución de determinadas variables de la vegetación.

**H5.** La marmosa pálida es una especie escansorial, usando indistintamente el estrato vertical y el suelo.

**P5.** El éxito de captura en las trampas de altura será igual al encontrado en las trampas de suelo.

## MATERIALES y METODOS GENERALES

### *El Desierto de Monte*

El Monte es una de las provincias fitogeográficas más extensas de la Argentina, ocupando gran parte de la región árida de este país (Figura 1.4). Tiene una gran extensión en latitud, desde los 24° 35´ hasta 44° 20´ S en el centro de Patagonia, y desde 62°54´ hasta 69°50´ O en la costa Atlántica (Morello, 1958; Cabrera, 1976; Abraham et al., 2009). Presenta también un amplio rango altitudinal el cual varía desde el nivel del mar hasta alcanzar los 2800 m en la provincia de Salta (Mares et al., 1985). Su relieve está caracterizado por la presencia de llanuras, bolsones, laderas y mesetas. Incluye las provincias de Salta, Catamarca, La Rioja, Mendoza, San Juan, Neuquén, La Pampa, Río Negro y Chubut (Abraham et al., 2009).

Las características climáticas del Monte permiten diferenciarlo del resto de las regiones áridas de la Argentina (Puna y Patagonia) ya que es el único de los desiertos cuyas lluvias ocurren mayormente durante el período estival (Mares et al., 1985). Sin embargo, el Monte no presenta homogeneidad climática, en él pueden reconocerse dos áreas diferentes: una porción septentrional o región norte (al norte del paralelo 37°) con clima seco, cálido y cuyas precipitaciones se encuentran concentradas principalmente en la época estival (el 60-70% de las lluvias son en verano); la región meridional (sur) en cambio, presenta un clima seco, fresco y la distribución de las precipitaciones presenta un patrón mucho más regular (Morello, 1958; Abraham et al., 2009; Labraga y Villalba, 2009). Aquí no se

observa una estación en la que se concentren las lluvias, sin embargo los valores máximos se presentan en invierno y primavera. Las precipitaciones en el Monte varían entre 100 mm a 350 mm anuales, aunque en casi la totalidad del territorio llueve menos de 200mm (Cabrera, 1976; Labraga y Villalba, 2009).

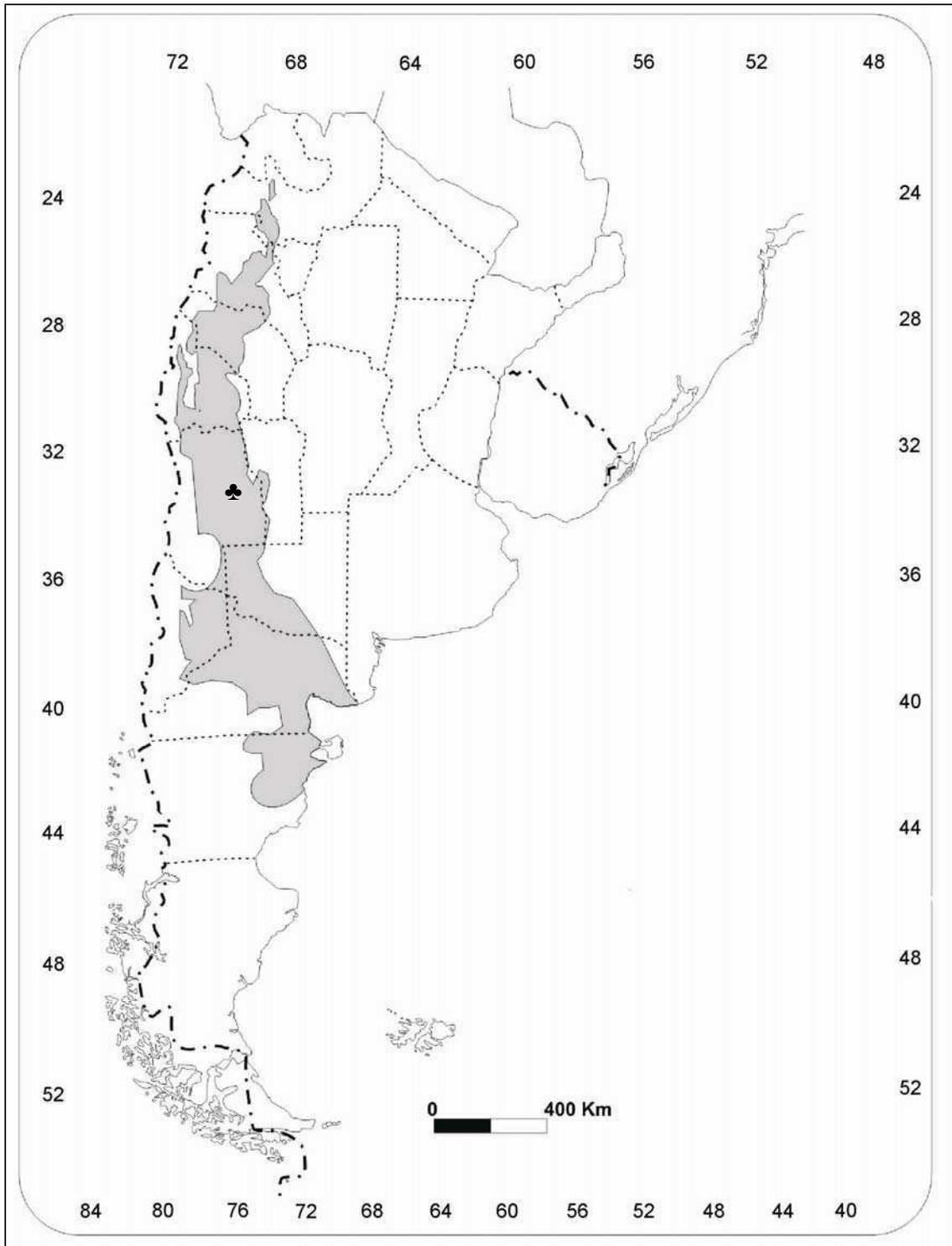
Si bien existe un gradiente de precipitaciones dado por la gran extensión latitudinal de esta región, las variaciones térmicas entre localidades, en cambio, son pequeñas. Las temperaturas medias anuales varían desde los 13° (Trelew, Chubut) a los 17° C (Tinogasta, Catamarca) aproximadamente y las máximas y mínimas absolutas son bastante uniformes (39 a 44°C y -9 a -14°C respectivamente) (Morello, 1958; Labraga y Villalba, 2009).

La provincia del Monte se caracteriza además, por una marcada heterogeneidad en su vegetación. Predominan las plantas xerófilas y fisonómicamente se presenta como una combinación de dos tipos de vegetación: las estepas arbustivas y los bosques abiertos, principalmente compuestos por especies del género *Prosopis* (Bisigato et al., 2009).

Los arbustales se caracterizan por la dominancia de zygofiláceas del género *Larrea* (*L. cuneifolia*, *L. divaricata* y *L. nitida*) en asociación con *Monttea aphylla*, *Bougainvillea spinosa*, *Zuccagnia punctata*, *Bulnesia retama*, entre otros. Presenta típicamente dos estratos donde además del arbustivo, se observa uno herbáceo-graminoso en el cual dominan *Pappophorum caespitosum*, *Trichloris crinita* y *Setaria spp.*, así como algunas suculentas y anuales (Morello, 1958; Roig, 1971; Rossi, 2004; Bisigato et al., 2009).

Si bien el clima del Monte no favorece el desarrollo de grandes extensiones de bosque, estos se los encuentra como comunidades edáficas con una capa

freática poco profunda, o bien como bosques en galería a orilla de ríos. Es decir, en zonas con provisión de agua durante todo el año (Morello, 1958; Bisigato et al., 2009). La comunidad boscosa se encuentra integrada principalmente por algarrobos (*Prosopis flexuosa*, *P. nigra*, *P. alba* y *P. chilensis*) y asociados a ellos se encuentran otros árboles como chañares (*Geoffroea decorticans*). Existe además un estrato arbustivo con presencia de breas (*Cercidium precox*), Atamisques (*Capparis atamisquea*), jarillas (*Larrea* spp), entre otros. El estrato inferior se encuentra dominado por gramíneas del género *Pappophorum* y *Trichloris* (Roig, 1971; Rossi, 2004). En el Monte la presencia de plantas efímeras se encuentra estrechamente relacionada con el régimen y distribución de precipitaciones. En la región septentrional sólo se encuentran efímeras de verano mientras que en la región meridional, también las hay de invierno. Estos tipos vegetales son muy escasos en años secos aunque pueden cubrir hasta un 70% del suelo en épocas lluviosas (Cabrera, 1976; Bisigato et al., 2009).



**Figura 1.4-** Mapa mostrando la distribución del desierto de Monte. ♣ Sitio de estudio: Reserva de la Biosfera de Ñacuñán.

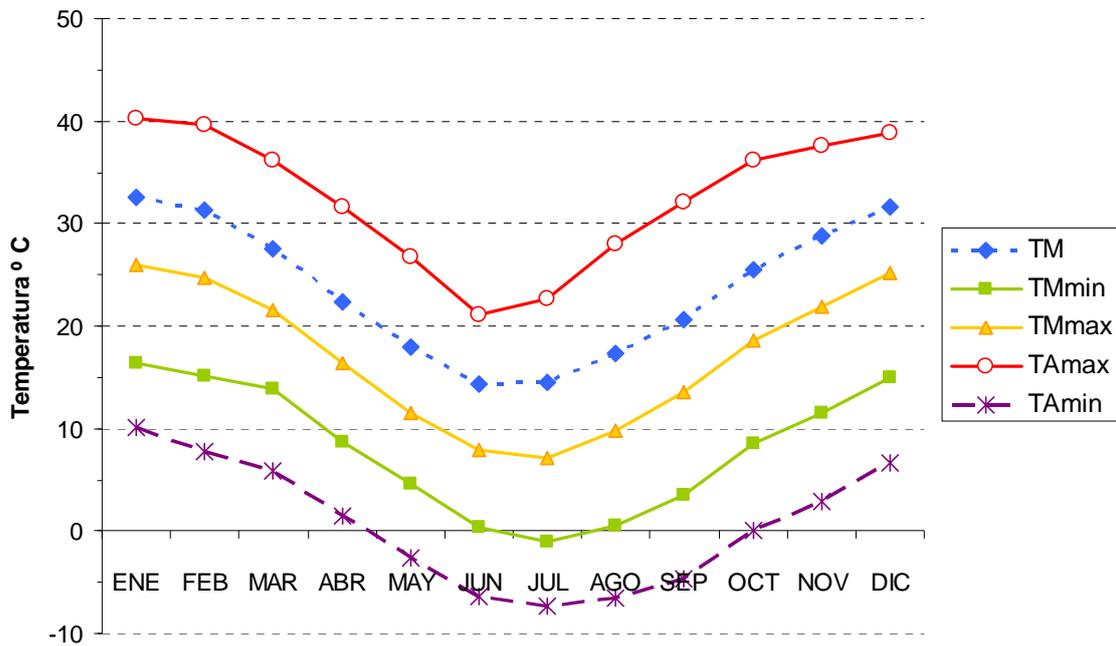
### **Sitio de estudio: La Reserva de Ñacuñán**

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán (34°03'S, 67°58'W) ubicada en el centro-este de la provincia de Mendoza, Argentina (Figura 1.4). El área pertenece a la provincia fitogeográfica del Monte y tiene una superficie de 12.300 ha (Tognelli y Boshoven, 2001).

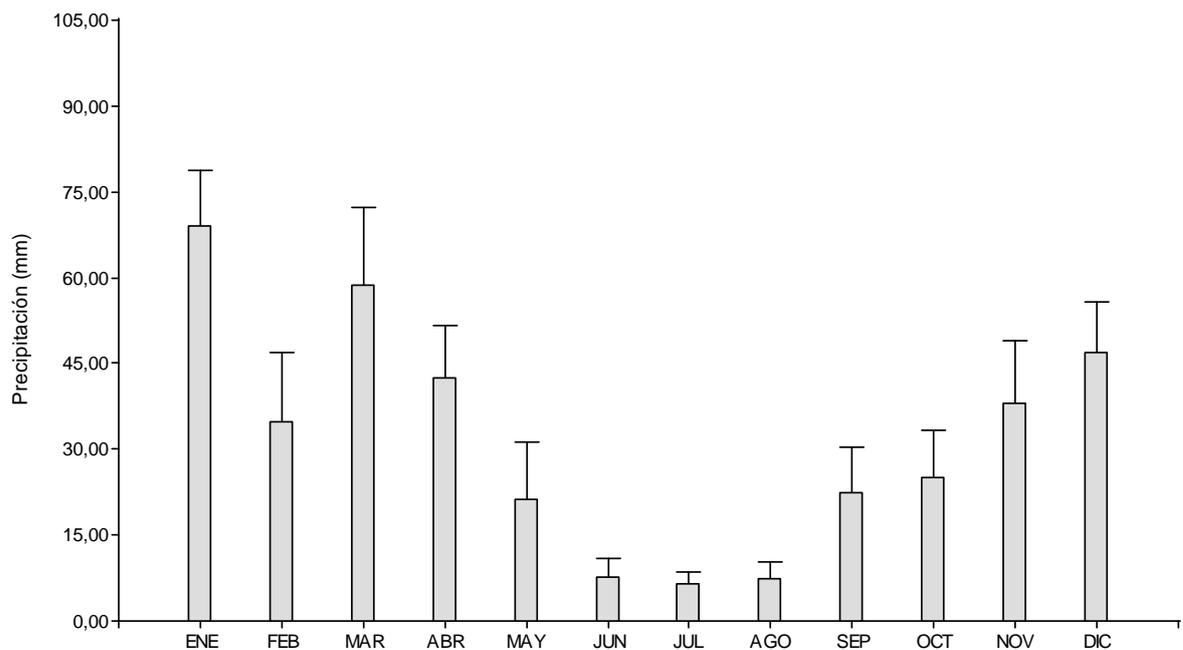
La reserva fue creada por una ley provincial en 1961 para proteger los algarrobales de *Prosopis flexuosa*, uno de los hábitat más conspicuos de la zona (Roig, 1971; Ojeda et al 1998). En 1986 esta reserva fue incorporada a la Red de Reservas del Hombre y la Biosfera de la UNESCO.

El clima es semiárido y fuertemente estacional con veranos cálidos y húmedos (temperaturas medias superiores 20° C) e inviernos fríos y secos (temperaturas menores a 10° C) (Ojeda et al., 1998, Estrella et al., 2001; Figura 1.5 y 1.6). La temperatura máxima absoluta registrada en el período 1995-2004 fue de 45,8°C (febrero) y la mínima absoluta -12,8 °C (agosto).

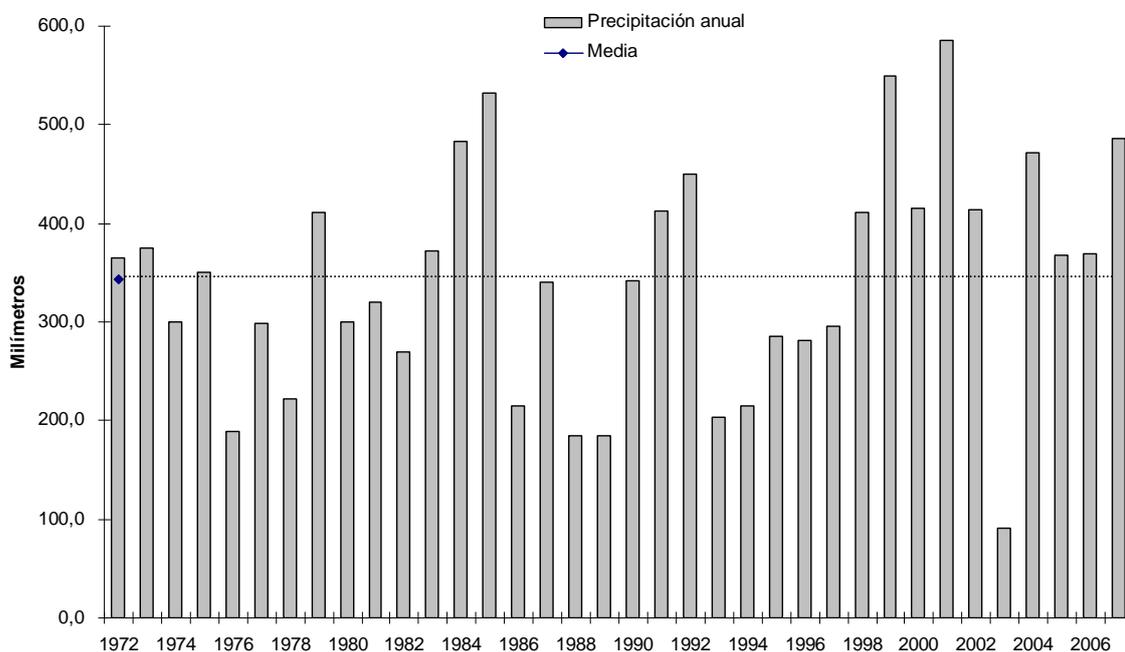
La precipitación media anual ronda los 343,4 mm (período 1972-2007; Figura 1.7). La *época húmeda* comienza en octubre-noviembre y se extiende hasta marzo, mostrando las precipitaciones un régimen netamente estival. Prácticamente el 50 % de las lluvias ocurren en el verano, siendo enero el mes con mayor precipitación. La *estación seca* corresponde a los meses desde abril-mayo hasta octubre, esta estación comprende menos del 30% de las precipitaciones siendo generalmente mayo el mes de menor precipitación (Estrella et al., 2001).



**Figura 1.5.** Temperaturas medias del período 1995-2004 en la Reserva de Ñacuñán. **TM:** temperatura media; **TMmin:** temperatura mínima media; **TMmax:** temperatura máxima media; **TAmx:** temperatura máxima absoluta; **TAmin:** temperatura mínima absoluta.



**Figura 1.6-** Precipitación media mensual y error estándar del período 1995-2004



**Figura 1.7-** Precipitación anual en los últimos 35 años previos al estudio. La línea representa la media anual en el período (1972-2007).

### **Los ambientes y sus comunidades vegetales**

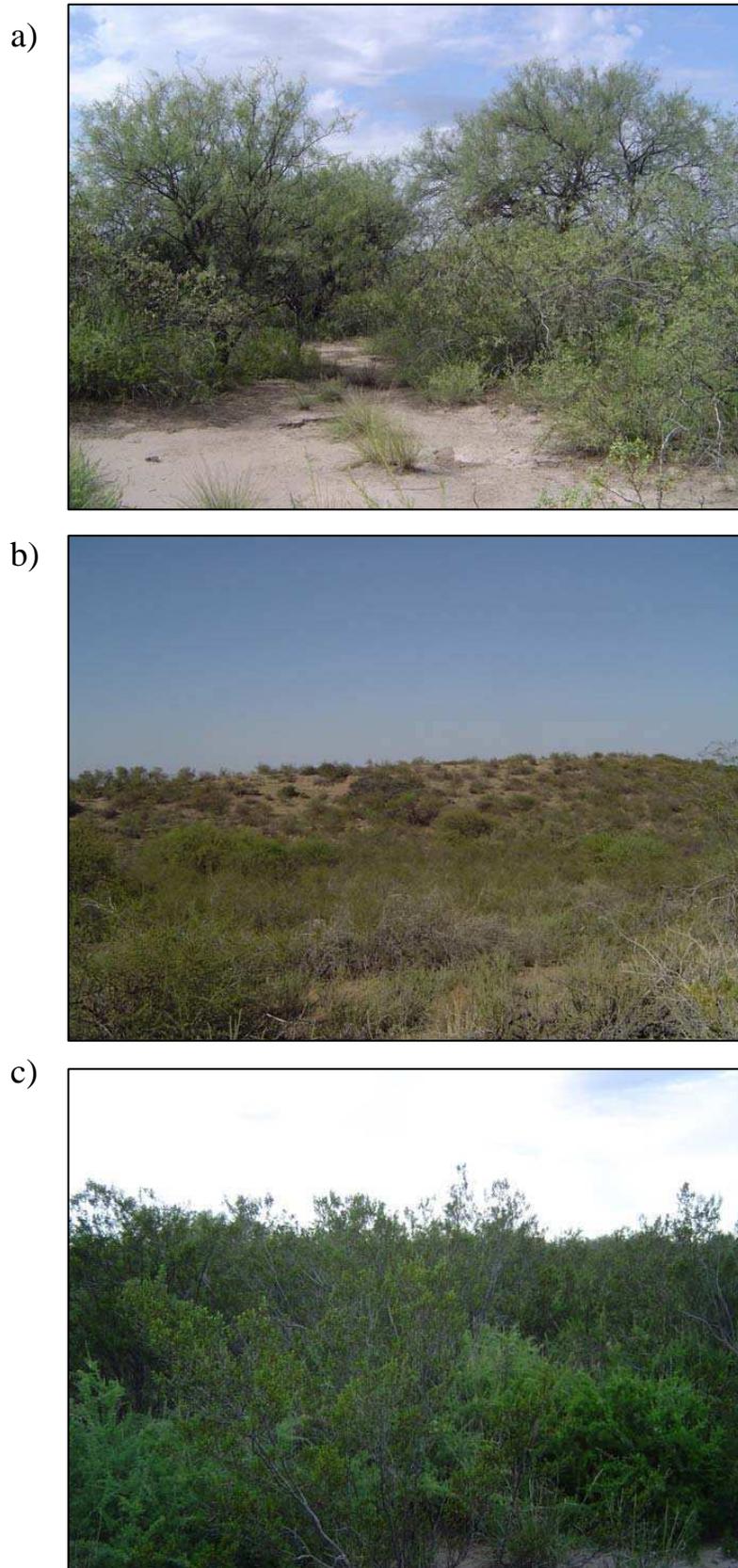
Las comunidades vegetales que dominan en el área son tres: algarrobales, jarillales y médanos (Figura 1.8).

Los **algarrobales** son bosques abiertos de *Prosopis flexuosa* donde los árboles se encuentran aislados o en pequeños grupos de 2-3 individuos. Esta comunidad es la más extensa de la Reserva representando el 79% de la superficie total (Rossi, 2004). Son ambientes complejos presentando característicamente tres estratos. En el estrato arbóreo, los algarrobales pueden estar acompañados por chañares (*Geoffroea decorticans*), los cuales pueden hallarse también aislados o en pequeños grupos. El estrato arbustivo esta

conformado por *Larrea divaricata* (Jarilla), *Condalia microphilla* (Piquillín), *Junellia aspera*, *Lycium tenuispinosum*, *L. chilense* y *Capparis atamisquea* (Atamisque). Finalmente en el estrato inferior herbáceo-graminoso se encuentran principalmente *Digitaria californica*, *Pappophorum caespitosum*, *Setaria Leucopila* y *Stipa ichu* (Rossi, 2004; Roig y Rossi, 2001; Roig, 1971).

Los **jarillales** comprenden el 24% del área total de la Reserva. Son arbustales dominados por *L. cuneifolia* acompañados en ocasiones por *L. divaricata*. Se caracterizan por la ausencia o escasez de árboles y la alta cobertura de arbustos (en particular *L. cuneifolia*). El estrato graminoso se encuentra representado principalmente por *Trichloris crinita* la cual puede considerarse como característica distintiva de esta comunidad, acompañada por *D. californica*, *P. caespitosum*. (Rossi, 2004; Roig y Rossi, 2001; Roig, 1971)

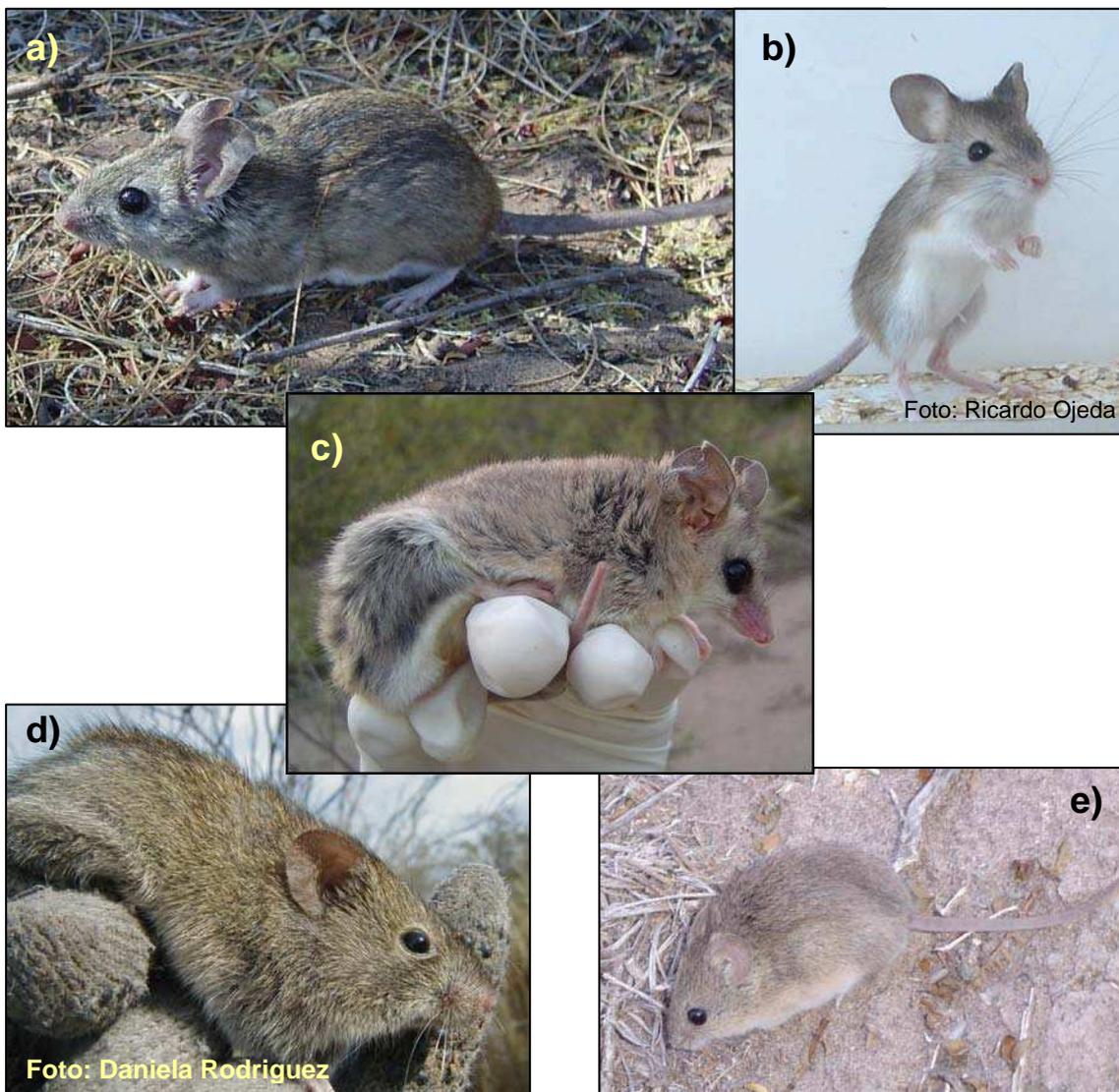
Los **médanos** están conformados por extensos cordones de dunas de suelo blando y suelto. Representan el 3,7 % de la superficie total de la Reserva. La comunidad vegetal que los caracteriza esta conformada por arbustales abiertos de *L. divaricata* acompañados por *Ximenia americana* y *Lycium chilense*. Posee además un estrato inferior rico en plantas estacionales cuya cobertura puede variar de 30 a 90% según la época del año. Este ambiente presenta además, un grupo de especies características exclusivas como *Gomphrena martiana*, *Panicum urvilleanum*, *Portulaca grandiflora* y *Hyalis argentea*. El estrato arbóreo puede estar presente en ciertas zonas en la base de la dunas compuesto por *P. flexuosa* y *G. decorticans* (Rossi, 2004; Roig y Rossi, 2001; Roig, 1971).



**Figura 1.8-** Los tres principales ambientes de la reserva de Ñacuñán: a) algarrobales, b) médanos y c) jarillales.

### Pequeños mamíferos

El ensamble de pequeños mamíferos (menores a 100 g.) que acompaña a *T. pallidior* en la Reserva de Ñacuñán esta constituido por 4 roedores (Muridae; Sigmodontinae): *Graomys griseoflavus* (56 g.), *Calomys musculus* (22 g.), *Akodon molinae* (31 g.) y *Eligmodontia typus* (17g.) (Figuras 1.9); (Corbalán, 2004).



**Figura 1.9-** Integrantes del ensamble de pequeños mamíferos de la Reserva de Ñacuñán. **a)** *G. griseoflavus*; **b)** *E. typus*; **c)** *T. pallidior*; **d)** *A. molinae* y **e)** *C. musculus*

## **METODOLOGÍA DE MUESTREO**

A continuación se describe la metodología general utilizada para llevar adelante este estudio. Posteriormente en cada capítulo se ampliará cada uno de los métodos detallando además los análisis estadísticos empleados. Todos estos análisis fueron realizados mediante el programa Infostat versión 2008 a excepción de los modelos lineales generalizados (GLMs) que se llavaron a cabo con el programa GenStat Discovery edition 3 ([www.vsni.co.uk](http://www.vsni.co.uk) )

### ***Micromamíferos***

El trabajo de campo fue realizado estacionalmente a lo largo de dos años consecutivos, dando lugar a 8 períodos de muestreo: primavera 2005, verano 2006, otoño 2006, invierno 2006, primavera 2006, verano 2007, otoño 2007 e invierno 2007.

Durante el primer año de estudio se seleccionaron 18 sitios de muestreo, 6 para cada uno de los ambientes: algarrobal, jarillal y médanos (Figura 1.10). Dado el elevado esfuerzo implicado y la ausencia de capturas en ciertos sitios, en el segundo año se conservaron 12 de ellos, manteniendo cuatro réplicas en cada ambiente. En cada sitio se estableció una grilla de 6 x 6 estaciones separadas cada 20 m, abarcando un área total de 1 ha por grilla. Cada grilla estuvo alejada entre si por lo menos por 500 m. En cada estación se colocó en el suelo una trampa de captura viva tipo Sherman. Se seleccionaron además, 10 estaciones al azar por grilla donde se colocaron dos trampas, una en el suelo y otra sobre un árbol o arbusto (de aquí en más denominadas “estaciones de altura”). Esta

trampa fue fijada a la rama mediante una banda de tela elástica (Figura 1.11). El cebo utilizado fue una mezcla de avena, manzana, alimento balanceado para gato humedecido y pasta de maní.

Las trampas se mantuvieron abiertas durante 5 noches consecutivas revisándose temprano por la mañana. Los animales capturados fueron identificados, medidos y marcados. Cada marmosa contó con dos tipos de marca: una permanente y otra temporal (Figura 1.12). La primera fue realizada mediante combinaciones de una o dos perforaciones en una o las dos orejas, formando un código específico para cada individuo. La marca temporal consistió en pintar con un colorante inocuo (ácido pícrico) una pequeña porción de la panza del animal. Todos los animales fueron liberados en el mismo sitio de captura luego del marcado. Las medidas tomadas a cada individuo consistieron en: largo de cola; largo de cuerpo; peso y grosor de cola (Figura 1.13). Por otro lado, se registró sexo, estado reproductivo y categoría de edad (juvenil o adulto) (ver capítulo 2 para más detalle).

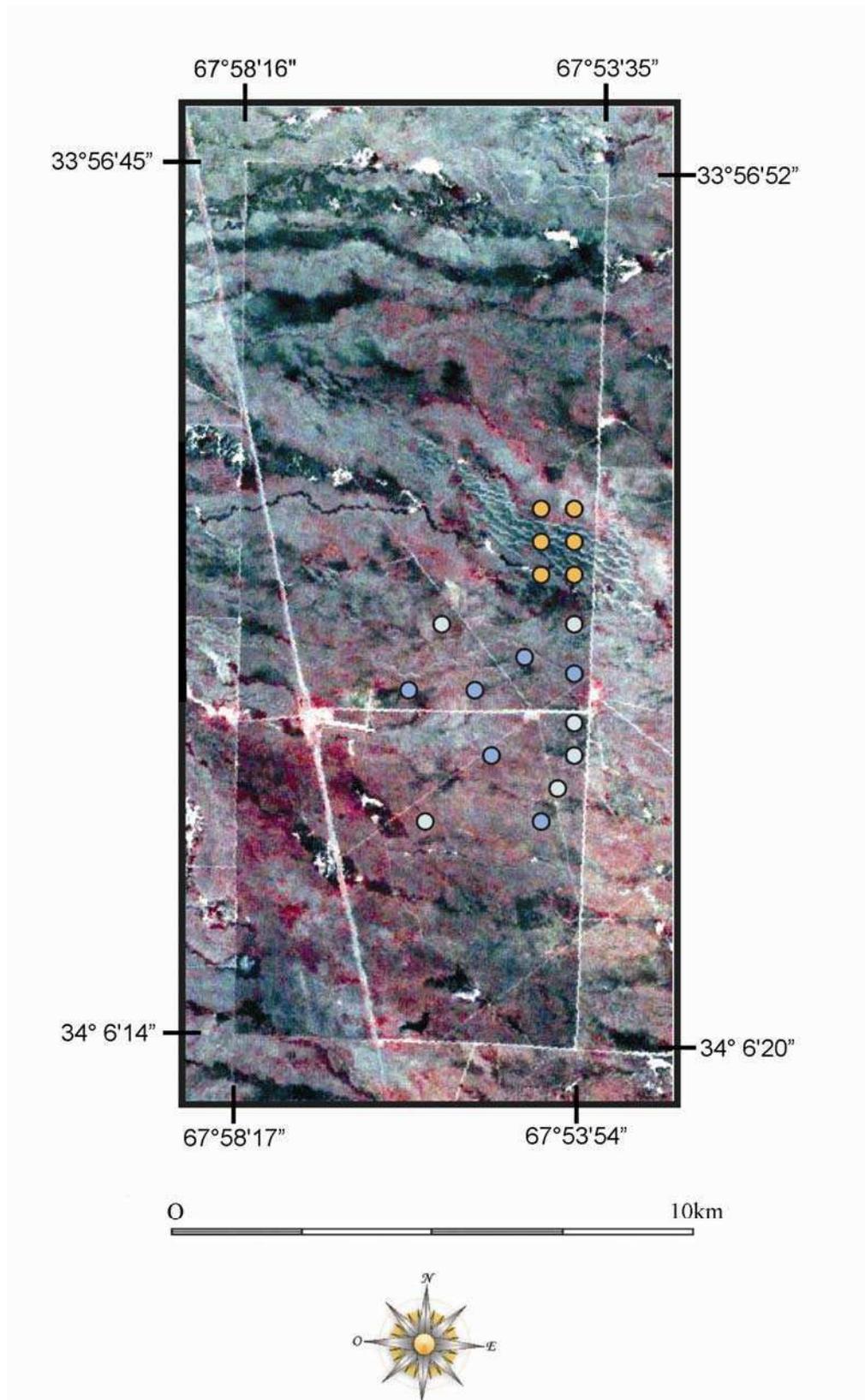
Dado que además de marmosas también fueron capturados individuos de otras especies (roedores múridos), estos registros fueron contabilizados con la función de poder establecer comparaciones entre especies (Capítulo 5).

### **Caracterización del ambiente**

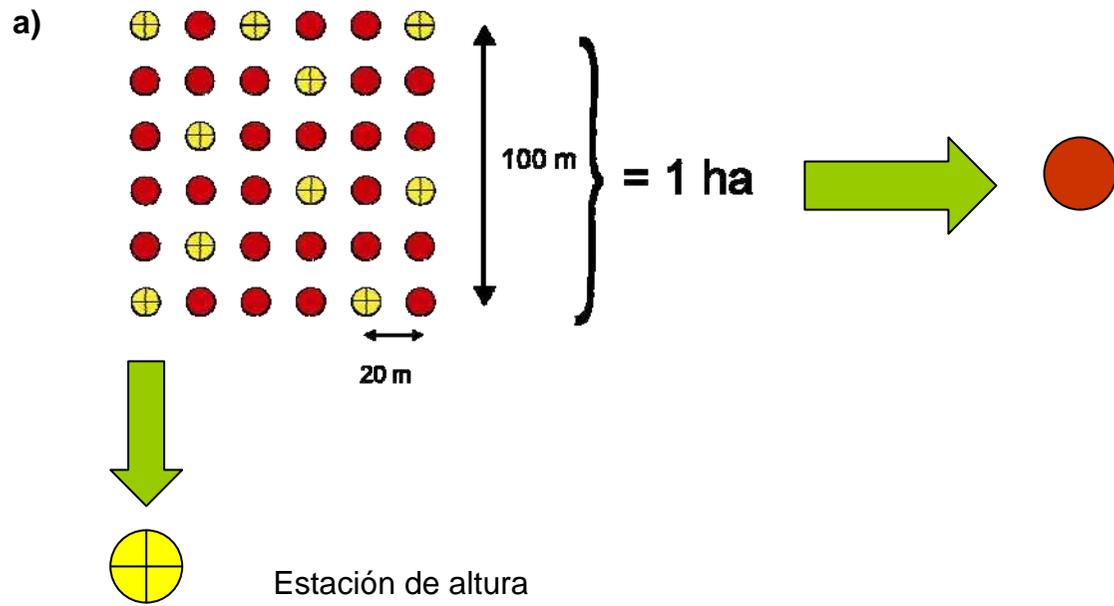
La caracterización vertical y horizontal del ambiente se realizó a dos niveles diferentes: *parche* (área periférica a la trampa) y *tipo de hábitat*: algarrobal, jarillal y medanal. Para los muestreos de *parche*, se establecieron cuadrantes de 2 x 2 m cuyo centro fue la trampa Sherman. Por estimación visual

se midieron las siguientes variables de hábitat: riqueza de especies, cobertura de suelo desnudo, mantillo, hierbas, gramíneas, sub-arbustos (arbustos de altura menor a 1m), arbustos, árboles y cobertura vegetal por estratos (Capítulo 3). Para el estudio de hábitats, se utilizó el método de Point Quadrat modificado (Passera et al., 1983) estableciéndose en cada una de las grillas de trapeo, dos transectas perpendiculares de 50 m cada una. En cada transecta se establecieron 100 puntos separados cada 50 cm. En cada punto se contabilizó mediante una vara de 2m graduada cada 25cm, los contactos de las especies vegetales en cada estrato, así como la presencia de suelo desnudo o mantillo. Este método permitió medir porcentaje de cobertura vegetal por especie y estrato de altura.





**Figura 1.10-** Imagen satelital del área de estudio: Reserva MaB de Ñacuñán, Mendoza. Los círculos muestran la ubicación de los sitios de muestreo. ● Sitios en médanos, ○ sitios en jarillales, ● sitios en algarrobales.



Estación de trampeo "simple"



Estación de altura



**Figura 1.11-** Ejemplo de diseño de una grilla y disposición de las estaciones de trampeo (a). Detalle de estaciones y ubicación de trampas Sherman (b, c, d)



**Figura 1. 12-** Identificación de los individuos a través de (a) ácido pícrico y (b) perforación de las orejas.



**Figura 1.13-** Medición de los individuos de *T. pallidior*

## ***CAPITULO 2***

### ***HISTORIA NATURAL de Thylamys pallidior***



*Caracterización de la población, variaciones estacionales, estrategia reproductiva*

## INTRODUCCIÓN

Parte del estudio de la ecología de una especie involucra investigar sobre el número y distribución de sus individuos, los procesos demográficos que los influyen (nacimiento, muerte y migración) así como las formas en las cuales los factores ambientales influyen sobre estos procesos (Begon, 2006). Estos factores serán dependientes del sistema o escala en estudio (región, bioma, sitio, etc.), con lo cual no todas las poblaciones se encontrarán sujetas a las mismas condiciones que las modulan.

En particular, los desiertos son ecosistemas que se encuentran regulados principalmente por el ingreso de agua, factor que actúa como el principal disparador de los procesos que tienen lugar en estos sistemas (Noy-Meir, 1973). El clima y en particular el régimen de precipitación entonces, estaría determinando o influyendo directamente en la productividad primaria (vegetación) y por ende, en aquellos organismos que dependen de ella en forma directa o indirecta (Brown y Ernest, 2002).

La mayoría de los desiertos del mundo se encuentran caracterizados por una estación húmeda. Es decir que son sistemas estacionales con una época de lluvias relativamente predecible. Sin embargo, la cantidad de precipitación en esta estación es la mayoría de las veces impredecible (Whitford, 2002). Por lo tanto, aquellos organismos (animales o plantas) cuya fenología o historia de vida se encuentre en sincronía con esta estacionalidad, tanto hídrica como térmica, serán los que puedan sobrevivir en estos ambientes extremos (Whitford, 2002).

A lo largo de los años, se han realizados diversos estudios con el objetivo de explicar qué factores, ya sean extrínsecos (por ej., predación, disponibilidad de alimento, clima) o intrínsecos (por ej., fisiológicos, comportamentales, genéticos), modulan las poblaciones de pequeños mamíferos (Brown y Ernest, 2002; Krebs, 2002; Dickman, 1989 b; Lima et al, 1999; French, 1975; Krebs, 1966). Sin embargo, no se han encontrado entre los desiertos factores comunes que influyan en igual medida en la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos que los habitan.

Las lluvias han mostrado tener gran influencia en las especies de roedores australianos, observándose un aumento en su abundancia en respuesta al aumento de la precipitación y la productividad primaria (Prevadec, 1994; Letnic et al., 2005). Letnic y colaboradores (2005) sugieren que en esta situación operaría entonces un efecto “botton-up” sobre las cadenas tróficas. Es decir, los organismos productores se encontrarían fuertemente limitados por los recursos disponibles (agua y nutrientes) provocando restricciones en sus consumidores (Meserve et al., 2003). Algo similar ocurre en las zonas semiáridas del centro norte de Chile (Parque Nacional Bosque Fray Jorge) donde se observó una fuerte relación positiva entre las precipitaciones y la abundancia de roedores, principalmente desencadenadas por eventos de El Niño (Meserve et al., 2003). Si bien las lluvias han mostrado ser un factor importante en muchos ecosistemas desérticos, esta relación entre la abundancia de organismos y la precipitación puede en ciertos casos ser compleja y no siempre lineal (Brown y Ernest, 2002).

Contrariamente a lo encontrado en Chile y Australia, estudios realizados en Norteamérica (ej. desierto de Chihuahua, EEUU) muestran asociaciones

extremadamente débiles entre la abundancia de roedores y las lluvias. En este sistema parecen tomar mayor relevancia otros factores tales como la competencia y/o la predación (Kelt et al., 1999; Brown y Ernest, 2002; Krebs y Berteaux, 2006).

La respuesta de los integrantes de un mismo ensamble puede, sin embargo, ser muy heterogénea ante los mismos eventos climáticos (Meserve et al., 2003; Meserve et al., 1995; Brown y Heske, 1990). En Australia se encontró que si bien las lluvias son el principal factor que influye en la dinámica poblacional de roedores, la situación sería diferente entre los marsupiales dasyuridos. En este grupo de mamíferos no se han logrado detectar factores comunes que influyan en sus poblaciones (Gibson y Cole, 1992; Dickman et al., 2001). En Chile, la marmosa *Thylamys elegans*, único marsupial del ensamble, mostró ser la única especie sin una respuesta fuerte y consistente relacionada con los eventos de lluvia disparados por El Niño (Meserve et al., 2003).

La precipitación, entonces, no sería la única variable climática en los desiertos que podría estar influenciando la dinámica poblacional de pequeños mamíferos. Dado que estos sistemas se caracterizan, además de las restricciones hídricas, por sus amplitudes térmicas y temperaturas extremas, estos factores pueden afectar los patrones de actividad y dinámica de las especies que los habitan (Walsberg, 2000). Las variaciones en la actividad de los micromamíferos pueden reflejar fluctuaciones en las temperaturas. Este es el caso de *Perognathus formosus*, un pequeño ratón que habita el desierto de Mojave, EEUU, cuya actividad se ve influenciada por las bajas temperaturas; cuanto mayor es el número de días con temperaturas menores a 15° C, menor es la actividad de la especie en ese periodo (French, 1975). En Australia, por otro lado, el marsupial

dasyurido *Ningauai ridei*, mostró una mayor actividad cuando los períodos eran menos fríos (Dickman et al., 2001). Estas respuestas estarían relacionadas con la capacidad de ciertas especies de entrar en torpor cuando las temperaturas ambientales son bajas (French, 1975; Geiser, 1994). Estudios de laboratorio mostraron que *T. elegans* puede ser inducida al torpor con temperaturas cercanas a los 10° C (Opazo et al., 1999). En épocas invernales, la Reserva de Ñacuñán presenta valores mínimos medios menores a los 0° C<sup>1</sup>. Si bien no se conoce la capacidad termorreguladora de *T. pallidior*, puede esperarse una respuesta similar a la marmosa chilena, ante las variaciones térmicas.

El torpor también puede ser inducido por una escasa disponibilidad de alimento. Por lo tanto, esta estrategia cumpliría un papel determinante tanto en roedores como marsupiales (Bozinovic et al., 2007; French, 1975; Geiser, 2004). Se cree que el ahorro energético durante el torpor aumenta la supervivencia, siendo una respuesta flexible y oportunista ante condiciones ambientales extremas e impredecibles (Geiser, 1994, Bozinovic et al., 2005). Esta estrategia no sólo logra disminuir el gasto energético entre un 10 a un 40%, sino que también disminuyen los requerimientos hídricos y alimentarios (Geiser, 2004).

La disponibilidad de alimento es otro de los factores que pueden desencadenar variaciones en la abundancia de pequeños mamíferos de desierto (Brown y Munger, 1985; Dickman, 1989 b; Meserve et al., 2001; Letnic et al., 2004). La escasez de recursos puede actuar como limitante de la población, afectando parámetros como la densidad, la supervivencia y la actividad

---

<sup>1</sup> Este valor corresponde a los último diez años previos al período de muestreo (1994-2005)

reproductiva, o bien inducir cambios en el comportamiento o el estado nutricional de los individuos (Brown y Munger, 1985; Dickman, 1989 b; Meserve et al., 2001).

La disponibilidad restringida de los recursos en tiempo y espacio, así como la estacionalidad climática, influyen por lo tanto fuertemente en la historia natural de las especies. Los organismos deben adquirir una estrategia de vida que les permita subsistir en estos ambientes extremos. Una de las etapas críticas en la vida de los individuos es la reproducción, ya que de ella depende la continuidad de la población y se verá regulada por estos factores bióticos y/o abióticos. La selección natural favorecerá entonces, aquellas adaptaciones que hagan que la reproducción ocurra en sincronía con las variaciones ambientales (Bronson y Heideman, 1994).

Los marsupiales presentan características reproductivas tanto anatómicas, fisiológicas como comportamentales que los diferencian de los placentarios (Barnes, 1977; Hunsaker, 1977; Tyndale-Biscoe, 2005). Estas diferencias hacen que este grupo adquiera estrategias también diferentes. En marsupiales, un corto tiempo de gestación con bajo costo energético y un extenso y costoso período de lactancia hacen que, por ejemplo, la época favorable coincida con la independencia de los juveniles y no con el nacimiento de las crías como ocurre en muchos placentarios (Tyndale-Biscoe, 1979).

Tres principales estrategias reproductivas se reconocen entre los marsupiales: la reproducción *continua*; la *estacional* y la *semelparidad* (o reproducción única) (Tyndale-Biscoe, 2005). La primera se observa por ejemplo, en canguros y ciertas comadrejas sudamericanas; esta estrategia resulta muy

costosa energéticamente ya que los machos son fértiles durante todo el año y los picos reproductivos se corresponden con el ciclo estral de las hembras, los cuales se producen varias veces en el año (Tyndale-Biscoe y MacKenzie, 1976). Esta estrategia se vería favorecida por lo tanto, en ambientes donde la disponibilidad de recursos es relativamente estable durante todo el año. Tanto la reproducción estacional como la semelparidad, por otro lado, son estrategias favorecidas en sistemas donde la época favorable se encuentra restringida en el tiempo. Ciertas especies de marsupiales australianos como las del género *Sminthopsis*, *Ningui* y gran parte de los didelphidos neotropicales, poseen reproducción estacional (Morton, 1978 b; Bos y Carthew, 2001; Dickman et al., 2001; Barros et al., 2008). Los machos producen espermatozoides más de una vez en la época reproductiva en sincronía con el ciclo estral de las hembras, pudiendo lograr así más de una camada en este periodo.

En ciertas especies del género *Antechinus* en Australia, y aparentemente en *Marmosa incana*, *Monodelphis dimidiata* y *Marmosops paulensis* en Sudamérica, se observa una peculiar estrategia reproductiva muy rara entre los vertebrados: la semelparidad (Tyndale-Biscoe, 1979; Pine et al., 1985; Lorini et al., 1994 y Tyndale-Biscoe, 2005; Boonstra, 2005; Leiner et al., 2008). Esta estrategia se vería beneficiada cuando la época favorable es muy corta y los tiempos de crianza (gestación + lactancia) son tan prolongados que no permiten una segunda camada en esa temporada. Para los machos, la época reproductiva es una época de un alto costo energético dada la intensa competencia entre ellos. Por lo tanto, aquellos individuos que maximicen su esfuerzo reproductivo invirtiendo todos sus recursos en una única temporada serán seleccionados,

aunque esto implique no sobrevivir a la siguiente (Boonstra, 2005; Tyndale-Biscoe, 2005).

Otra estrategia que maximizaría la reproducción en marsupiales en ambientes fluctuantes es la adquisición de la madurez sexual en épocas tempranas, logrando así más de una camada en la época reproductiva (Astúa y Geise, 2006). Sin embargo hasta el momento esta estrategia solo ha sido observada en las especies de comadrejas de mayor tamaño (ej: *Didelphis marsupialis*, *Metachirus nudicaudatus* y *Philander andersoni*). En estas especies se observa que las hembras alcanzan la madurez sexual antes de completar su dentición de adulto, encontrándose individuos subadultos o incluso juveniles con crías en sus marsupios (Díaz y Flores, 2008).

El patrón de erupción y reemplazo dental puede ser considerado como un buen estimador de las clases de edades en varios grupos de mamíferos entre ellos los marsupiales. Este grupo presenta un patrón único de reemplazo de dientes. A diferencia de los placentarios, quienes reemplazan sus incisivos, caninos y premolares, los marsupiales reemplazan únicamente el último premolar (P3). Es decir, poseen un premolar deciduo (dP3) molariforme el cual luego es reemplazado por uno permanente con forma de premolar (Tribe, 1990; van Nievelt y Smith, 2005; Astúa y Leiner, 2008). Datos de este tipo pueden ser útiles para estimar parámetros poblacionales o de historia de vida de las especies, sin embargo las secuencias dentarias aun son desconocidas en la gran mayoría de las especies marsupiales del nuevo mundo.

En la actualidad, la historia natural y ecología de las especies del género *Thylamys* se encuentran poco estudiadas, no sólo en nuestro país sino en el resto de las regiones donde estas especies habitan. La gran mayoría de los trabajos se están basados en biogeografía, sistemática, taxonomía o bien en estudios fisiológicos en laboratorio. Por este motivo el objetivo principal de este capítulo es estudiar y caracterizar la dinámica de una población de *Thylamys pallidior* en una porción del desierto de Monte central.

Los **objetivos** puntuales de este capítulo son:

- ❖ Caracterizar el ambiente a lo largo de las diferentes estaciones muestreadas de acuerdo a variables climáticas y de estructura vegetal.
- ❖ Conocer cómo varía la abundancia de *T. pallidior* estacionalmente a lo largo del año.
- ❖ Establecer un criterio de clasificación por edades basado en datos de morfología externa e interna (patrón de dentición).
- ❖ Analizar la estructura de la población y la existencia de cambios temporales.
- ❖ Relacionar los cambios temporales con variables ambientales (clima)
- ❖ Establecer la estrategia reproductiva de la especie en la porción central del desierto de Monte.

### Organización del capítulo

Este capítulo está organizado en dos secciones, la primera donde se describe el ambiente en el cual se encuentra la especie, haciendo hincapié por un lado en las variables climáticas (temperatura y precipitación) y por otro en la estructura y composición vegetal de los sitios de muestreo y como éstos varían en las diferentes estaciones estudiadas. Si bien ya se hizo una descripción general en el capítulo 1, en el presente capítulo se focaliza en la caracterización puntual durante el período de muestreo (años 2005-2007). En la segunda sección se describe y caracteriza la población de marmosas, se analizan sus variaciones estacionales y se relacionan estas observaciones con las variables ambientales. Finalmente se postula y discute la estrategia reproductiva de *T. pallidior* en el Monte central.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1- CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL

#### a) *Clima*

Los datos climáticos fueron aportados por la estación meteorológica que se encuentra funcionando en la Reserva de Ñacuñán desde el año 1972. Para caracterizar climáticamente el período y zona de estudio se utilizaron datos de temperatura y precipitación. Se emplearon los valores correspondientes a cada uno de los 8 períodos de muestreo (primavera 2005, verano 2006, otoño 2006, invierno 2006, primavera 2006, verano 2007, otoño 2007 e invierno 2007) así como a las tres estaciones previas (invierno 2005, otoño 2005 y verano 2005) y se compararon gráficamente con los valores medios de los diez años anteriores al muestreo (1995-2004).

Con respecto a la *temperatura*, las variables consideradas fueron: temperatura media (TM); temperatura media máxima (TMmax) y temperatura media mínima (TMmin). Respecto a la *precipitación* se tuvo en cuenta la precipitación acumulada de cada período de muestreo (ppM).

#### b) *Estructura vegetal*

Para la caracterización estacional de la estructura y composición de la comunidad vegetal se utilizaron los datos obtenidos mediante el método de Point Quadrat (capítulo 1). Los muestreos se realizaron durante la estación húmeda (enero y febrero) y seca (julio y agosto) de ambos años. Se analizaron diferencias

entre las distintas estaciones: húmeda 1 (2005-06), seca 1 (2006), húmeda 2 (2006-07) y seca 2 (2007), mediante una prueba no paramétrica de Friedman usando la aproximación de Iman y Davenport (Siegel y Castellan, 1995; Zar, 1999), con las comparaciones múltiples según Conover (1999). Las variables utilizadas fueron: porcentaje de suelo desnudo, cobertura de hierbas, gramíneas, sub-arbustos, arbustos y árboles. Se comparó además el porcentaje de cobertura vegetal total (teniendo en cuenta todas las formas de vida) y la cobertura del estrato vegetal inferior (0 a 25 cm. de altura). Mediante el índice de Shannon-Wiener (Magurran, 2004) se calcularon la complejidad y heterogeneidad vegetal para cada estación. La complejidad ambiental se define como el desarrollo del estrato vertical dentro de un hábitat y la heterogeneidad como la variación horizontal en la fisonomía del hábitat (August, 1983).

## 2- CARACTERIZACIÓN DE LA POBLACIÓN DE MARMOSAS

### ***Métodos generales***

Los datos fueron obtenidos a través del método de captura, marcado y recaptura descrito en el capítulo 1. Las capturas correspondientes al **verano** fueron realizadas durante los meses de enero, febrero y marzo; el **otoño** fue muestreado en abril, mayo y junio; el **invierno** en julio, agosto y septiembre y finalmente la **primavera** en octubre, noviembre y diciembre. Cada sitio (grilla) fue relevado 4 veces al año, 6 grillas cada mes, con excepción de agosto y octubre 2006 y junio 2007, que no pudieron ser muestreados. Para completar los muestreos, esos sitios fueron relevados el mes previo o siguiente durante la estación del año correspondiente.

### **Capturas y abundancia**

La abundancia relativa de marmosas en cada período fue calculada, usando el método de capturas por unidad de esfuerzo (Dickman et al., 2001; Letnic et al., 2005). Se construyó un índice dado por el número de individuos capturados en cada sesión cada 1000 noches-trampa. Este resultó ser el método más apropiado ya que la baja cantidad de animales recapturados durante todo el estudio no permitió la utilización de métodos clásicos de estimación de abundancia como por ejemplo Jolly-Seber para poblaciones abiertas. Este método no es considerado muy preciso a menos que el número de animales marcados en cada sesión sea mayor a 10 (Greenwood, 1996). Además de las bajas recapturas, el esfuerzo de muestreo en ambos años fue diferente (ver capítulo 1).

Para comparar las abundancias estacionales a lo largo de los dos años de estudio se realizó una prueba de Friedman usando la aproximación de Iman y Davenport (Siegel y Castellan, 1995; Zar, 1999), con las comparaciones múltiples según Conover (1999). Mediante una prueba de log-likelihood (prueba G) con tablas de contingencia se evaluó si las variaciones estacionales en las abundancias relativas de marmosas eran dependientes del año de muestreo.

### **Caracterización de los individuos, estimación de clases de edad y época reproductiva**

Para la caracterización de los individuos se registraron las siguientes medidas corporales: peso (g), largo de cuerpo (milímetros desde la nariz hasta la base de la cola); largo de cola (mm; desde la punta hasta el comienzo de la zona con pelo), ancho de cola (mm; medida tomada en el punto donde su base tiene el

mayor grosor) y tamaño de testículos. Esta última variable permite establecer el estado reproductivo de los machos, como se describirá más adelante (Barnes, 1977; Dickman et al., 2001).

Se analizó gráficamente la variación estacional del peso y largo total de los individuos machos y hembras, así como mensualmente el grosor de la cola. Dado que el bajo número de individuos capturados en algunos meses imposibilitó realizar una prueba estadística, esta variable se analizó además con una prueba de Kruskal Wallis comparando cada una de las estaciones del año (invierno, primavera, otoño y verano). Finalmente, mediante un gráfico de estrella multivariado se resumieron las características corporales de la población en cada estación muestreada. Este tipo de gráfico permite comparar múltiples variables donde el rayo de cada estrella representa el valor medio de cada variable. Es importante remarcar que las comparaciones deben realizarse únicamente entre los radios de cada estrella y no dentro de las estrellas.

Con el objetivo de determinar la **época reproductiva** se comparó estacionalmente el número de machos y hembras con signos reproductivos en cada estación y el tamaño de los testículos. Los individuos fueron clasificados como **machos reproductivos** cuando sus testículos fueron prominentes con coloración negro-azulada; las **hembras** fueron consideradas reproductivas cuando presentaron el abdomen con coloración pardo-anaranjada y/o sus mamas eran notorias (Barnes, 1977). La estimación de las categorías etarias se realizó utilizando dos criterios de clasificación complementarios: tamaño corporal y patrón de erupción dentaria. El primero a partir de datos registrados en el campo y el segundo utilizando datos de colecciones biológicas.

a) *Campo: Tamaño corporal.*

Según este criterio, los animales fueron clasificados en dos categorías de edades en base al tamaño, coloración del pelaje y estado reproductivo. Se consideraron “adultos” a aquellos individuos que presentaron coloración amarronada en el dorso, con caracteres reproductivos visibles y aquellos sin estos signos, pero con igual o mayor longitud total (longitud de cuerpo + longitud de cola). Los individuos restantes fueron considerados “jóvenes”. La longitud total, resultó una medida más adecuada para este análisis que el peso corporal ya que éste puede ser muy influenciado por el estado nutricional y reproductivo de los individuos (Ralls, 1976). Se realizó con cada variable corporal una prueba t para analizar si existen diferencias entre grupos.

b) *Colección: erupción dentaria*

Debido a la imposibilidad de registrar el patrón dentario de cada individuo capturado en el campo, se generó el criterio de clasificación utilizando datos de colecciones biológicas (CMI, Mendoza y MACN, Buenos Aires.)<sup>2</sup>, con el fin de establecer si existe una relación entre el patrón de erupción dentaria y alguna variable morfológica externa. Para cada ejemplar se registró: presencia o ausencia de molares y premolares (P1-P3 y M1-M4 respectivamente) distinguiendo en el caso del 3er. premolar si este es deciduo (dP3) o permanente (P3). Además se tomaron las mismas medidas de morfología externa que para los individuos capturados en el campo (longitud total, de cuerpo, cola y peso).

---

<sup>2</sup> CMI Colección Mastozoología IADIZA: Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas- Centro Científico Tecnológico CONICET Mendoza; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

Se siguió el siguiente criterio para la clasificación (Tribe, 1990):

- ADULTOS: dentición completa (P1-P3 y M1-M4)
- SUBADULTOS: dP3 ausente y/o P3 presente. M4 ausente
- JUVENILES: individuos con dentición incompleta no incluidos en la categoría anterior.

Estos grupos de edades fueron primero comparados entre sí según sus medidas morfológicas mediante una prueba Kruskal Wallis. Posteriormente dado el bajo número de muestras para las categorías juvenil y subadultos se decidió juntar ambas en una única categoría denominada **jóvenes**. Las diferencias entre variables fueron probadas mediante una prueba t comparando jóvenes vs. adultos. Finalmente se estableció un criterio de clasificación concordante con ambos enfoques y se asignó cada individuo capturado en el campo a una categoría de edad. Las variaciones entre estaciones en la abundancia relativa de marmosas adultas y jóvenes se analizaron mediante un análisis de frecuencias Chi cuadrado.

Por otro lado, se investigó la existencia de dimorfismo sexual tanto en individuos jóvenes como adultos, comparando las medidas corporales para ambos sexos. Para las comparaciones en el peso se excluyó a las hembras reproductivas con el fin de evitar que posibles hembras preñadas generen sobreestimaciones en esta medida. La existencia de diferencias estadísticas fue verificada mediante las pruebas de Wilcoxon-Mann Whitney para los individuos adultos y t de student para los jóvenes.

### **Proporción de sexos**

La proporción de sexos se determinó por un lado, utilizando el número total de machos y hembras capturados a lo largo de los dos años de muestreo y por otro, sólo machos y hembras con signos reproductivos. Su ajuste a una proporción 1:1 fue analizado mediante una prueba binomial (Siegel y Castellan, 1995). De la misma forma se comparó además si esta relación se presenta para los individuos jóvenes. A través de un análisis de frecuencias mediante tablas de contingencia se analizó la proporción de sexos en las diferentes épocas del año (primavera, verano, otoño e invierno) (Zar, 1999).

### **Influencia de factores ambientales en la población de *Thylamys pallidior***

Para analizar qué variables climáticas estarían explicando la abundancia observada de marmosas se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM). La variable dependiente fue la abundancia de marmosas relativizada al esfuerzo de captura de cada período. Como estos datos son proporciones, siguen una distribución Binomial, por lo tanto se realizó una regresión lineal múltiple de tipo logística con  $\chi^2$  como medida de ajuste. Las variables independientes (climáticas) fueron las siguientes:

- Precipitación acumulada en el periodo de muestreo (Pp)
- Precipitación acumulada en el período previo al muestreo (PpA)<sup>3</sup>
- Número de días con precipitación en el período de muestreo.

---

<sup>3</sup> Ejemplo: para el período de captura VERANO 06 se considero la precipitación de la PRIMAVERA 06.

- Temperatura media (TM)
- Temperatura media mínima (TMmin)
- Temperatura media máxima (TMmax)
- Proporción de días en el período con temperaturas menores a 10°C (T<10)

Cuando los modelos mostraron sobredispersión (devianza residual mayor a sus grados de libertad) estos fueron re-escalados para corregir las pruebas de hipótesis. En estos casos se utilizó el estadístico F en lugar de  $\chi^2$  como medida de ajuste (McConway et al., 1999; Payne, 2008). El  $R^2$  ajustado (%) se obtuvo siguiendo a MacConway et al (1999), este coeficiente permite una corrección que tiene en cuenta el número de variables presentes en el modelo.

## RESULTADOS

### 1-CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL

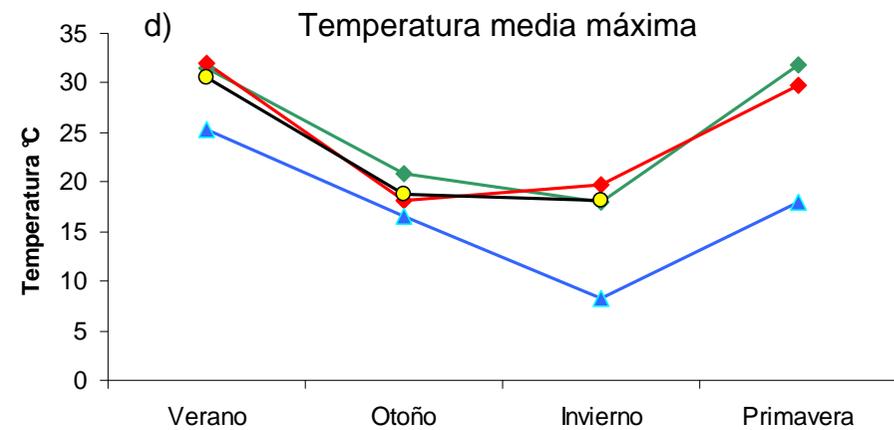
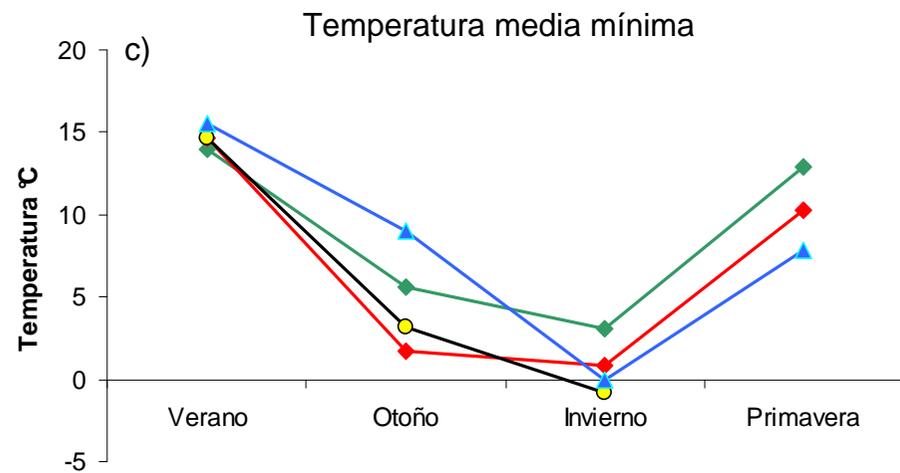
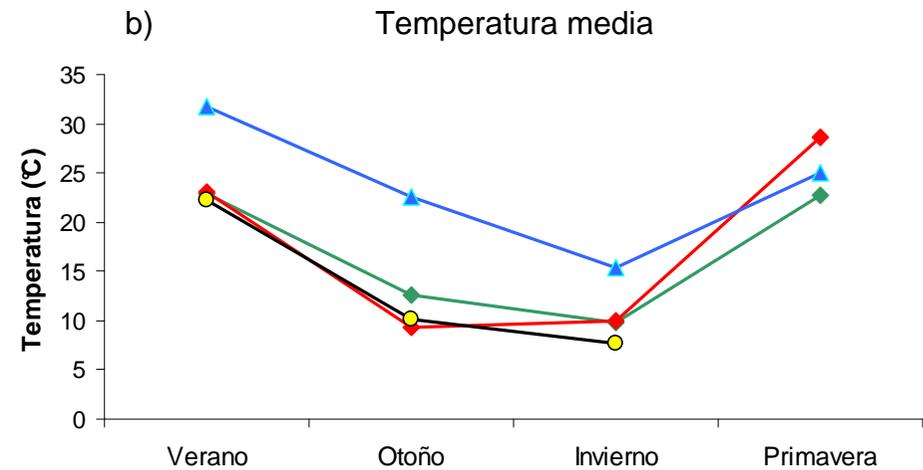
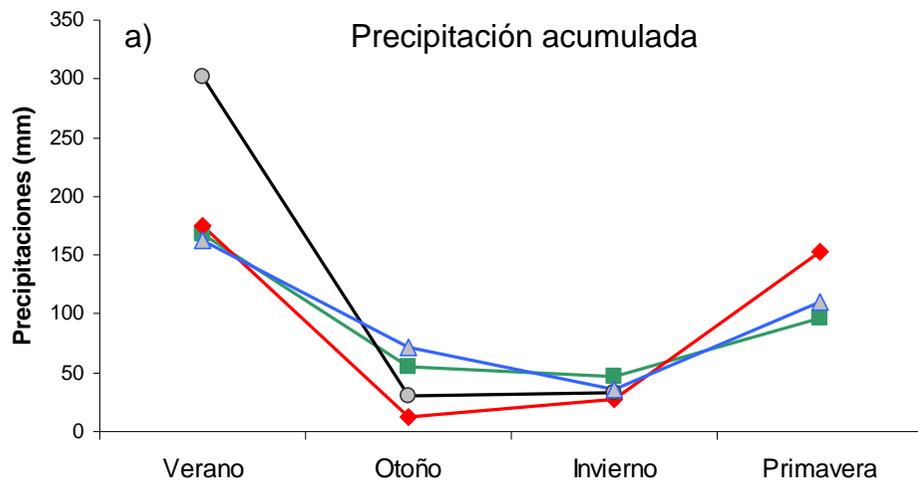
#### a) Clima

La precipitación anual para cada uno de los períodos estudiados y la precipitación media para los 10 años previos a este estudio se muestran en la tabla 2.1. La precipitación estacional del año 2005 (primer año de muestreo) presenta valores similares a la media de los últimos 10 años (Figura 2.1 a). En el año 2006 se observaron valores menores en otoño y mayores en la primavera respecto a la media. El verano del 2007 mostró los mayores valores de precipitación entre los períodos estudiados.

Con respecto a las temperaturas se observa que en todos los años las medias se encuentran notoriamente por debajo de la media de 10 años con excepción de la primavera de 2006 (Figura 2.1 b). Las temperaturas medias mínima y máxima se muestran en los gráficos 2.1 c y d respectivamente. Para el caso de las temperaturas mínimas, los valores más estables se encuentran en el verano y en menor medida en el invierno. Los otoños muestreados presentaron valores más bajos que la media y las primaveras temperaturas mínimas más altas. Las temperaturas medias máximas de cada estación fueron muy similares entre los años pero con valores más altos respecto a la media de 10 años.

**Tabla 2.1-** Precipitación anual en milímetros para los años de muestreo y precipitación media ( $\pm$  ES) del período correspondiente a los 10 años previos al estudio.

Período	Precipitación anual (mm)
1995-2004	380,22 ( $\pm$ 20,38)
2005	368
2006	368,7
2007	486

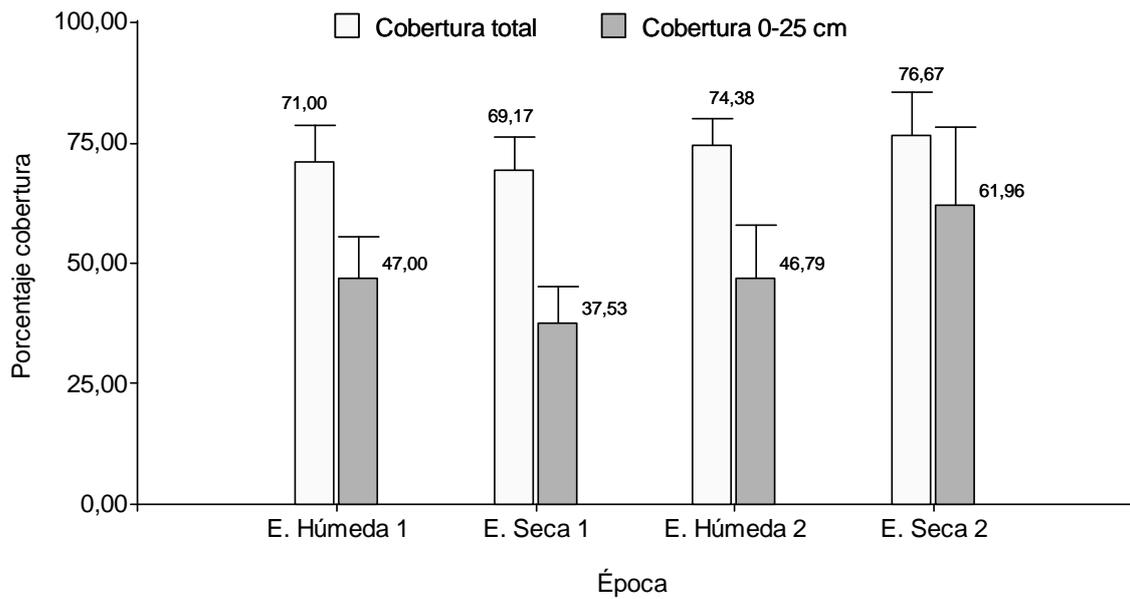


**Figura 2.1**-Variables climáticas medidas durante cada uno de los 8 períodos de muestreo y los tres períodos previos, comparadas con las variables medias correspondientes al período 1995-2004 (Media). a) Precipitaciones acumuladas; b) Temperaturas medias; c) Temperaturas media mínimas; d) Temperaturas medias máximas. ■ 2005 ◆ 2006 ● 2007 ▲ MEDIA

### **b) Estructura vegetal**

En el sitio de muestreo la cobertura vegetal total fue alrededor del 70% sin encontrarse grandes fluctuaciones en las diferentes épocas del año (Figura 2.2). Al analizar la cobertura del estrato vegetal más bajo (0-25 cm) se encontró que, si bien las diferencias no son estadísticamente significativas, los valores muestran una mayor cobertura durante la estación seca del segundo año (2007). Estos valores se encuentran incluso por encima de los valores de ambas estaciones húmedas (Figura 2.2). La composición vegetal de acuerdo a las distintas formas de vida se observa en la tabla 2.2. La cobertura de hierbas durante la estación seca 2 (año 2007) resultó la mayor del período estudiado, alcanzando alrededor del 20% ( $T^2 = 20,15$ ;  $p < 0,0001$ ). Aunque no se observaron diferencias estadísticamente significativas, la complejidad en la estación seca 1 (2006) fue algo mayor que el resto de las estaciones. Las heterogeneidades por otro lado, resultaron similares para todas las estaciones (Tabla 2.3).

Si bien la cobertura vegetal en las distintas estaciones estudiadas no presentó diferencias notorias, la fisonomía del paisaje presenta una marcada diferencia entre las estaciones seca y húmeda, tal como se observa en la figura 2.3.



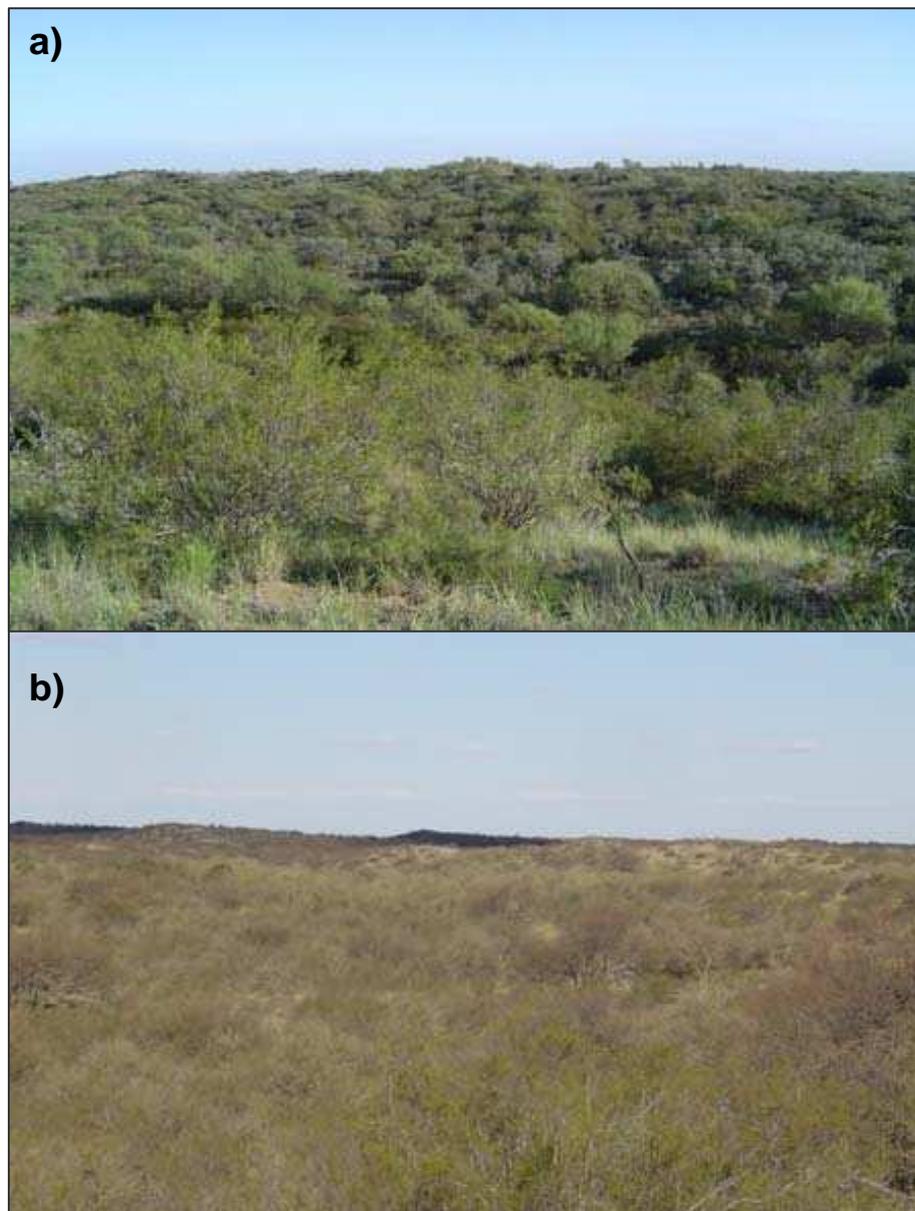
**Figura 2.2-** Porcentaje de cobertura vegetal total y en el estrato de 0 a 25 cm. de altura para cada una de las épocas estudiadas en dos años de muestreo.

**Tabla 2.2.-** Porcentaje de cobertura vegetal ( $\bar{x} \pm DE$ ) de las diferentes formas de vida y suelo desnudo en cada una de las estaciones estudiadas. \* Diferencias significativas con  $p < 0,0001$

VARIABLES	E. HUMEDA 1	E. SECA 1	E. HÚMEDA 2	E. SECA 2
<b>SUELO DESNUDO</b>	29,00 $\pm$ 7,46	30,83 $\pm$ 6,92	25,63 $\pm$ 5,61	23,33 $\pm$ 8,92
<b>MANTILLO</b>	63,31 $\pm$ 7,76	65,44 $\pm$ 13,64	59,88 $\pm$ 7,53	64,46 $\pm$ 9,25
<b>HIERBAS</b>	0,42 $\pm$ 0,58	1,22 $\pm$ 2,97	2,29 $\pm$ 3,23	<b>19,92* <math>\pm</math> 18,79</b>
<b>GRAMINEAS</b>	41,81 $\pm$ 13,32	33,36 $\pm$ 12,86	50,13 $\pm$ 22,31	39,29 $\pm$ 14,22
<b>SUBARBUSTOS</b>	31,50 $\pm$ 18,18	27,14 $\pm$ 14,48	28,17 $\pm$ 16,15	31,29 $\pm$ 18,52
<b>ARBUSTOS</b>	93,31 $\pm$ 29,03	88,61 $\pm$ 34,79	91,54 $\pm$ 32,47	102,88 $\pm$ 36,06
<b>ARBOLES</b>	21,50 $\pm$ 25,41	18,00 $\pm$ 16,19	16,88 $\pm$ 15,72	11,50 $\pm$ 11,38

**Tabla 2.3-** Índice de complejidad y heterogeneidad (media  $\pm$  DE) para cada una de las estaciones estudiadas.

	E. Húmeda 1	E. Seca 1	E. húmeda 2	E. Seca 2	T <sup>2</sup>	p
Heterogeneidad	1,63 $\pm$ 0,14	1,61 $\pm$ 0,16	1,62 $\pm$ 0,16	1,66 $\pm$ 0,11	2,20	0,1066
Complejidad	1,97 $\pm$ 0,12	2,01 $\pm$ 0,11	1,93 $\pm$ 0,2	1,92 $\pm$ 0,18	2,80	0,0553



**Figura 2.3-** Cambios en la fisonomía del paisaje durante la estación húmeda (a) y la estación seca (b) en los médanos de Ñacuñán, Mendoza.

## 2-CARACTERIZACIÓN DE LA POBLACIÓN DE MARMOSAS

### Capturas y abundancia

Se realizó un esfuerzo de captura de 27.600 noches-trampa, 16.560 correspondientes al primer año (4140 para cada estación del año) y 11.040 para el segundo año de muestreo (2.760 para cada estación del año). A lo largo de los dos años de estudio se llevaron a cabo 118 capturas de marmosas (éxito de captura total: 0,43%) las cuales correspondieron a 86 individuos y 32 recapturas (tasa de recaptura: 27,1%). El 25,6% (22) de los individuos fueron recapturados al menos una vez. Mientras que sólo 2 fueron capturados más de dos veces (Tabla 2.4). En sólo nueve casos, las recapturas ocurrieron en sesiones de trampeo diferentes a la primer captura.

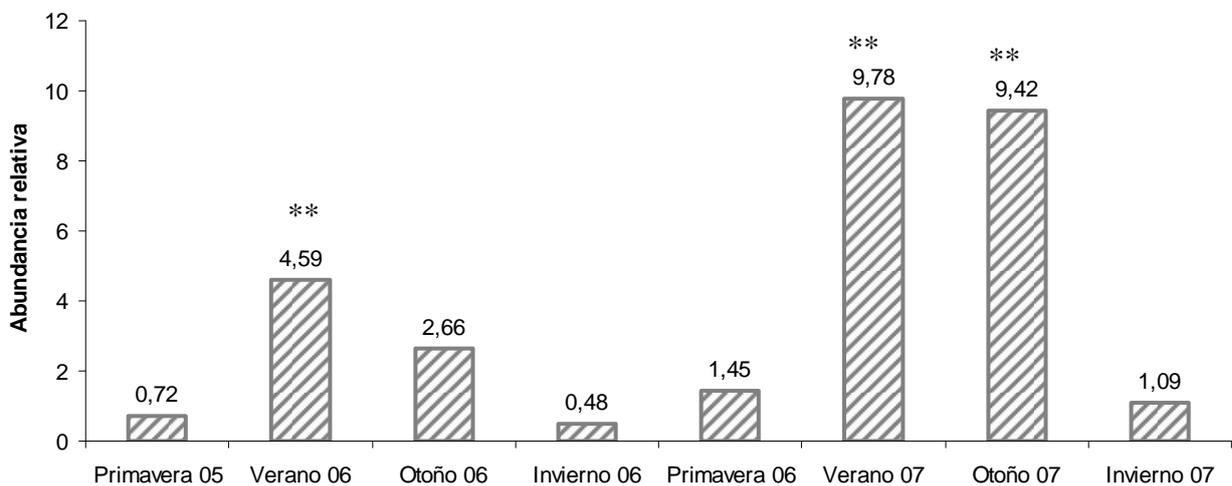
**Tabla 2.4-** Número de marmosas recapturadas y máxima cantidad de días ocurridos entre recapturas.

Nro. de recapturas	Cantidad de individuos	Nro. máximo de días entre capturas
0	64	-
1	16	304
2	4	89
3	1	1
4	1	1

La abundancia relativa de *T. pallidior* varió a lo largo del período de muestreo ( $T^2 = 8,06$ ;  $p < 0,0001$ ), observándose un pico en el verano de 2007

(Figura 2.4). Si bien la abundancia resultó mayor en el segundo año (período 2006-2007), las variaciones estacionales fueron independientes del año de estudio ( $G= 1,01$ ;  $gl= 3$ ;  $p=0,79$ ; Tabla 2.5). Es decir, se observaron tendencias estacionales similares en ambos años, donde los valores más altos ocurrieron en verano (y otoño en el año 2) y los más bajos en invierno.

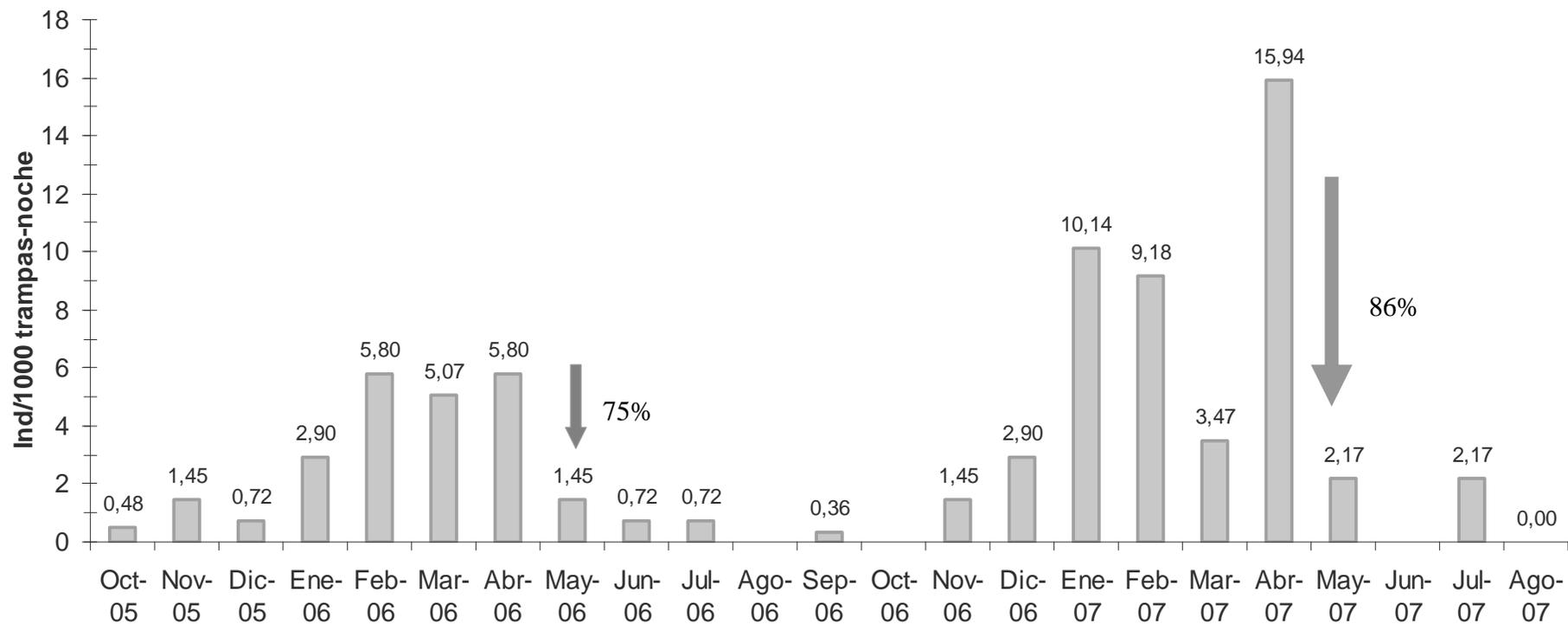
Finalmente la figura 2.5 muestra el número de marmosas por unidad de esfuerzo que fueron capturadas cada mes, sin tener en cuenta el sitio de muestreo. Esto da una idea de la actividad de la especie más detalladamente. Vemos que en los dos años, dentro de la estación otoñal, se produce una marcada caída en el número de capturas en el mes de mayo (75% y 86% respectivamente).



**Figura 2.4-** Abundancia relativa de marmosas (número de individuos capturados / 1000 noches trampa) a lo largo de todo el período de estudio (2005-2007). \*\* Muestran diferencias significativas  $p < 0,05$

**Tabla 2.5-** Proporción (y número) de individuos capturados durante las cuatro estaciones en cada uno de los años. Se tomó en cuenta a los individuos recapturados pero solo aquellos de diferentes sesiones ( $G = 1,01$ ;  $gl = 3$ ;  $p = 0,79$ ).

<b>Estación</b>	<b>Año 1</b>	<b>Año 2</b>
Invierno	0,06 (2)	0,05 (3)
Otoño	0,31 (11)	0,42 (25)
Primavera	0,09 (3)	0,07 (4)
Verano	0,54 (19)	0,47 (28)
<b>Total</b>	<b>1 (35)</b>	<b>1 (60)</b>



**Figura 2.5-** Actividad de *T. pallidior* medida como número de individuos capturados por unidad de esfuerzo en cada uno de los meses muestreados. Las flechas muestran los meses donde se produce la máxima declinación de la actividad.

### Caracterización estacional de los individuos

Las figuras 2.6 a y b muestran la variación en el tamaño (peso y largo total, respectivamente) de los individuos capturados durante las cuatro estaciones estudiadas, distinguiendo entre machos y hembras. Se observa que durante la *primavera* en la población se encuentran los individuos de mayor tamaño. En el *verano* ocurre una caída abrupta en ambas variables indicando la aparición de los individuos jóvenes en la población. Hacia el *otoño* existe un aumento, principalmente en el peso que luego desciende una vez comenzado el *invierno*. Sin embargo, sólo se puede referir a tendencias ya que en este último caso fue capturado un solo macho.

En las figuras 2.7 y 2.9 pueden observarse las variaciones estacionales en el grosor de la cola, encontrándose en el *otoño* los valores mayores ( $H=48,13$ ;  $p < 0,0001$ ); particularmente, mayo y junio son los meses donde se observa el mayor engrosamiento (11mm, figura 2.8).

En cuanto a los signos reproductivos, se observó que los machos en el *verano* presentaban los testículos más pequeños ( $\bar{x}= 4,20 \text{ mm} \pm 0,85$ ;  $n=22$ ) y cubiertos por pelaje blanco haciéndose poco distinguibles (Figura 2.10 a). Estos incrementaron de tamaño hacia el *otoño* ( $\bar{x}=6,59 \text{ mm} \pm 0,87$ ;  $n=17$ ), hasta alcanzar los mayores valores al finalizar el invierno (12 mm;  $n=1$ ) y durante la primavera ( $\bar{x}= 11,67 \text{ mm} \pm 1,15$ ;  $n=3$ ; Figura 2.10 b).

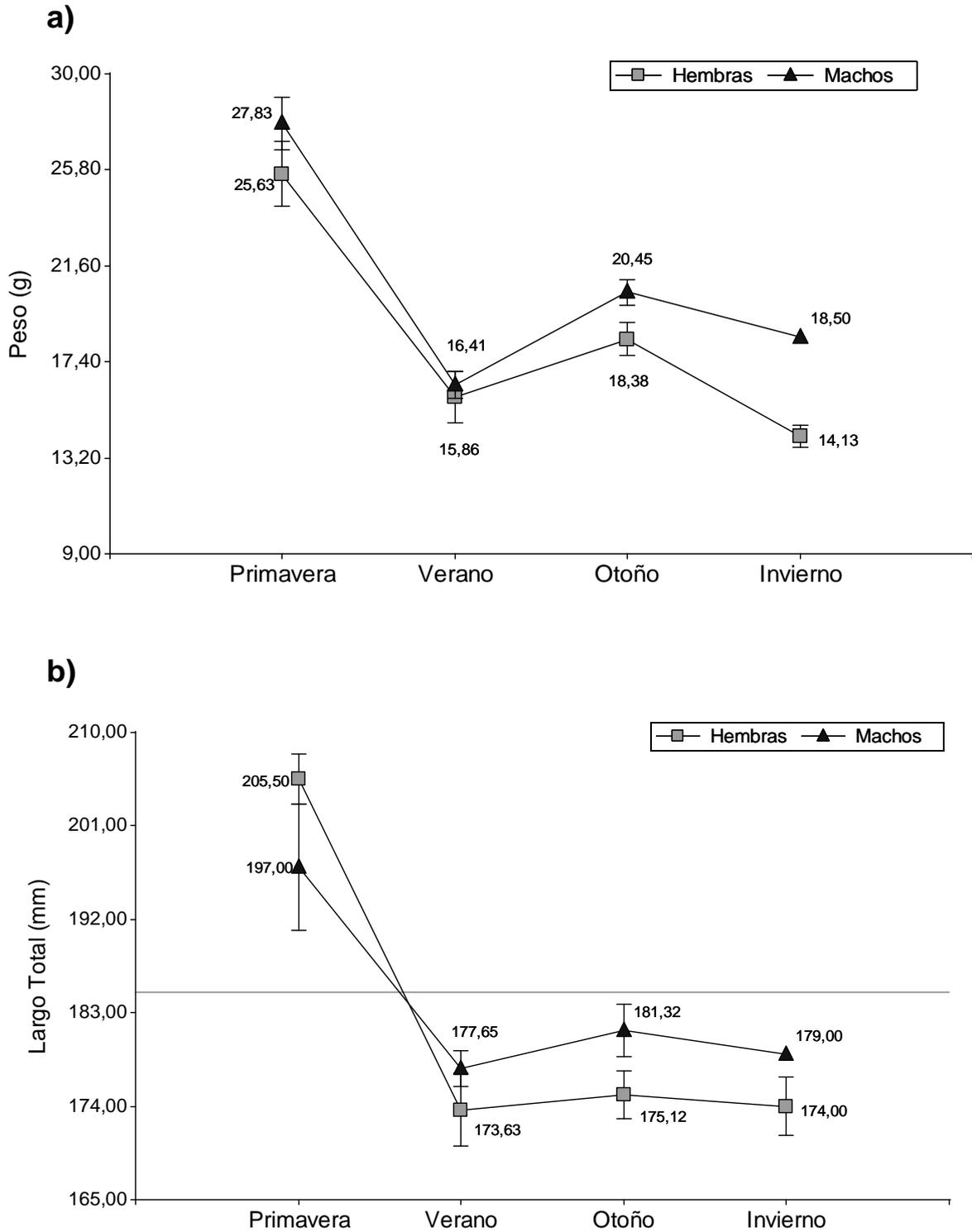
La figura 2.11 muestra en más detalle como el tamaño de los testículos aumenta desde el verano a la primavera. En esta época los testículos presentaron

la coloración negro-azulada descrita como signo de madurez reproductiva para otras especies de marsupiales didelphidos (Figura 2.10 b). Los machos con estas características sólo fueron observados hasta el mes de noviembre.

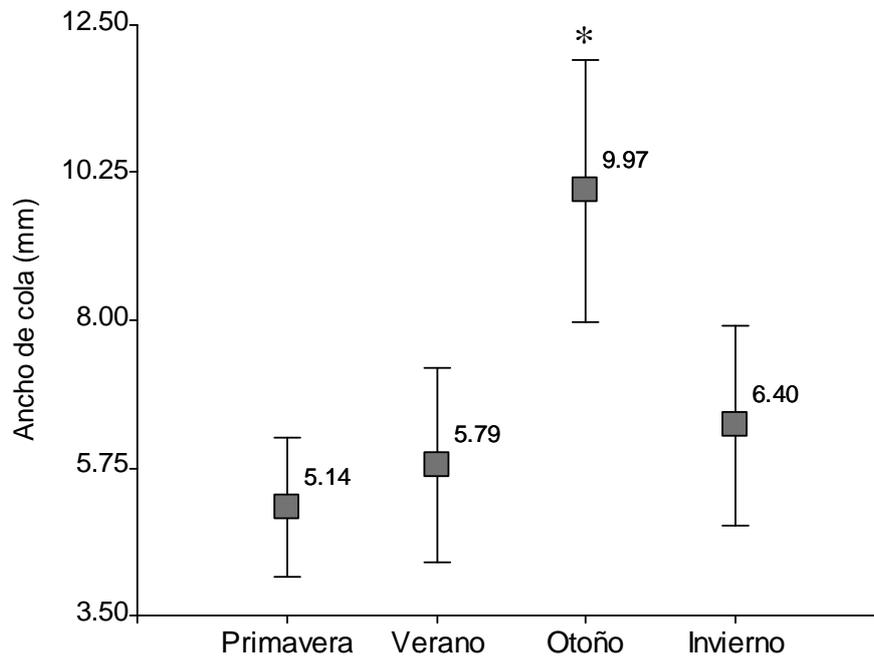
En el caso de las hembras se observaron signos reproductivos únicamente en la primavera (n=4) y el verano (n=3) (Figura 2.12). La primera hembra reproductiva fue encontrada en el mes de noviembre y la última en el mes de marzo. Si bien el número fue bajo, pudo observarse en ellas una variación en sus signos reproductivos a lo largo de la estación. Durante los primeros meses estas hembras presentaron una tenue coloración marrón anaranjada en el abdomen y las mamas eran difíciles de distinguir, ya que se encontraban aun cubiertas por el denso pelaje (Figura 2.12 a). Hacia el mes de marzo pudo observarse una hembra de gran tamaño y peso con la coloración del abdomen más prominente y sus mamas ya desarrolladas y expuestas por el pelaje notoriamente disminuido. En esta hembra pudieron contarse un total de 13 mamas (pectorales, inguinales y abdominales) con disposición 6-1-6 (Figura 2.12 b). En ninguna oportunidad pudieron observarse hembras con crías. Notoriamente, aquellas hembras adultas con signos reproductivos visibles capturadas hacia finales del verano (marzo), presentaron signos de deterioro físico mostrando pérdida de pelaje, dificultad de movimiento, ojos entrecerrados, cola adelgazada y parásitos en las heces (Figura 2.12 d y e)

A modo de resumen, la figura 2.13 muestra cómo son los individuos característicos capturados en cada estación del año de acuerdo a las diferentes variables corporales. En la *primavera* se encuentran entonces, los animales de mayor tamaño y peso, con caracteres reproductivos notorios (machos con gran

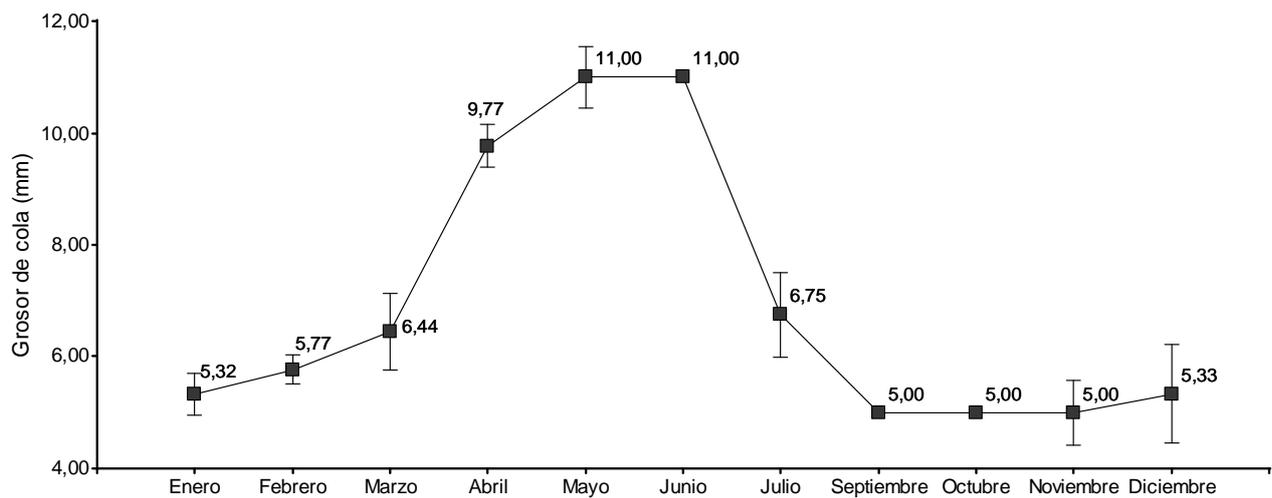
tamaño de testículos) y con cola sin acumulación de grasa. En contraste, los individuos de *verano* presentan tamaño y peso pequeño y sin signos reproductivos notorios. Las marmosas en *invierno* y *otoño* poseen medidas intermedias a excepción del ancho de cola, que en el otoño presenta el mayor engrosamiento.



**Figura 2.6-** Tamaño (media  $\pm$  error estándar) de las marmosas capturadas durante las distintas estaciones en los dos años de muestreo. **a)** Peso; **b)** Largo total. La línea muestra el valor límite entre las categorías de edades (juvenil y adulto; ver más adelante).



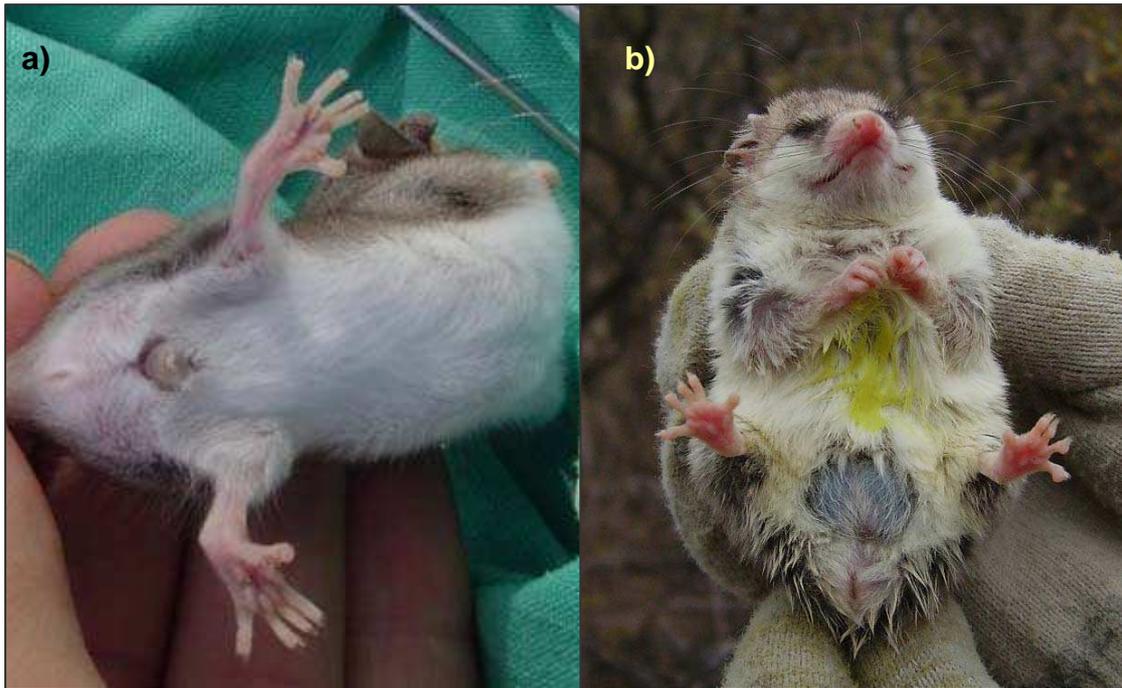
**Figura 2.7-** Variación estacional en el ancho de cola de las marmosas ( $\bar{x} \pm DE$ ). (\*) Muestra diferencias significativas con  $p < 0,05$ .



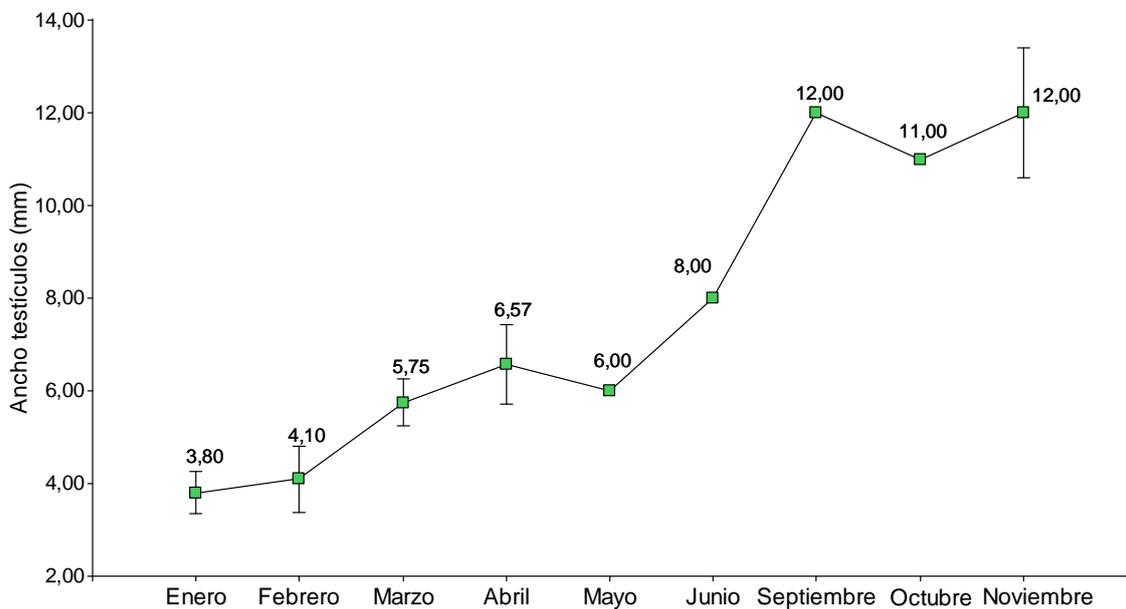
**Figura 2.8-** Variación mensual ( $\bar{x} \pm E. E$ ) en el grosor de cola de marmosas



**Figura 2.9-** Ejemplares de *T. pallidior* adultos con diferente grado de acumulación de grasa caudal. **a)** Foto tomada en abril 2007; **b).** Foto tomada en noviembre 2007.



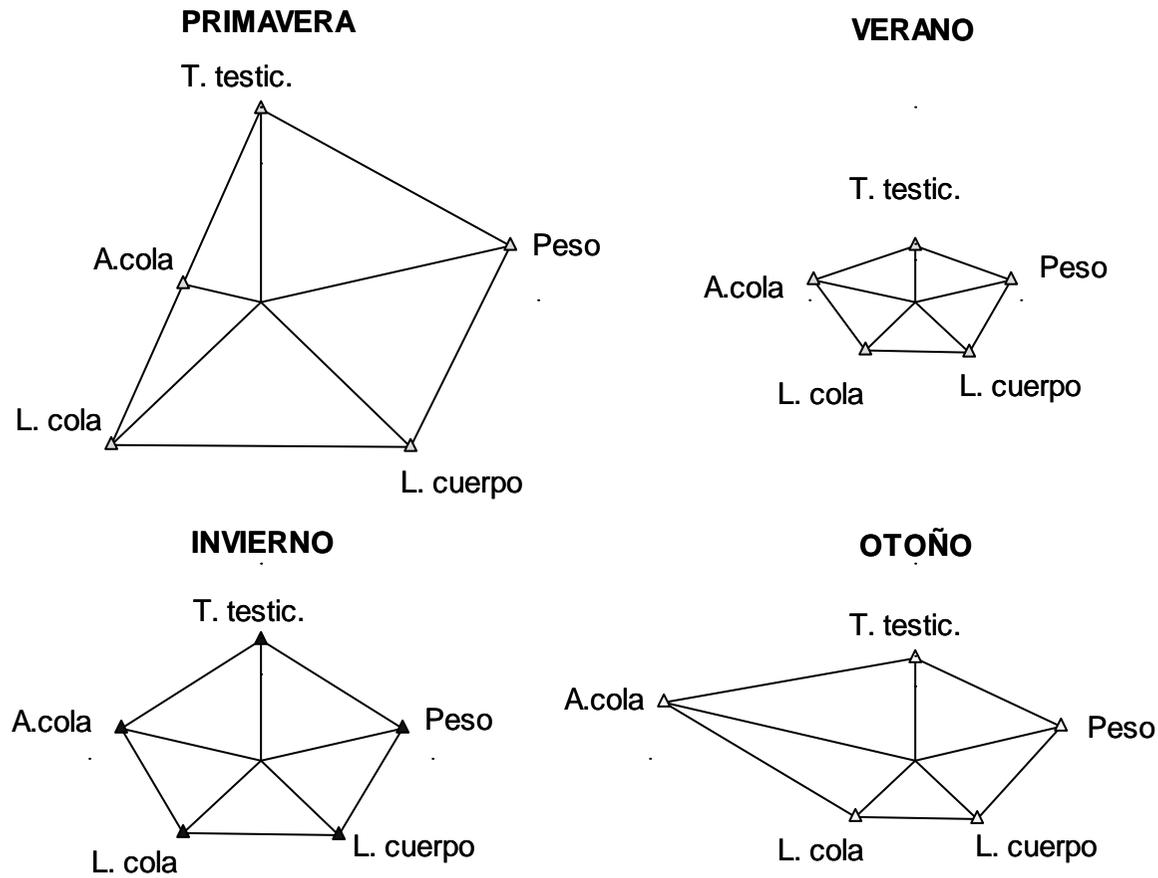
**Figura 2.10-** Ejemplares machos de *T. pallidior* en diferente estado reproductivo. **a)** Individuo inmaduro (enero); **b)** Macho adulto reproductivo (noviembre).



**Figura 2.11-** Variación mensual ( $\bar{x} \pm D. E$ ) en el ancho de los testículos de *T. pallidior*.



**Figura 2.12-** Ejemplares hembras de *T. pallidior* capturadas en diferentes épocas del año; **a)** y **b)** Hembras reproductivas (diciembre y marzo respectivamente); **c)** Ejemplar juvenil (enero); **d)** y **e)** Hembra reproductiva con signos de deterioro (marzo).



**Figura 2.13-** Representación gráfica de los individuos característicos de *T. pallidior* capturados en cada estación del año en base a las variables: Tamaño de testículos; peso; largo de cuerpo; largo de cola y ancho de cola. El largo de cada rayo de las estrellas indica el valor medio de cada variable por lo tanto las comparaciones deberán hacerse entre estrellas.

**Estructura de edades**

Respecto a los animales capturados en el **campo**, el individuo más pequeño que presentó signos reproductivos y coloración adulta, midió 186 mm de largo total. Este valor fue considerado entonces el límite inferior de la categoría adultos. Todos los individuos de menor tamaño y con coloración diferente fueron considerados jóvenes. Las medidas corporales de ambos grupos se muestran en la tabla 2.6; se encontraron diferencias significativas para todas las variables estudiadas.

**Tabla 2.6-** Medidas corporales ( $\bar{x} \pm DE$ ) de las marmosas capturadas según la clase de edad. Entre paréntesis se muestran los valores mínimos y máximos para cada variable.

Variable	ADULTOS	JÓVENES	T / W (*)	gl	p
N	25	70			
L. total (mm)	197,28 ± 8,44 (186 - 212)	172,20 ± 8,07 (155 - 186)	2071,00	93	< 0,0001
L. cola (mm)	97,24 ± 3,89 (87 - 105)	86,56 ± 4,89 (75 - 94)	9,86	93	< 0,0001
L. cuerpo (mm)	100,04 ± 6,42 (90 - 110)	85,64 ± 4,79 (70 - 97)	11,75	93	< 0,0001
Peso (g)	23,46 ± 3,72 (18 - 30)	16,20 ± 3,28 (10 - 24,5)	9,18	93	< 0,0001

(\*) T corresponde a la prueba t de student y W a la prueba Wilcoxon-Mann Whitney.

Para el estudio de la erupción dentaria se analizaron 60 individuos de **colección**, 15 provenientes del MACN y 45 del IADIZA. Doce animales presentaron la dentición incompleta de los cuales 8 fueron clasificados en principio como subadultos y 4 como juveniles. Las variables largo total y largo de cola no presentaron diferencias significativas entre los grupos y si lo hicieron las variables peso y largo de cuerpo (Tabla 2.7). Contrariamente a lo esperado, para estas dos variables los individuos juveniles presentaron valores medios mayores que los subadultos. Cuando las muestras fueron reagrupadas en dos grupos etarios: adultos y jóvenes (subadultos + juveniles), éstos se diferenciaron estadísticamente en todas las variables excepto largo de cola (Tabla 2.7). Los valores medios de largo total tanto para adultos como jóvenes se encontraron comprendidos dentro de los valores adjudicados para los individuos capturados en el campo. Más aun, al comparar esta variable para los ejemplares de colección con aquellos capturados en el campo, no se encontraron diferencias significativas para los **adultos** pero sí para los individuos **jóvenes** ( $W= 1125,50$ ;  $p= 0,088$  y  $t= -4,37$ ;  $gl= 78$ ;  $p < 0,0001$ , respectivamente), siendo de menor tamaño los ejemplares de **campo** ( $\bar{x}= 172,20 \text{ mm} \pm 8,07$ ).

Por lo tanto, teniendo en cuenta los resultados obtenidos para ambos criterios de clasificación, se decidió considerar como adultos a los animales con largo total  $\geq 186 \text{ mm}$  y jóvenes aquellos con largo total  $< 186 \text{ mm}$ ). Entonces, del total de marmosas capturadas, 25 fueron clasificadas como ADULTAS y 70 como JÓVENES.

### **Estructura estacional de la población**

Para las estaciones primavera, verano, otoño e invierno la proporción de individuos **jóvenes** fue similar en ambos años de muestreo ( $G= 0,55$ ;  $gl= 2$ ;  $p=0,7583$ ). La proporción de **adultos** en cambio, varió de un año a otro para cada una de las estaciones ( $G= 9,00$ ;  $gl= 3$ ;  $p=0,0293$ ; Figura 2.14). En las *primaveras* sólo se capturaron individuos adultos mientras que en el *verano* aparecieron los juveniles representando alrededor del 80% de la población trampeada. En el *otoño* los individuos jóvenes siguieron dominando las capturas aunque con menor abundancia, mientras que en *invierno* las capturas fueron bajas en ambos años. Finalmente, los adultos siempre fueron capturados en bajo número y no se encontraron diferencias entre estaciones ( $\chi^2=0,32$ ;  $gl=2$ ;  $p= 0,852$ ). El número de individuos jóvenes, por otro lado, varió estacionalmente siendo mayor en verano y otoño que en el invierno ( $\chi^2= 26,17$ ;  $gl=2$ ;  $p<0,0001$ ; Figura 2.14).

La tabla 2.8 muestra las diferencias en el tamaño corporal para machos y hembras según su clase de edad. Se observan *hembras* de mayor tamaño en los individuos adultos y *machos* más grandes y pesados en los jóvenes. Por lo tanto, existe **dimorfismo** en ambas clases de edad pero se encuentra invertido. La variable peso no pudo ser comparada para los ejemplares adultos ya que todas las hembras, a excepción de una, presentaron signos reproductivos y debieron ser excluidas. La figura 2.15 (a y b) muestra en detalle mes a mes los tamaños corporales de machos y hembras según la categoría de edad.

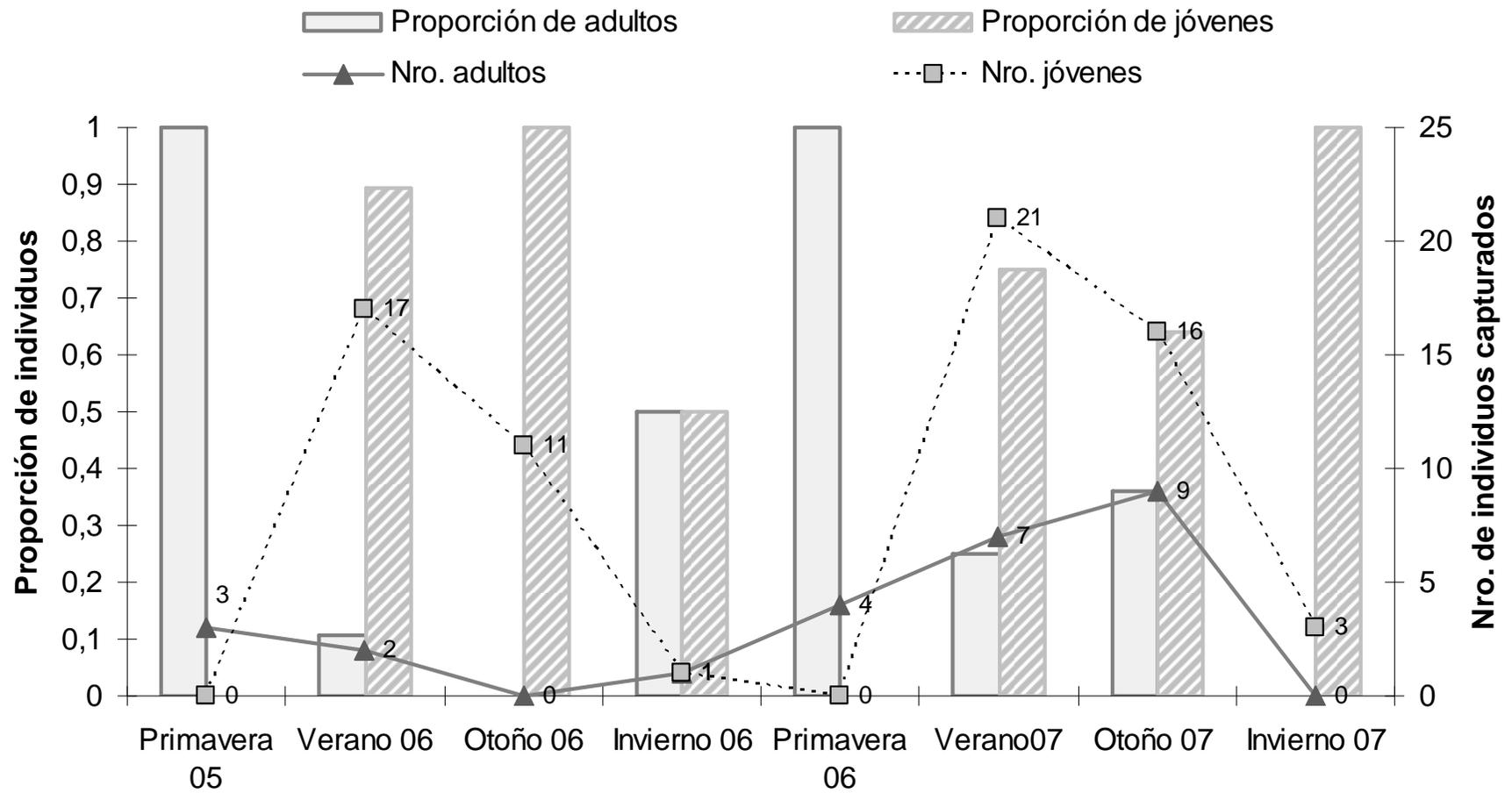
Finalmente la figura 2.16 muestra un esquema cronológico resumiendo la secuencia de eventos observados en la población de *T. pallidior* a lo largo de los

dos años de muestreo. Se observó que los machos reproductivos aparecen a finales del invierno y desaparecen de los trampeos hacia finales de la primavera (diciembre aproximadamente). Las hembras reproductivas en cambio, se las encontró hacia mediados de la primavera (noviembre aprox.). Estas presentaban signos de preñez o lactancia y desaparecieron de los trampeos hacia finales del verano (marzo). Durante la primavera sólo se encontraron individuos adultos y los juveniles aparecieron en gran abundancia en el mes de enero manteniéndose en grandes proporciones hasta final del otoño.

**Tabla 2.7-** Medidas corporales ( $\bar{x} \pm DE$ ) de los ejemplares de *T. pallidior* de colección. La categoría JOVENES se obtuvo al unir las categorías SUBADULTOS y JUVENILES. Los valores entre paréntesis indican el número de individuos analizados. Los parámetros H y T corresponden a las pruebas de Kruskal Wallis y t de student respectivamente. La prueba t se realizó entre las categorías ADULTOS y JOVENES.

Variable	ADULTOS	SUBADULTOS	JUVENILES	H	p	JÓVENES	T	gl	p
L. total (mm)	192,43 ± 11,78 (46)	181,57 ± 9,22 (7)	186 ± 4,69 (4)	5,05	0,0788	183,18 ± 7,91 (11)	2,47	55	<b>0,0168</b>
L. cola (mm)	99,77 ± 5,75 (46)	98,29 ± 4,61 (7)	94 ± 5,48 (4)	3,01	0,2179	96,73 ± 5,14 (11)	1,61	55	0,1136
L. cuerpo (mm)	92,66 ± 7,57 (46)	83,29 ± 5,41 (7) *	92 ± 5,89 (4)	8,58	<b>0,0135</b>	86,45 ± 6,88 (11)	2,48	55	<b>0,0161</b>
Peso (g)	19,88 ± 5,19 (42)	13,98 ± 2,34 (8) *	16,15 ± 0,99 (4)	12,97	<b>0,0015</b>	14,7 ± 2,21 (12)	5,06	47	<b>&lt;0,0001</b>

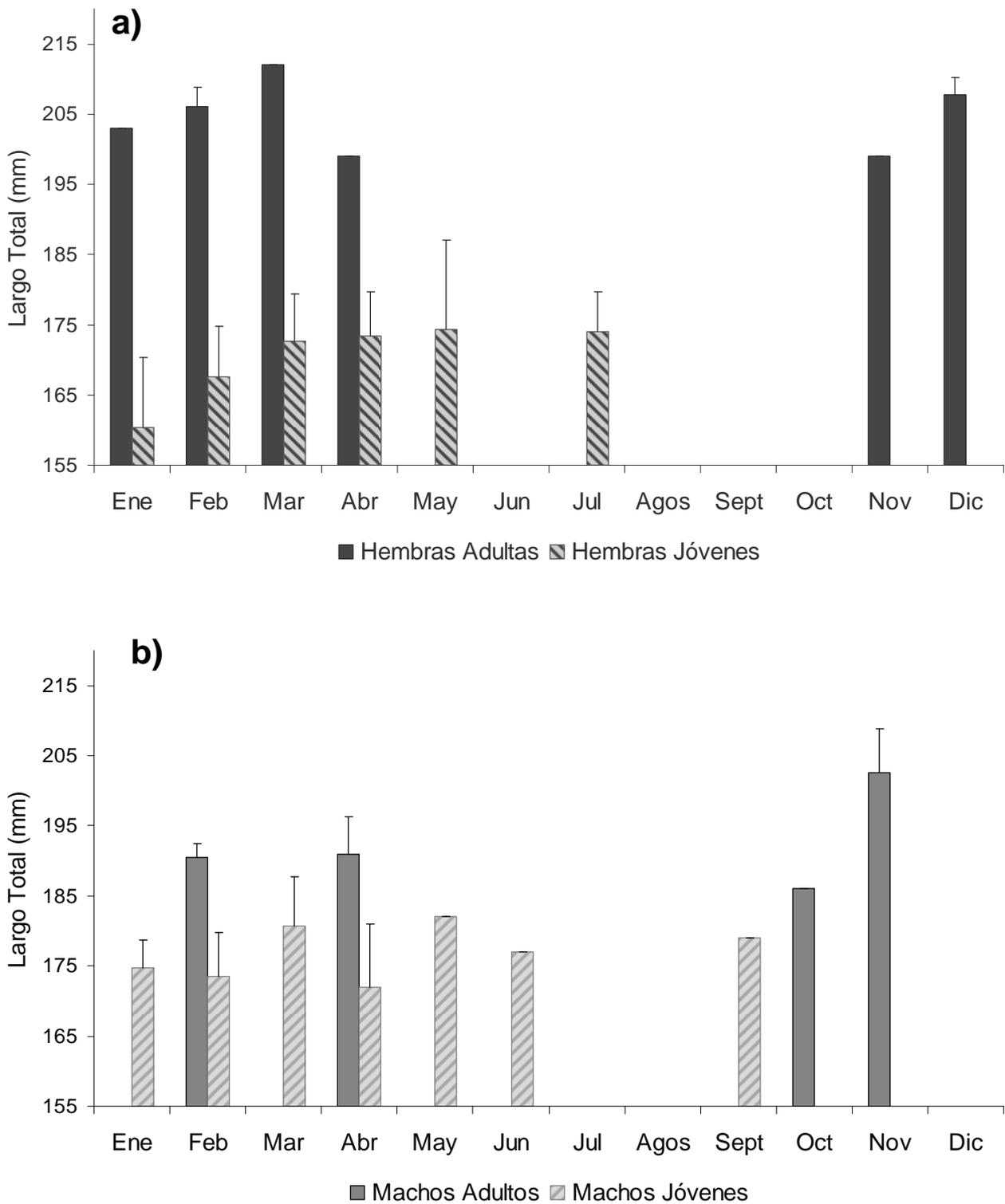
\*Muestran diferencias significativas  $p < 0,05$  en las pruebas a posteriori



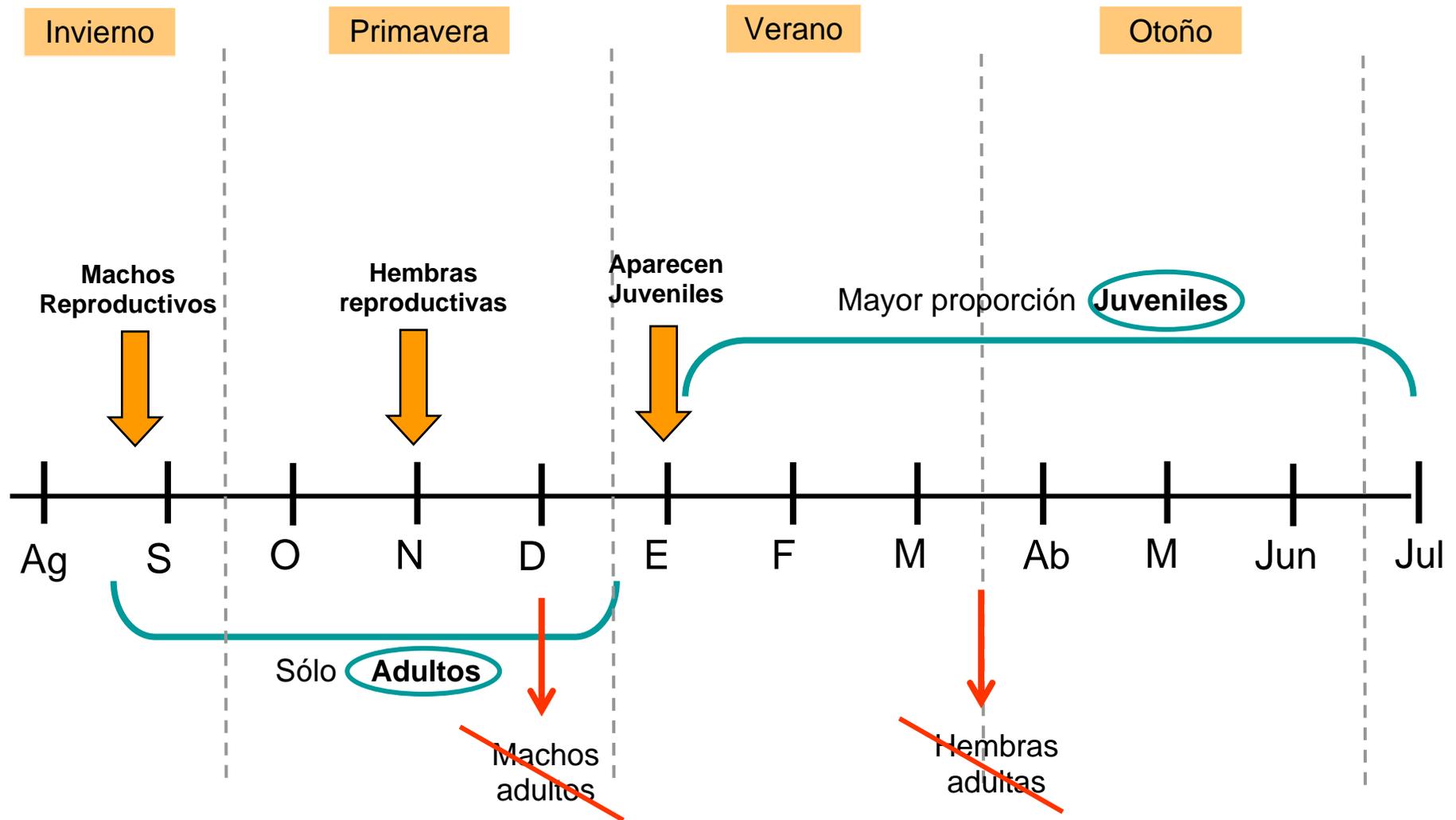
**Figura 2.14-** Variación estacional en la proporción (frecuencia relativa) y número (frecuencia absoluta) de marmosas adultas y jóvenes.

**Tabla 2.8-** Medidas corporales ( $\bar{x} \pm DE$ ) de machos y hembras de *T. pallidior* según la categoría de edad. t corresponde al estadístico de student y W al de la prueba Wilcoxon-Mann Whitney. ♣ No se realizó la prueba estadística (ver texto).

	ADULTOS			JOVENES			
	Machos	Hembras	W	Machos	Hembras	gl	t
N	9	17		30	40		
Peso (g)	26,00 ± 2,60	21,68 ± 3,45	♣	17,38 ± 3,43	15,46 ± 3,20	68	-2,42 <b>p=0,0183</b>
L. total (mm)	191,41 ± 6,54	205,33 ± 4,58	191 <b>p=0,0002</b>	174,70 ± 7,03	170,35 ± 8,40	68	-2,36 <b>p=0,0247</b>
L. cuerpo (mm)	96,24 ± 4,75	106,11 ± 2,98	188 <b>p=0,0003</b>	87,07 ± 4,21	84,43 ± 4,73	68	-2,42 <b>p=0,0181</b>
L. cola (mm)	95,18 ± 4,52	99,22 ± 3,49	160,5 <b>p=0,0335</b>	87,07 ± 4,21	85,93 ± 5,15	68	-1,45 p=0,1506



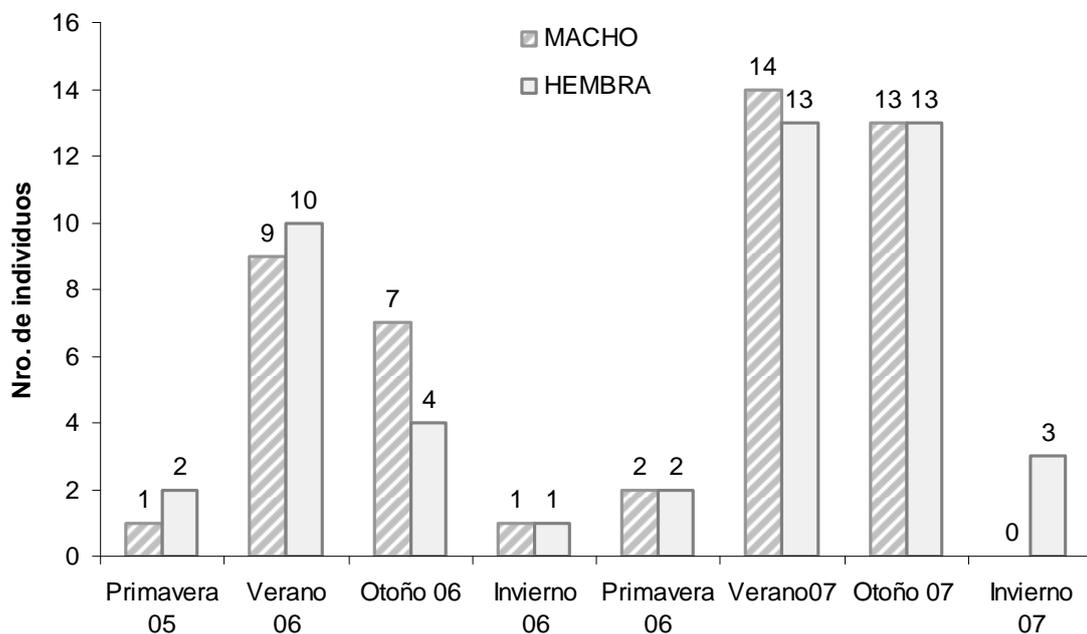
**Figura 2.15-** Longitud total (media  $\pm$  EE) de los individuos capturados mensualmente por categoría de edad. a) Hembras; b) Machos.



**Figura 2.16-** Esquema cronológico mensual de los acontecimientos observados en la población de marmosas. Comienza en el mes de agosto (Ag) y finaliza en el mes de julio (Jul).

**Proporción de sexos**

La relación machos: hembras presenta una proporción 1:1 tanto en la totalidad de individuos (46:49;  $p=0,42$ ) como para ambas categorías de edad (M: H; Adultos: = 16:9;  $p= 0,114$  y jóvenes 30:40;  $p=0,140$ ). Los individuos con signos reproductivos, como ya vimos, sólo se encontraron en la estación húmeda y también mantuvieron una proporción 1:1 (Machos: Hembras;  $p=0,27$ ). En la figura 2.17 se observa la proporción de sexos en forma estacional, la cual se mantiene estadísticamente en 1:1 para todas la estaciones ( $G= 2,14$ ;  $gl=3$  y  $p= 0,544$ ).



**Figura 2.17-** Proporción de sexos en cada una de las estaciones del año. Los números sobre las barras indican el número de individuos capturados en cada categoría.

**INFLUENCIA DE LOS FACTORES CLIMÁTICOS EN LA POBLACIÓN DE  
*Thylamys pallidior***

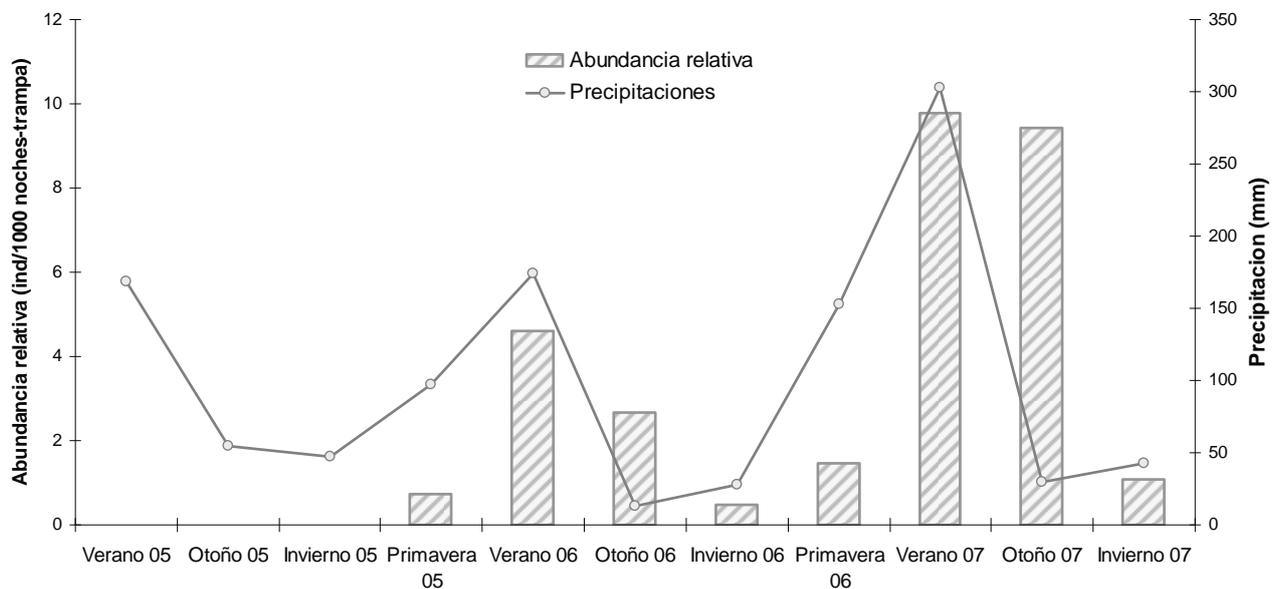
Al ingresar al modelo sólo una variable climática por vez, se observa que la única que presenta una relación significativa y positiva es la precipitación acumulada en el período anterior al muestreo (Tabla 2.9). Luego de ingresar al modelo logístico las siete variables climáticas, se encontró que sólo dos de ellas, nuevamente relacionadas con la precipitación, explican un 92 % de la variabilidad (devianza) en la abundancia de marmosas (Figura 2.18). Estas variables son: precipitación acumulada en el período anterior al muestreo y precipitación acumulada en el mismo período de muestreo. Ninguna de las variables de temperatura presentó asociación con la abundancia. Los resultados del GLM se muestran en la tabla 2.10.

**Tabla 2.9.** Modelos logísticos conformados por una única variable climática.

<b>Modelo</b>	<b>Asociación</b>	<b>GI</b>	<b>P</b>	<b>Devianza explicada</b>
<b>Precipitación anterior</b>	<b>(+)</b>	<b>2</b>	<b>0,028</b>	<b>51,26</b>
Precipitación	<b>(+)</b>	2	0,232	9,9
Nro. Días < 10°C	<b>(-)</b>	2	0,410	< 0,00
Temp. Media Mínima	<b>(+)</b>	2	0,466	< 0,00
Nro. Dias con precipitación	<b>(+)</b>	2	0,584	< 0,00
Temp. Media Máxima	<b>(+)</b>	2	0,807	< 0,00
Temp. Media	<b>(+)</b>	2	0,851	< 0,00

**Tabla 2.10-** Variables climáticas significativas para el modelo que explica variaciones en la abundancia de *T. pallidior*. El signo (+) significa que existe una relación positiva entre las variables.

Modelo logístico	Asociación	p	Devianza explicada (%)
Precipitación anterior (PpA)	(+)	< 0,001	58,22
Precipitación (Pp)	(+)	< 0,001	37,71
PpA + Pp			95,93
<b>Modelo TOTAL ajustado<sup>4</sup></b>			<b>92</b>



**Figura 2.18-** Variaciones en la precipitación y abundancia de marmosas (número de individuos cada 1000 noches-trampa) a lo largo del período de estudio.

<sup>4</sup> Total ajustado hace referencia a un parámetro que tiene en cuenta la cantidad de términos ingresados al modelo (McConway et al, 1999)

## DISCUSIÓN

### **Capturas y abundancias**

Si bien el éxito de captura de *T. pallidior* a primera vista parece ser bajo (0,43%), muchos años de estudios previos en el desierto de Monte muestran que a diferencia de otros desiertos, la capturabilidad de pequeños mamíferos es comparablemente baja en la región de estudio. Mientras en Norteamérica se observan valores que superan el 50%, en el Monte estos valores varían entre un 3 a un 20% (Ojeda, 1989; Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni y Ojeda, 2005; Ojeda, datos no publicados; Rodríguez, datos no publicados). Algo similar ocurre en los desiertos Australianos donde los éxitos de captura raramente superan el 10% (Morton, 1979; Carthew y Keynes, 2000).

Entre los micromamíferos, los pequeños marsupiales de zonas áridas (ej. Dasyuridos) han mostrado en general, tasas particularmente bajas de captura, siendo frecuentes valores cercanos al 0,5% (Morton, 1978a; Morton, 1979; Read, 1984; Dickman et al., 1993; Carthew y Keynes, 2000; Dickman et al., 2001; Bos y Carthew, 2001 y bibliografía allí citada; Haythornthwaite y Dickman, 2006).

Las bajas tasas de éxito también parecen ser habituales entre algunos marsupiales no desérticos neotropicales. Así lo muestran estudios realizados con dos especies de marmosas del género *Thylamys*: *T. macrurus* y *T. velutinus*, para las cuales se observaron valores de 1,26 % y 0,21% respectivamente (Vieira y Palma, 1996; Cáceres et al., 2007).

Para *T. pallidior*, los muestreos realizados en la provincia de Mendoza abarcando varias localidades del desierto de Monte, muestran que su éxito de

captura oscilaría entre 0 a 0,74 % (Gonnet y Ojeda, 1998; Ojeda, datos no publicados; Rodríguez, datos no publicados y Novillo, datos no publicados.). El mayor valor registrado hasta el momento para esta especie se observó en la Reserva de Ñacuñan en el año 1986, donde el éxito de captura fue cercano al 1,2 % (Ojeda, 1989). En años posteriores sin embargo, los valores en este sitio no superaron el 0,25 % (Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni, datos no publicados). Los bajos éxitos de captura estarían reflejando entonces bajas densidades poblacionales tal como se observa en diversas especies de marsupiales desérticos en Australia.

La tasa de recaptura para la marmosa pálida (27%) presentó valores intermedios, como ocurre con varios marsupiales dasyuridos tales como *Sminthopsis crassicaudata* (19%), *Planingale tenuirostris* (28%), *Ningauivyonae* (entre 13% y 33%), *S. youngsoni* (22%) entre otros (Morton, 1978a; Read, 1984; Dickman et al., 1995; Carthew y Keynes, 2000; Dickman et al., 2001; Bos y Carthew, 2001). A diferencia de las bajas abundancias típicas de los marsupiales de zonas áridas, los valores de recaptura no han mostrado ser un factor común entre estas poblaciones, encontrándose también valores elevados. Las especies como *Sminthopsis hirtipes* y *Dasyercus cristicauda* por ejemplo, han mostrado tasas de recaptura del 73% y el 42% respectivamente, en estudios realizados en los desiertos Australianos (Dickman et al., 1995; Dickman et al., 2001). Entre las posibles explicaciones para las bajas recapturas podrían encontrarse una alta tasa de mortalidad posterior a las capturas, la evitación de las trampas o bien una alta movilidad de los individuos.

En el caso de la marmosa pálida, la alta mortalidad por stress provocado por el trampeo y manipuleo de los animales no parece ser una causa probable. En numerosas oportunidades durante este estudio, los animales han sido observados en cautiverio luego de las capturas, sin presentar signos de deterioro alguno. Además han mostrado buena tolerancia al cautiverio pudiendo vivir hasta 3 años en buenas condiciones, lo cual indicaría una alta adaptabilidad a situaciones estresantes.

La evitación de las trampas tampoco parece ser la explicación más adecuada para esta especie. En este estudio pudieron registrarse durante una sesión de trampeo de 10 días 38 capturas de *T. pallidior* de las cuales 20 correspondieron a recapturas. Más aun, algunos de los individuos en esta sesión pudieron ser capturados entre 3 y 5 veces seguidas.

La gran movilidad y dispersión de ciertas especies ha sido frecuentemente registrada en pequeños mamíferos (Morton, 1978a; Read, 1984, Szacki y Liro, 1991; Dickman et al., 1995; Kozakiewicz y Szacki, 1995 y bibliografía allí citada; Friend et al., 1997; Letnic, 2002; Haythornthwaite y Dickman, 2006). Este comportamiento sería favorecido en ambientes espacial o temporalmente heterogéneos donde los recursos no se encuentran disponibles en todo momento o lugar. Los individuos, entonces, deben moverse de un parche a otro para poder cumplir con sus requerimientos, ya sean de alimento, refugio o pareja (Kozakiewicz y Szacki, 1995). Haythornthwaite y Dickman (2006b) demostraron mediante estudios de telemetría que *Sminthopsis youngsoni* puede recorrer alrededor de 2 km en una sola noche, y alcanzar una distancia de 12 km en varios días (Dickman et al., 1995). La alta movilidad de los individuos parece ser

relativamente habitual entre los pequeños mamíferos (marsupiales y roedores) de desiertos australianos (Read, 1984; Dickman et al., 1995; Friend et al., 1997; Letnic, 2002, Haythornthwaite y Dickman, 2006). Esta región presenta una marcada impredecibilidad climática donde las lluvias son moderadas y altamente variables (Stafford Smith y Morton, 1990). Se genera entonces, un escenario ambientalmente heterogéneo donde un comportamiento “nómada” (Kozakiewicz y Szacki, 1995) asegura un acceso continuo a aquellos recursos espacial o temporalmente variables.

Otra estrategia posible, es habitar grandes territorios (o “home ranges”) que pueden ser abandonados o expandidos, variando el área utilizada a lo largo del tiempo en relación a la disponibilidad y distribución de recursos (“drifting home range”). (Morton, 1978a). Esta estrategia fue observada en *Sminthopsis crassicaudata* donde los individuos se desplazaban grandes distancias (> 500 m), desaparecían del área de captura y reaparecían meses más tarde en el mismo sitio (Morton, 1978a).

En el desierto de Monte, si bien existe una época de lluvias predecible (noviembre a marzo) la impredecibilidad en este sistema esta dada por la alta variabilidad interanual de las precipitaciones (Morello, 1958; Labraga y Villalba, 2009). Hasta el momento conocemos poco acerca de la capacidad de dispersión y movimiento de los pequeños mamíferos del Monte. Sin embargo, la alta heterogeneidad espacio-temporal de este sistema podría favorecer un comportamiento similar al observado en las especies australianas.

En el caso de la marmosa pálida, se encontró que si bien las distancias recorridas entre recapturas no superaron en su mayoría los 80 m, pudo

registrarse un caso donde un ejemplar hembra recorrió una distancia de al menos 1,1Km (Ver capítulo 3 para más detalle). Este individuo se desplazó a través de parches de hábitat diferentes, partiendo desde un jarillal hasta una zona de médanos contigua. Aunque se trata de un evento aislado hasta el momento, este podría ser un indicio de que las marmosas podrían estar adoptando una estrategia “nómada” o poseer territorios cambiantes (“drifting home ranges”) en respuesta a la heterogeneidad ambiental.

***Estacionalidad: ¿Las precipitaciones como principal modulador?***

El efecto regulador de las lluvias sobre las poblaciones de pequeños mamíferos ha sido extensamente estudiado en los últimos años (Meserve et al., 1995; Dickman et al., 1999; Ernest et al., 2000; Lima et al., 2001; Brown y Ernest, 2002; Meserve et al., 2003, Letnic et al., 2005). En los desiertos norteamericanos por ejemplo, las asociaciones entre precipitación y abundancia de roedores muchas veces son complejas y dependientes de la escala temporal. (Munger y Brown, 1981; Brown y Ernest, 2002; Meserve et al., 2003 y bibliografía allí citada). En las zonas áridas de Chile por otro lado, las precipitaciones cumplen un papel importante en la dinámica de sus poblaciones, aunque la respuesta es altamente heterogénea entre las diferentes especies (Lima et al., 1999; Meserve et al., 2003; Lima et al., 2006). En los desiertos australianos, si bien los roedores parecen responder en gran medida a variaciones en la precipitación (Dickman et al., 1999; Letnic et al., 2005), para el caso de los marsupiales el escenario es más complejo. En un estudio a largo plazo (10 años) en el desierto de Simpson, Dickman y

colaboradores (2001) encontraron que las abundancias de tres especies marsupiales simpátricas respondían a tres factores diferentes: precipitación (*Dasyercus cristicauda*); cobertura vegetal (*Sminthopsis youngsoni*) y temperaturas mínimas (*Nigai ridei*). Por lo tanto, para los dasyuridos, no parece haber un factor común que influya en sus poblaciones

Sin embargo, un punto en común entre estos marsupiales es la pronunciada estacionalidad de sus poblaciones (Friend et al., 1997; Carthew y Keynes, 2000; Dickman et al., 2001; Bos y Carthew, 2001; Sale et al., 2008), estrategia compartida con algunas especies de roedores de diferentes desiertos del mundo (O'Farrell, 1974; Misonne, 1975; Prakash, 1975; Zeng y Brown, 1987; Brown y Zeng, 1989).

La población de *T. pallidior* en esta región del Monte central mostró también ser marcadamente estacional, tanto en su abundancia y estructura poblacional, como en su estrategia reproductiva. En este estudio sus capturas variaron en casi 2 órdenes de magnitud (0,07% a 1%) de una estación a la otra. Estas variaciones fueron explicadas en gran medida por fluctuaciones en las precipitaciones, observándose además un efecto de retardo en la respuesta de la población. Es decir, que las marmosas estarían respondiendo, no sólo a las lluvias acumuladas durante el momento del trampeo, sino que se verían afectadas además, por las lluvias de la temporada inmediatamente anterior (3 meses antes). Esto se vio reflejado por ejemplo, en las bajas capturas (< 0,15%) ocurridas durante la primavera, donde las precipitaciones son frecuentes y pueden alcanzar valores relativamente altos (por ej. 100 mm; Estrella et al., 2001; este estudio). Los picos de abundancia en cambio, ocurrieron durante el verano y en menor medida en el

otoño de ambos años, disminuyendo abruptamente hacia mediados de esta estación (mayo) cuando las lluvias son prácticamente nulas.

El retardo en la respuesta de la población, puede deberse a que las marmosas respondan a cambios en la abundancia de alimento, que a la vez es mediada o influida por las lluvias. *T. pallidior* se alimenta principalmente de artrópodos (Capítulo 4) cuya abundancia y diversidad en el Monte central, están influenciadas en gran medida por las precipitaciones (Lagos, 2003). Los valores más altos de abundancia y diversidad de estos invertebrados se encontraron en el verano, lo cual coincide con el pico de abundancia de las marmosas. Respuestas desfasadas entre precipitación y abundancia, han sido descritas frecuentemente en poblaciones de micromamíferos desérticos tanto en Chile como en Australia (Meserve et al., 2003, Letnic et al., 2005).

En el caso de la marmosa chilena *Thylamys elegans*, la dinámica poblacional mostró ser muy similar a los encontrado en este estudio. Al igual que *T. pallidior*, *T. elegans* es estacional con una marcada variación en sus éxitos de captura. Las precipitaciones anuales se encuentran positivamente relacionadas con la maduración, reproducción y reclutamiento de los individuos (Lima et al., 2001), mostrando también una fuerte influencia en las abundancias de insectos (Fuentes y Campusano, 1985). Este efecto positivo de las lluvias es consistente con la idea de que la dinámica poblacional de estas especies puede ser determinada por la limitación de alimento (Lima et al., 2001).

Es importante tener en cuenta que en el presente estudio la escala temporal es pequeña (2 años), por lo tanto debemos ser cautelosos a la hora de sacar conclusiones respecto a los factores que influyen en la población de *T. pallidior*.

Sin embargo, estos resultados presentan la primera aproximación donde se muestra que al menos a la escala estudiada, las precipitaciones estarían jugando un importante papel para la dinámica poblacional de esta especie.

### ***Estacionalidad: causas intrínsecas***

Las causas de la estacionalidad observada en pequeños mamíferos son numerosas y variadas. No necesariamente deben estar relacionadas con una alta mortalidad de individuos, sino que en general se deben a cambios comportamentales o en los patrones de actividad de las especies (Kenagy, 1973; French, 1975; Bos y Carthew, 2001, Kenagy et al., 2002; Körtner et al., 2008). *T. pallidior* posee dos características que le permiten afrontar épocas desfavorables disminuyendo el gasto energético: almacena grasa en su cola y es capaz de entrar en estado de torpor.

La estrategia del torpor se caracteriza por importantes reducciones en la temperatura corporal, la tasa metabólica y la pérdida de agua, reduciendo en gran medida los requerimientos hídricos y alimentarios (Geiser, 2004; Cooper et al., 2005; Bozinovic et al., 2005; Tirado et al., 2008). Se encuentra ampliamente distribuida entre los marsupiales de pequeño tamaño, en particular en aquellos que se alimentan de fuentes variables como son los insectos (Geiser, 1994; Geiser, 2004). Los factores que disparan el torpor en varias especies marsupiales, entre ellas *T. elegans*, son las bajas temperaturas ambientales y la ausencia de alimento (Opazo et al., 1999; Geiser, 2004; Bozinovic et al., 2007). Para especies como *Sminthopsis macroura*, por ejemplo, se ha mostrado que el torpor es un mecanismo esencial para afrontar los desafíos energéticos que implica pasar el

invierno, pudiendo disminuir hasta un 90% el gasto energético diario (Körtner y Geiser, 2009). Durante estas épocas la actividad de los individuos puede ser notoriamente reducida permaneciendo activo tan solo un 20% del día (Körtner et al., 2008). Esto podría explicar la abrupta caída observada en las capturas de *T. pallidior* a partir del mes de mayo que continúan bajas durante el invierno. Mayo es un mes donde las precipitaciones son escasas y comienzan las heladas que pueden extenderse hasta el mes de octubre registrándose temperaturas muy por debajo de los 0°C (Capítulo 1). Esto se ve apoyado además por la observación de individuos en estado de torpor dentro de las trampas durante los muestreos de invierno. Los animales despertaban en perfectas condiciones luego de ser mantenidos por varios minutos resguardados del frío.

Por otro lado, encontramos que a principios del otoño, las marmosas comienzan a engrosar su cola alcanzando un pico máximo en mayo y junio. Finalmente se observó una brusca caída hacia mediados del invierno donde el grosor de la cola se redujo prácticamente a la mitad. El mismo patrón fue observado en *Sminthopsis crassicaudata*. Morton (1978b) encontró que el almacenamiento de grasa en la cola funciona como una reserva energética a corto plazo, proveyendo una protección limitada en el tiempo frente a épocas de escasez.

Con lo cual, tanto el torpor como la grasa caudal funcionarían como mecanismos de “amortiguación parcial” (buffers) contra períodos impredecibles de escasez de alimento. Ambas estrategias le permitirían a las marmosas disminuir la actividad y por lo tanto la demanda energética, lo cual se vería reflejado en una menor tasa de captura en estas épocas.

Sin embargo, ¿Qué explicaría las bajas capturas durante la primavera donde las temperaturas son más elevadas y los recursos más abundantes? En este estudio los individuos reproductivos se encontraron, en el caso de los machos, desde fines del invierno hasta finales de la primavera; y las hembras desde comienzos de la primavera hasta finales del verano. Si bien uno esperaría una alta actividad de los individuos durante la época reproductiva porque deben desplazarse en búsqueda de alimento y pareja, también es una época de gran demanda energética (Farmer, 2003; Geiser et al., 2005). En algunas especies se observa un aumento en las capturas durante la estación reproductiva (Friend et al., 1997; Carthew y Keynes, 2000; Sale et al., 2008), sin embargo otras especies parecen casi desaparecer de los muestreos (Bos y Carthew, 2001, este estudio). Nuevamente el torpor puede ayudar a explicar este fenómeno observado en la marmosa pálida.

Para varios dasyuridos como mulgaras (*Dasycercus blithy*) y *dunnarts* (*S. crassicaudata* y *S. macroura*) se encontró que durante la época reproductiva tanto machos como hembras, pueden pasar gran proporción del día inactivos. Parte de esa inactividad estaría dada por permanecer en torpor (Morton, 1978c; Geiser, 1994; Geiser et al., 2005; Körtner et al., 2008). En el caso de los mulgaras, esta inactividad puede superar el 75% del día en el caso de hembras preñadas (Körtner et al., 2008). El torpor es claramente importante al minimizar los requerimientos de alimentación y forrajeo, permitiendo a algunas especies incluso no alimentarse por varios días (Körtner y Geiser, 2009). Sin embargo esta estrategia también parece ser importante en la reasignación de recursos energéticos para facilitar la reproducción en ambientes cambiantes y pobres en recursos (Körtner et al., 2008).

### ***Estructuración de la población y estrategia reproductiva***

La marmosa pálida mostró una reproducción claramente estacional que se extiende aproximadamente desde septiembre a marzo. Los signos reproductivos distinguibles en las hembras se relacionan con la preñez o lactancia, por lo tanto es altamente probable que la época de apareamiento ocurra hacia finales del invierno o principios de la primavera. Esto es comúnmente observado entre los marsupiales dasyuridos de zonas áridas, pero también en algunos didelphidos tropicales que habitan ambientes estacionales (Morton, 1978b; Friend et al., 1997; Carthew y Keynes, 2000; Bos y Carthew, 2001; Dickman et al., 2001; McAllan, 2003; Marchesan y Carthew, 2004; Martins et al., 2006 c; Leiner et al., 2008; Thielen et al., 2009).

A diferencia de los mamíferos placentarios, la época crítica para la madre no es la preñez, sino la época de lactancia donde la inversión parental es mayor. Este período es mucho más extenso y consta de dos etapas: lactancia dependiente (cría permanentemente prendida a la mama) y lactancia independiente (las crías ya se separan de la madre) (Tyndale-Biscoe, 1979). Podría esperarse que durante la primera etapa de lactancia, las hembras disminuyan su actividad permaneciendo la mayor parte del tiempo en el nido; el torpor en algunas hembras lactantes ha sido observado en ocasiones en los pequeños dunnarts (*S. crassicaudata*) (Morton, 1978 c). Por otro lado, en ciertas especies se ha observado que durante la segunda etapa, los requerimientos energéticos se duplican, con lo cual la madre debe aumentar su actividad de forrajeo dejando a sus crías solas en el nido (Tyndale-Biscoe, 2005). Ambas observaciones podrían explicar porqué no se han capturado hasta el momento

hembras de *T. pallidior* con crías, pero si con signos de lactancia. La ausencia de capturas de hembras con crías también fue reportada para *Marmosops paulensis* (Leiner et al., 2008).

Si bien no se conoce cuan extensa es la lactancia en *T. pallidior*, en marsupiales de similar tamaño esta etapa puede prolongarse entre 70 y 110 días (McAllan, 2003). Notoriamente, en este estudio las hembras desaparecieron de los muestreos alrededor de 3 meses (90 días) entre agosto y noviembre, pudiendo indicar la época de lactancia dependiente donde las hembras no abandonarían el nido. Esta etapa coincide con una época de temperaturas aun bajas, con presencia de heladas y donde los recursos aun no se encontrarían en abundancia. Para las crías la época más crítica es el destete, es decir el momento donde deben cambiar su alimentación (Tyndale-Biscoe, 1979). Por lo tanto es esperable que la época ambientalmente favorable en cuanto a disponibilidad de recursos y condiciones climáticas coincida con la independencia de los juveniles (Fleming, 1973; Tyndale-Biscoe, 1979).

En la marmosa pálida se observó que a principios del verano (enero) se produce un marcado pico en la abundancia coincidente, como ya se mencionó, con un pico en la abundancia de artrópodos (Lagos, 2003). Este crecimiento abrupto en el número de marmosas capturadas se debe a la aparición de los juveniles por primera vez en la población, representando alrededor del 80% hasta principios del otoño (abril). Observamos además que los individuos jóvenes del verano son más pequeños que los del otoño o invierno, tendencia que se observa principalmente en las hembras. Esto estaría indicando que los nacimientos se

centrarían en un único evento en el año, probablemente hacia finales del invierno principios de la primavera.

Por otro lado, algo llamativo es la abrupta desaparición de las hembras adultas luego de la época reproductiva (marzo). Hacia finales del verano pudieron observarse un par de ejemplares en lactancia o (pos lactancia) de gran tamaño con signos de importante deterioro físico como falta de pelo, ojos entrecerrados, dificultades de movimiento, cola adelgazada y presencia de parásitos en las heces. Tales condiciones han sido comúnmente asociadas a bajas probabilidades de supervivencia en varias especies marsupiales donde se produce la muerte masiva de los individuos luego de la época reproductiva (Braithwaite y Lee, 1979; Dickman y Braithwaite, 1992; Bradley, 2003; Martins et al., 2006c). Si bien estas características de deterioro no fueron observadas en los machos, estos también desaparecieron de los trampeos unos meses antes hacia finales de la primavera (diciembre). Se observa entonces, que cada año los individuos nacidos en la época reproductiva parecen reemplazar gradualmente a sus padres y hacia mediados del siguiente otoño (abril) la población estaría compuesta por individuos de una nueva generación.

Un patrón similar de reemplazo de generaciones fue descrito para los didelphidos *Marmosops paulensis* y *Gracilinanus microtarsus* (Martins et al., 2006 c; Leiner et al., 2008). Sin embargo en este último caso una proporción de las hembras y machos adultos sobrevivió hasta la siguiente temporada resultando en una estrategia parcialmente semélpara.

Por otro lado, la gran mayoría de la literatura sobre marsupiales dasyuridos reporta una estrategia “semélpara” donde únicamente los machos mueren

masivamente y las hembras sobreviven a la siguiente época reproductiva (Tyndale-Biscoe 1979; Dickman y Braithwaite, 1992; Oakwood et al., 2001; McAllan, 2003; Bradley, 2003). Este estudio en cambio, al igual que Leiner y colaboradores (2008), proporciona fuertes evidencias indicando una probable mortalidad post reproductiva en ambos sexos, tratándose por lo tanto de semelparidad completa.

La semelparidad parece haber evolucionado en especies que habitan ambientes donde existe cierta estacionalidad de los recursos, pero la época favorable es lo suficientemente corta como para que sólo pueda producirse un evento reproductivo (Boonstra, 2005; Tyndale-Biscoe, 2005). Por ello, los individuos deben realizar el mayor esfuerzo aunque esto desencadene una disminución en la supervivencia y por lo tanto, en la muerte.

Tal como se espera, en los marsupiales didélfidos que se conocen hasta la fecha con estrategia semélpara, las hembras muestran una alta inversión reproductiva reflejada en un gran tamaño de camada (> 10; Pine et al., 1985; Leiner et al., 2008). Si bien en este estudio no pudimos capturar hembras con crías, el tamaño de camada puede estimarse a través del número de mamas, ya que cada cría se prende en forma permanente a un pezón (Tyndale-Biscoe, 1979). En *T. pallidior* pudimos observar un máximo de 13 pezones; además esta especie ha sido observada en su nido con 14 crías bien desarrolladas y de considerable tamaño (Santillán com. pers.). Evidentemente, el esfuerzo que estas hembras realizan es grande, ya que en esta etapa el peso de la camada puede triplicar el peso de la madre. Además de acuerdo a Williams (1966), un fuerte dimorfismo sexual es indicativo de un alto esfuerzo reproductivo.

En esta población de *T. pallidior*, contrario a lo reportado por Martín (2008), fue observado dimorfismo sexual donde las hembras adultas son más grandes que los machos. Esta relación ha sido poco registrada entre los mamíferos y parece ser poco frecuente entre los marsupiales. Las presiones selectivas más comunes que favorecerían un gran tamaño en las hembras de mamíferos son probablemente aquellas relacionadas con que una madre más grande es usualmente una “mejor madre” (Ralls, 1976). Esto concuerda con el hecho de que las marmosas deben afrontar un gran esfuerzo reproductivo en un ambiente altamente heterogéneo como es el desierto de Monte, donde los recursos se encuentran limitados en tiempo y espacio. Por lo tanto, madres más grandes estarían mejor preparadas para afrontar estas condiciones extremas.

Por otro lado, es importante tener en cuenta que en los individuos jóvenes de *T. pallidior*, se encontró un dimorfismo sexual inverso en relación a los adultos, o sea los machos son más grandes que las hembras. Esto podría estar reflejando la mayor supervivencia en el tiempo de las hembras, que permanecen en la población unos meses más que los machos.

**En resumen,** *T. pallidior* mostró una alta sincronía con la estacionalidad ambiental, lo cual le permite subsistir en un ambiente temporal y espacialmente heterogéneo como es el desierto de Monte. Sus poblaciones parecen estar moduladas por las lluvias y por ende, por la disponibilidad de recursos tal como ocurre en diversas especies desérticas. Tanto el torpor, como el almacenamiento de grasa caudal, son dos mecanismos fisiológicos que le permitirían a la especie atravesar los períodos más extremos del año, y así sobrevivir hasta la siguiente

época favorable donde se reproducirán. Los cortos periodos favorables y el extenso tiempo necesario para completar la crianza de su descendencia, parecen favorecer una estrategia reproductiva poco común entre los mamíferos, como es la semelparidad.



## CONCLUSIONES

- ❖ La especie *T. pallidior* en la región central del desierto de Monte presenta **bajas abundancias** tal como ocurre con la mayoría de las especies marsupiales de zonas áridas.
- ❖ La población de marmosas es **fuertemente estacional** respondiendo en principio a factores climáticos como las lluvias. Existe un efecto de retardo en la respuesta de esta especie a las precipitaciones estacionales, probablemente debido a sus hábitos alimentarios (mayormente insectívora).
- ❖ Los **picos** de abundancia se producen en **verano** y otoño, lo que coincide con la época favorable en cuanto a clima y abundancia de recursos.
- ❖ La **época reproductiva** se extiende desde fines del invierno (septiembre) hasta la primavera (noviembre), prolongándose el período de lactancia hasta fines del verano (marzo).
- ❖ Los **juveniles** adquieren la independencia a principios del verano (enero) coincidiendo con la época favorable.
- ❖ Se observa un **reemplazo anual** de generaciones donde los juveniles independizados a principios de año compondrían una nueva generación que reemplaza a sus padres hacia finales del otoño.
- ❖ Existiría una **mortalidad pos reproductiva** en las hembras y probablemente también en machos adultos, con lo cual *T. pallidior* en el desierto de Monte central adoptaría una **estrategia semélpara**.
- ❖ Esta especie presenta **dimorfismo sexual** donde las hembras son más grandes que los machos, tal vez reflejando un mayor esfuerzo reproductivo de este sexo o bien una mayor permanencia en la población.

## ***CAPÍTULO 3***

### ***USO Y SELECCIÓN DE HABITAT***

*de Thylamys pallidior a diferentes escalas espaciales.*



## INTRODUCCIÓN

Factores tales como la predación, el uso de recursos y el uso del espacio pueden reflejarse en ejes o “dimensiones” en el nicho de las especies (Schoener, 1974, Jacksic, 2000). Cuando los recursos son escasos y compartidos, especies ecológicamente similares deberían diferenciarse en al menos un eje de ese nicho para favorecer la coexistencia dentro del ensamble (Schoener, 1974). Dado que son necesarias cantidades adecuadas de recursos para mantener las poblaciones, es importante determinar cuáles de ellos son seleccionados frente a otros (Manly et al., 1993).

Primero debe distinguirse entre dos términos utilizados frecuentemente en la literatura que pueden llevar a confusión: *uso* y *selección*. El *uso* se refiere a la cantidad de recurso que utiliza un individuo en un período fijo de tiempo, e indica solamente una asociación. La *selección* por otro lado, involucra un proceso en el cual el individuo elige un recurso frente a otro. Es decir, un animal es selectivo cuando utiliza un recurso en diferente proporción a su disponibilidad en el ambiente (Johnson, 1980; Manly et al., 1993).

El hábitat puede ser definido como el espacio físico que requiere un organismo para obtener los recursos esenciales para su supervivencia y reproducción (Partridge, 1978). La selección de hábitat por lo tanto, es un proceso jerárquico por el cual los individuos elijen ocupar un área de acuerdo a características que afectan su supervivencia y reproducción (Johnson, 1980; Stapp, 1997; Morris, 2003). Dentro del hábitat, el área donde el animal desarrolla sus actividades normales diarias, tales como el forrajeo, apareamiento y cuidado

de crías, se denomina área de acción (Burt, 1943). El estudio de estas áreas, puede dar idea de cómo se relacionan los individuos entre si en el ambiente, ya sean de una misma especie o de diferente. Por ejemplo, comparar el grado de solapamiento de las áreas de acción entre sexos puede ayudar a deducir el sistema de apareamiento y estrategia reproductiva de la especie (Heinemann et al., 1995). Comparar entre diferentes especies permitiría analizar las interacciones sociales, así como la existencia de partición en el uso del espacio entre los integrantes del ensamble (O'Farrel, 1980).

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). Este patrón fue encontrado para varias especies de roedores de desierto en Norteamérica (Rosenzweig y Winakur, 1969; Brown y Lieberman, 1973; Rosenzweig, 1973; McCloskey, 1976; Hoover et al., 1977; Price, 1978, Stamp y Ohmart, 1978; Kotler, 1984; Kotler y Brown, 1988). Para los ensambles de pequeños mamíferos chilenos en cambio, el solapamiento de hábitat resultó ser mayor al solapamiento de dieta (Meserve, 1981 a).

La interpretación de estos patrones ecológicos puede verse complicada por las escalas de tiempo y espacio (Wiens, 1986; Stapp, 1997 y Coppeto et al., 2006). Con lo cual estudios a múltiples escalas son fundamentales para identificar qué procesos y factores ambientales modulan las dinámica de poblaciones y comunidades (Haythornthwaite y Dickman, 2006 a). En los últimos años, múltiples estudios han sido enfocados en principalmente dos escalas espaciales: macrohábitat y microhábitat (Morris, 1987; Jorgensen y Demarais, 1999; Cox et al., 2000; Pernetta et al., 2005; Copetto et al., 2006; Pizzuto et al., 2007; Finlayson

et al., 2008; Stevens y Tello, 2009; Traba et al., 2009). Sin embargo, no existe un consenso general acerca de cómo definir esas escalas (en especial el microhábitat). Esto lleva por lo tanto, a interpretaciones confusas a la hora de generalizar acerca de los resultados obtenidos (Jorgensen, 2004).

Morris (1987) describe al macrohábitat como el área en el cual un individuo puede llevar a cabo todas sus funciones biológicas. En general, se lo asocia a distintas comunidades vegetales o tipos de hábitat en el área de estudio, como puede ser un arbustal de jarilla o un bosque de algarrobo en el desierto de Monte (Corbalán, 2004; Coppeto et al., 2006; Finlayson et al., 2008; Stevens y Tello, 2009). El microhábitat por otro lado, está representado por variables ambientales que afectan el comportamiento del individuo. Es decir que un individuo se podría encontrar con múltiples parches de microhábitat durante su ciclo de actividad diaria (Morris, 1987, Jorgensen, 2004). Si bien la respuesta a las variables microambientales ha sido mostrada en varios estudios (Price, 1978; Hallet, 1982; Simonetti, 1989; Stapp, 1997), ciertos autores han encontrado que la variación en abundancia de pequeños mamíferos se encuentra mejor explicada por características simples del macrohábitat (ej. tipo de ambiente) (Morris, 1987; Jorgensen y Demarais, 1999; Copetto et al., 2006; Corbalán, 2006).

Sin embargo, las escalas de micro- y macrohábitat en ciertas oportunidades, representan perspectivas complementarias que proporcionan elementos valiosos para el entendimiento de los patrones del uso del espacio y distribución de las especies (Stevens y Tello, 2009). Haythornthwaite y Dickman (2006 a) mostraron que la distribución y abundancia de marsupiales dasyuridos se encuentran afectadas diferencialmente a lo largo de tres escalas espaciales por

distintos factores ambientales, tales como las precipitaciones, cobertura vegetal o la complejidad ambiental. Por lo tanto, en muchas oportunidades una escala por sí sola no es apropiada para explicar estos patrones en micromamíferos (Copetto et al., 2006).

A una escala pequeña, la estructura de la vegetación, así como la composición del sustrato parecen ser factores importantes que influyen en la distribución de las especies de pequeños mamíferos de desierto, ya sean roedores, marsupiales o insectívoros (Rosenzweig y Winakur, 1969; Simonetti, 1989; Dickman, 1995; Gonnet y Ojeda, 1998, Bos et al., 2002; Taraborelli et al., 2003; Corbalán, 2006; Stokes et al., 2004; Stevens y Tello, 2009). Parches con mayor cobertura vegetal ofrecen a estos animales refugio, disminuyendo el riesgo de predación, y en muchos casos una mayor disponibilidad de alimento (en Thompson, 1982; Jaksic, 1986; Simonetti, 1989; Longland y Price, 1991). Esto fue observado por ejemplo por Simonetti (1989) para un ensamble de micromamíferos del pedemonte chileno donde todas las especies mostraron una clara preferencia por ambientes arbustivos cerrados y una fuerte respuesta ante la simulación de predación. Este patrón se observa también en muchas especies de roedores heterómidos (ej. *Perognathus*, *Chaetodipus*) de Norteamérica.

Sin embargo, hay especies que durante el forrajeo utilizan en gran medida ambientes abiertos con escasa vegetación como es el caso del género *Dipodomys* (Rosenzweig et al., 1975; Price, 1978; Thompson, 1982; Kotler, 1985). Estas especies de rata canguro poseen morfologías definidas como anti-predatorias, por ejemplo locomoción bípeda, bullas timpánicas bien desarrolladas, patas traseras elongadas, y localización dorsal de los ojos. Todas estas

características le conferirían al animal una mayor eficiencia en la detección y escape de sus predadores, permitiéndole explotar de forma diferencial los recursos en comparación con otras especies simpátricas, como por ejemplo *Perognathus* (en Thompson, 1982; Kotler y Brown, 1988).

Múltiples estudios en el desierto de Monte argentino muestran que las especies de pequeños mamíferos ocupan el ambiente de manera no aleatoria, estando asociadas a ciertos hábitats o características ambientales (Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni y Ojeda, 2005; Corbalán, 2006, Corbalán et al., 2006; Corbalán y Debandi, 2006; Tabeni et al., 2007). En el área de estudio, tanto *Calomys musculinus* como *Akodon molinae* se los encuentra en mayor abundancia en arbustales de jarrilla (*Larrea*), estando esta última especie asociada principalmente zonas de vegetación densa. *Graomys griseoflavus* por otro lado, se encuentra mayormente en los bosques de algarrobo (*Prosopis*) (Corbalán y Ojeda, 2004) pero ha sido caracterizada como una especie generalista con gran plasticidad para habitar diversos ambientes (Rosi, 1983; Redford y Eisenberg, 1992). Finalmente, *Eligmodontia typus* se encuentra asociada a ambientes de médanos y parches abiertos con escasa vegetación (Ojeda, 1989; Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni et al., 2007).

En este sistema, la selección de variables ambientales mostró ser débil sugiriendo que las especies usarían parches de hábitat de una manera oportunista (Corbalán, 2006; Tabeni et al., 2007). Por lo tanto para estas cuatro especies, no hay evidencias de segregación a nivel de microhábitat dentro de los ambientes al menos en el plano horizontal (Corbalán, 2006).

### **Uso del espacio vertical**

En la mayoría de los estudios el uso del espacio ha sido considerado únicamente en el plano horizontal. Sin embargo, para ciertas especies puede ser importante también el estrato vertical del ambiente. La segregación en este eje puede reducir la competencia y permitir un mayor solapamiento en el plano horizontal (Schoener, 1974, Harney y Dueser, 1987). La arborealidad ha sido propuesta por algunos autores como una característica que les confiere a las especies mayor flexibilidad ecológica. Es decir, aumentaría la eficiencia en la explotación de recursos permitiendo utilizar un mayor rango de ambientes (Layne, 1970), favoreciendo la coexistencia de especies ecológica o morfológicamente similares.

La arborealidad en desiertos sudamericanos ha sido poco estudiada. Sin embargo, la complejidad de estos ambientes y su estructura vertical, podrían estar influenciando el uso que los animales hacen del mismo. Estudios en el matorral chileno muestran una baja actividad arborícola para los integrantes del ensamble, tal vez debido a una escasa disponibilidad de diámetros adecuados de troncos y ramas en el ambiente (Meserve, 1981a; Gallardo-Santis et al., 2005). Las ramas de pequeño diámetro harían el trepado más dificultoso debido a que ofrecen menor superficie de tracción. De hecho, los roedores con hábitos trepadores de Norteamérica (ej. género *Peromyscus*) utilizan con mayor frecuencia superficies de grandes diámetros para desplazarse (Meserve, 1977).

En el desierto de Monte (Argentina), como se mencionó anteriormente, existiría un uso diferencial tanto de los recursos alimentarios (Campos et al., 2001, Giannoni et al., 2005), como del espacio (hábitat) por los roedores de este

ensamble (Corbalán y Ojeda, 2004 y otros). Sin embargo, aun no se conoce que papel cumplen las alturas para estas especies. En el sitio de estudio, dos de las cinco especies que conforman el ensamble presentan una morfología adecuada para el trepado: *G. griseoflavus* y *T. pallidior* (Tate, 1933; Hershkovitz, 1962). Ambas han sido ocasionalmente observadas utilizando las alturas, ya sea para desplazarse, o bien usando nidos en los árboles (Rosi, 1983; Corbalán, 2004).

Particularmente, la marmosa pálida posee un pulgar oponible y su cola es larga y prensil, por lo cual se espera que esta especie haga un gran uso del estrato arbóreo en el desierto del Monte. La capacidad de trepado podría actuar en la marmosa, como mecanismo de coexistencia (separación del eje de nicho espacial) con especies que explotan ciertos recursos (por ej. alimento) en forma similar, tal como el ratón pajizo, *Akodon molinae*. Esta especie, al igual que *T. pallidior*, posee una dieta tendiente a la insectivoría (Campos et al., 2001, Capítulo 4), pero sus hábitos de vida son exclusivamente terrestres (Albanese, en prep). A pesar de que *T. pallidior* coexiste en gran parte de su distribución con estos roedores, los pocos datos existentes sobre uso del espacio son anecdóticos o basados en sólo unos pocos individuos (Ojeda, 1989; Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán, 2004).

El objetivo principal de este capítulo es analizar el uso y selección del hábitat que realiza esta especie en la porción central del desierto de Monte (Reserva de Ñacuñan).

**Objetivos particulares**

- ❖ Cuantificar y describir las variables que caracterizan cada uno de los hábitats y como éstas varían estacionalmente.
- ❖ Determinar la existencia de selección de hábitat considerando dos niveles de hábitat y dos escalas espaciales.
- ❖ Identificar las variables de hábitat que determinan la ocurrencia de la especie.
- ❖ Cuantificar la utilización del espacio vertical y determinar que variables ambientales determinan su uso.
- ❖ Estimar el área de acción.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ***1- Caracterización de los hábitats***

Para la caracterización de los diferentes hábitats del área de estudio se utilizaron los datos tomados mediante el método de Point Quadrat en cada uno de los sitios (N= 18 para el año 1 y N=12 para el año 2) (Capítulo 1). A través de un análisis de componentes principales (PCA) se estudió la asociación de las variables de estructura vegetal a los tres hábitats presentes en la Reserva: algarrobal, jarillal y médanos. Los valores de porcentaje fueron previamente transformados (Arcoseno  $\sqrt{p}$ ; Zar, 1999). Dado que la estructura y composición vegetal puede variar estacionalmente, el análisis se hizo separadamente para ambas épocas (seca y húmeda) para ver si la asociación a las variables cambiaba. Luego se realizó una prueba de Mann-Whitney con las mismas variables para comparar cuantitativamente la composición de cada hábitat en ambas estaciones. Se incorporaron los dos años de muestreo juntos para cada época.

La complejidad y heterogeneidad de cada hábitat fueron calculadas tal como fue descrito en el capítulo 2 y comparadas mediante un análisis de la varianza de dos factores donde un factor fue el hábitat (algarrobal, jarillal y médanos) y el otro factor la estación (seca y húmeda).

## **2-Uso y selección de hábitat**

Los datos de presencia y abundancia relativa de marmosas utilizados para estos análisis fueron obtenidos por el método de captura, marcado y recaptura explicado en el capítulo 1 y ampliado en el capítulo 2. Las recapturas en las mismas estaciones de trampeo no fueron utilizadas. Dado el bajo número de individuos en algunos de los períodos de muestreo (ver capítulo 2), se decidió diferenciar temporalmente sólo dos estaciones en el año: ESTACION HUMEDA (primavera + verano) y ESTACION SECA (otoño + invierno).

El uso del espacio fue estudiado a dos niveles de paisaje y a dos escalas espaciales. Uno de los niveles fue el **hábitat** (o tipos de hábitat) que en muchos estudios se lo denomina macrohábitat (Morris, 1987; Corbalán, 2004). El otro nivel fue denominado **sitio** y se refiere a la caracterización del lugar donde fueron específicamente capturadas las marmosas. El sitio fue a la vez estudiado a dos escalas espaciales: **área o grilla** (1ha) y **parche** (4m<sup>2</sup>) (Figura 3.1).

### **Tipos de hábitats**

Para este análisis se estudió la abundancia relativa de la especie en los diferentes tipos de hábitats: algarrobales, jarillales y médanos. Para ello se contabilizó el número de individuos capturados en cada una de las grillas y mediante una prueba de Kruskal-Wallis se analizó la existencia de diferencias significativas entre hábitats para cada estación (seca y húmeda) por separado.

## **Sitios**

### **a- Escala media (grilla)**

Dentro del sitio, la escala media corresponde a una grilla de trampeo cuya superficie es de 1 ha. Si bien las grillas se encuentran distribuidas en igual número en todos los ambientes, para este análisis éstas fueron consideradas en su conjunto independientemente del hábitat donde se encuentre. Las variables de estructura vegetal se midieron a través del método Point Quadrat tal como fue explicado en el capítulo 1.

Para analizar qué variables estructurales explican a esta escala la abundancia de marmosas, se realizaron regresiones múltiples a través de modelos lineales generalizados (GLMs). La variable dependiente fue el número de marmosas capturadas en cada grilla. Como estos datos son conteos, siguen una distribución Poisson, por lo tanto se realizó una regresión lineal múltiple de tipo logarítmica con  $\chi^2$  como medida de ajuste. Las variables independientes (estructura vegetal) fueron las siguientes: porcentaje de cobertura de hierbas, gramíneas, sub-arbustos (arbustos de menos de 1 m de altura), arbustos, árboles, porcentaje de suelo desnudo, número de cuevas y presencia de árboles en el área. Por otro lado, se calculó para cada grilla la heterogeneidad y complejidad estructural del área mediante el índice de Shannon-Wiener (Magurran, 2004).

Cuando los modelos mostraron sobredispersión (devianza residual mayor a sus grados de libertad) estos fueron re-escalados para corregir las pruebas de hipótesis. En estos casos se utilizó el estadístico F en lugar de  $\chi^2$  como medida de ajuste (McConway et al., 1999; Payne, 2008). Para detectar la existencia de

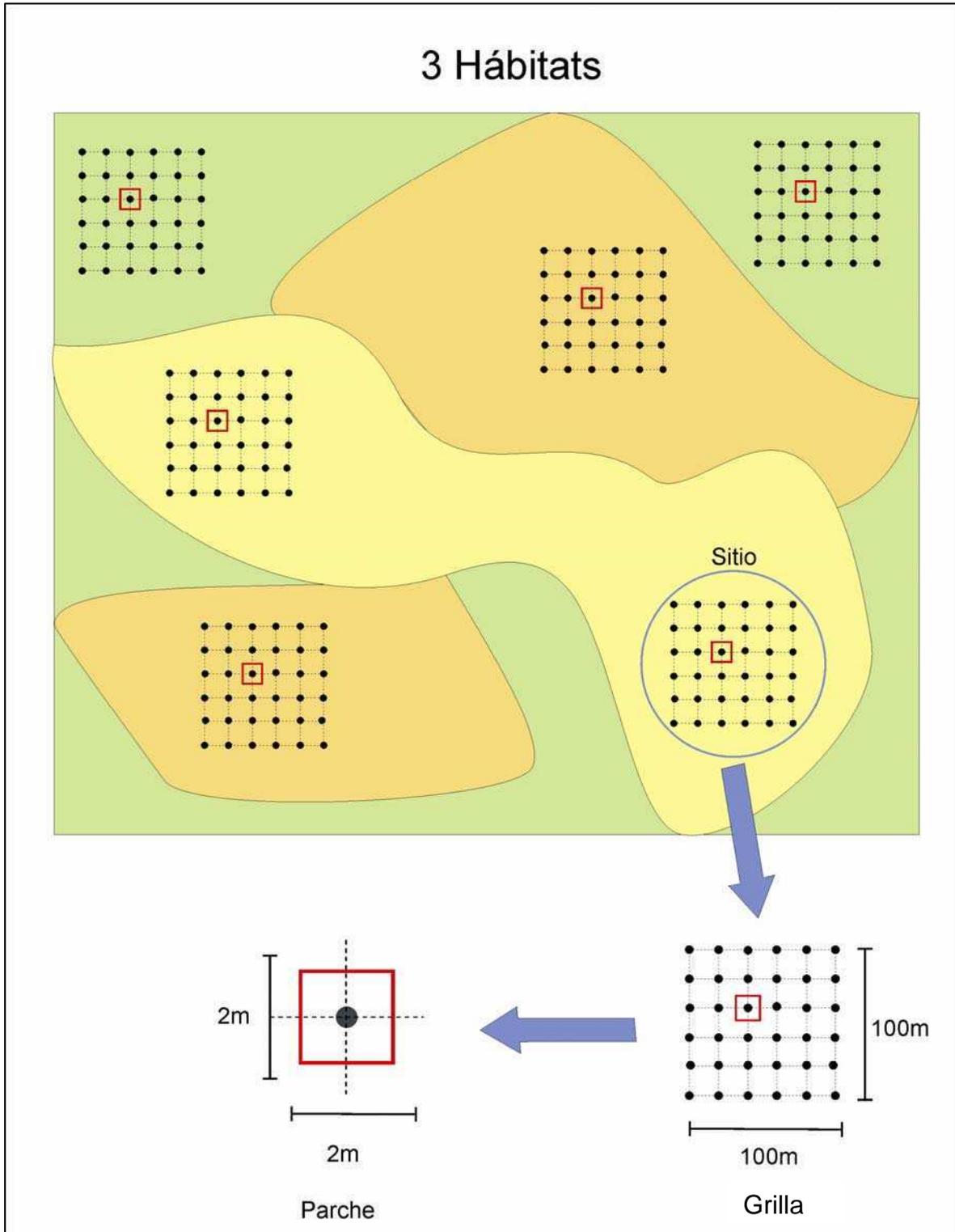
correlación entre las variables independientes se construyeron matrices de correlación de Pearson. Sólo fueron incluidas en el modelo, aquellas variables no correlacionadas entre sí con un nivel de significancia de 0,05 (Ver ANEXO capítulo 3).

Para encontrar el modelo mínimo que mejor explicase la variable dependiente se aplicó el procedimiento “stepwise” utilizando la opción de selección de pasos hacia adelante (stepforward selection) hasta que todos los predictores fueron significativos a un nivel de 0,05. Los modelos fueron analizados para las estaciones seca y húmeda por separado. Para analizar si existe efecto del “hábitat” esta variable (categórica) fue ingresada al modelo y se calculó la variabilidad explicada.

#### ***b- Escala pequeña (Parche)***

En el análisis a escala de parche se consideró como área de muestreo cuadrantes de 4 m<sup>2</sup>. Estos cuadrantes fueron centrados en las estaciones de muestreo donde fueron capturadas las marmosas, más las necesarias (sin capturas) para completar un total de 10 estaciones por grilla (año 1: n=180 y año 2: n=120). En estos cuadrantes se registraron mediante estimación visual las siguientes variables de vegetación: porcentaje de cobertura de hierbas, gramíneas, sub-arbustos, arbustos, árboles, porcentaje de suelo desnudo, mantillo, número de cuevas y presencia de árboles. Por otro lado, se incorporaron variables relacionadas a la cobertura vegetal de diferentes estratos verticales; también por estimación visual, se registró la cobertura vegetal a los 50, 100, 150 y más de 150 cm de altura.

Para analizar si las marmosas realizan una selección del ambiente de acuerdo a alguna variable de estructura vegetal a esta escala de estudio, se emplearon modelos lineales generalizados (GLMs) de forma similar al análisis a escala de área. En este caso la variable dependiente fue una variable dicotómica: presencia/ausencia de marmosas en el parche. Por lo tanto, estos datos siguen una distribución Binomial con lo cual se realizó una regresión lineal múltiple de tipo logística con  $\chi^2$  como medida de ajuste. De la misma forma que en el análisis de área, cuando los modelos mostraron sobredispersión estos fueron reescalados. Para la elección del mejor modelo mínimo se utilizó el procedimiento de “stepwise” utilizando la opción de selección de pasos hacia adelante (“forward selection”) de la misma forma que para el análisis a escala de área. Finalmente, para analizar el efecto de la estructura de la grilla, esta variable fue ingresada al modelo cuantificando la devianza explicada.



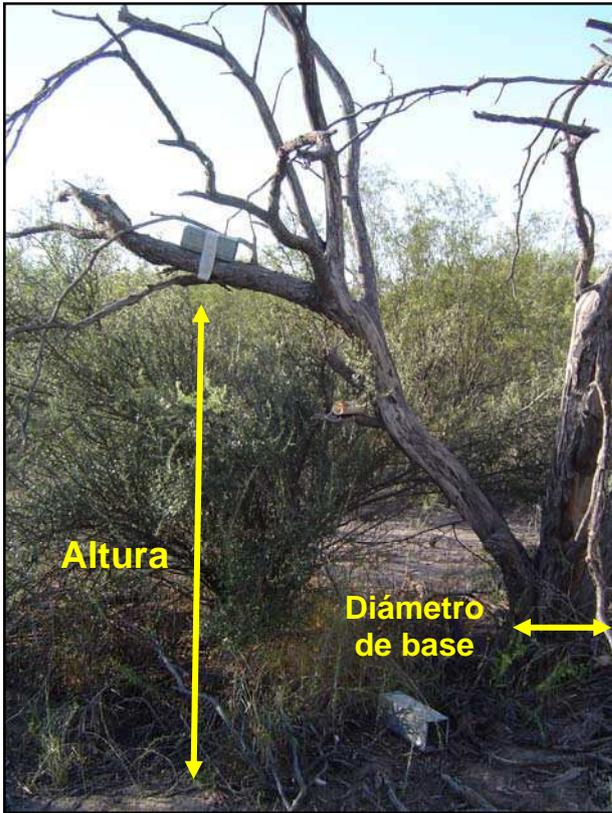
**Figura 3.1-** Esquema que muestra los dos niveles de análisis (hábitat y sitio) y las dos escalas (parche y grilla). Diferentes colores muestran diferentes tipos de hábitat. Cada punto negro representa una estación de trampeo (36 por grilla).

### **Uso del espacio vertical**

El uso del espacio vertical se analizó a través de los datos de captura de marmosas en las trampas colocadas en el suelo (36 por grilla) y en altura (10 por grilla). Para poder comparar ambos estratos, la abundancia relativa se determinó a través del método de captura por unidad de esfuerzo (Letnic et al, 2005; Bos y Carthew, 2003) pero considerando número de animales cada 1000 noches-trampa, como se describió en el capítulo 2.

Para la caracterización vertical del ambiente se consideraron las 10 “estaciones de altura” en cada una de las grillas (n=180 año 1 y n=120 año 2). Se utilizaron los datos tomados para el análisis a la escala de parche y se midió además: la altura a la cual fue colocada cada trampa en el estrato arbóreo, el diámetro de la rama de apoyo y el de la base del árbol o arbusto sobre el cual se colocó la trampa (de aquí en adelante denominadas “*diámetro apoyo*” y “*diámetro base*” respectivamente; figuras 3.2-4). Con estos datos se estimó una medida de la “disponibilidad” de los diferentes componentes de vegetación presentes en el ambiente. Esta disponibilidad se comparó con los valores observados en las “estaciones de altura” donde fueron capturadas marmosas usando una prueba t. Cuando las variables no cumplieron los supuestos de normalidad se utilizó la prueba de Mann-Whitney. Se clasificaron todas las trampas de altura en dos categorías según su altura: *estrato bajo* (menor a 90cm) y *estrato alto* (mas de 90 cm).

Se comparó el número de capturas de altura entre habitats, entre categorías de altura (*estrato alto* vs *bajo*) y entre estaciones (*seca* vs. *húmeda*) a través de una prueba de bondad de ajuste Chi cuadrado.



**Figuras 3.2-** Ejemplos de estaciones de altura mostrando la disposición de las trampas Sherman y las variables medidas.

**Figura 3.3-** Detalle de trampa colocada en altura sobre un algarrobo (*Prosopis*)



**Figura 3.4-** Trampa Sherman colocada sobre una jarilla (*Larrea*)

### **Movimiento y áreas de acción**

Para cada individuo se cuantificó el número de días transcurrido entre la primera captura y las subsiguientes recapturas, así como la distancia entre las trampas donde estos fueron capturados. Esta distancia se consideró como una estimación del desplazamiento en ese período. Para determinar si existieron diferencias significativas en los movimientos entre machos y hembras se realizaron pruebas de Mann-Whitney para el número de días transcurridos entre recapturas y los metros desplazados. Se diferenció en ambos casos si se trataba de recapturas ocurridas dentro de la misma sesión de trampeo o en sesiones diferentes.

El área de acción se calculó graficando en papel las capturas y recapturas de aquellos individuos capturados al menos tres veces (Steinman et al., 2005; Brown et al., 2009). Se utilizó el Método del Mínimo Polígono Convexo con inclusión de un borde (Hayne, 1949; Jenrich y Turner, 1969) por ser considerado más preciso y por su facilidad en el cálculo (Stickel, 1954). En este método se unen los puntos de captura más alejados entre sí, de manera de obtener un polígono convexo. Alrededor de éste área se agrega un borde igual a la distancia media entre trampas. Este método ha sido utilizado en estudios previos en el Monte (Corbalán, 2004; Corbalán y Ojeda, 2005) para los roedores pertenecientes al ensamble, lo cual permite posteriores comparaciones entre especies coexistentes.

## RESULTADOS

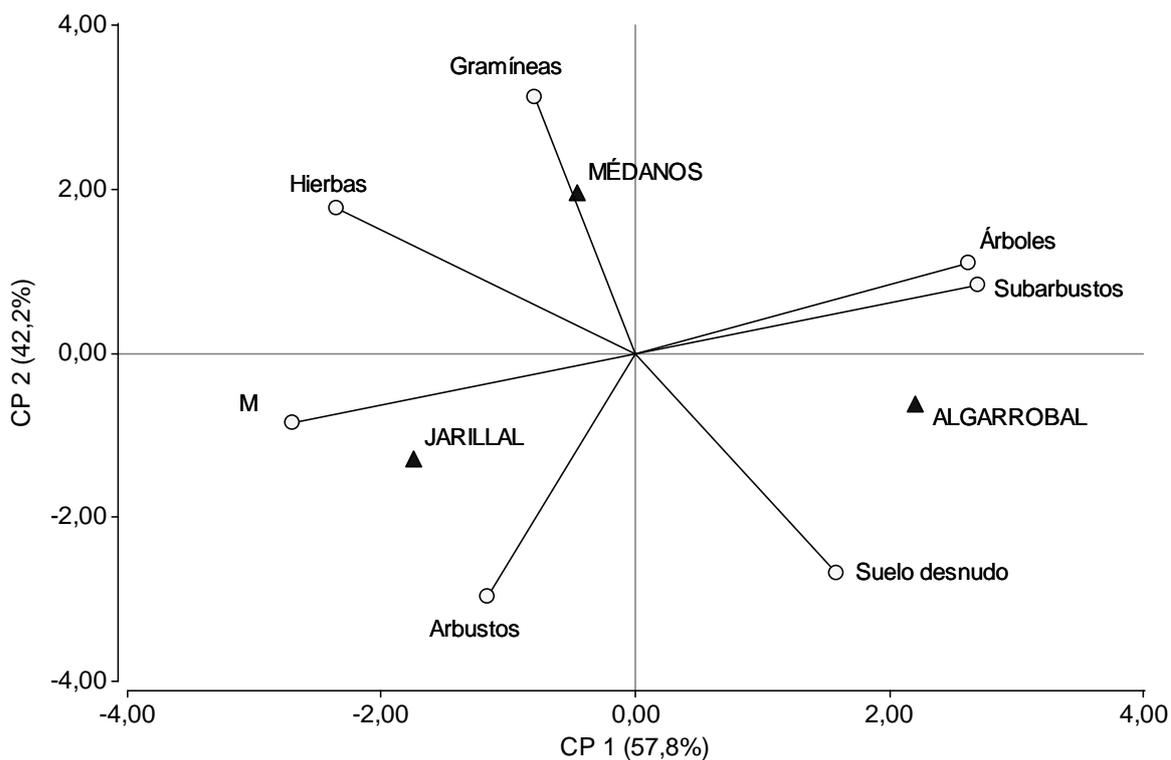
### **1- Caracterización de los hábitats**

Para la estación húmeda los resultados del PCA muestran que el PC1 explica el 58% de la variabilidad y se encuentra definido principalmente por la cobertura de árboles y subarbustos (en forma positiva) e inversamente por el mantillo y hierbas. El PC2 explica el 42% de la variabilidad y está definido por la cobertura de gramíneas y hierbas en forma positiva, e inversamente por la cobertura de arbustos y porcentaje de suelo desnudo (Tabla 3.1). Se observa que el **algarrobal** se asocia al suelo desnudo, subarbustos y árboles; el **jarillal** a los arbustos y el mantillo, mientras que los **médanos** a las hierbas y gramíneas (Figura 3.5).

En la estación seca por otro lado, cambia la asociación de algunas de las variables (Figura 3.6 y tabla 3.2) El **jarillal** en esta época se asocia además, con la cobertura de hierbas; los **médanos**, ahora se asocian con suelo desnudo en lugar de cobertura de hierbas y el **algarrobal** ya no se asocia al suelo desnudo.

El análisis de la varianza mostró que tanto para la complejidad como para la heterogeneidad el único factor significativo es el tipo de hábitat (Tabla 3.3). Con lo cual las diferencias en estas variables se observaron entre hábitats únicamente (Tabla 3.4)

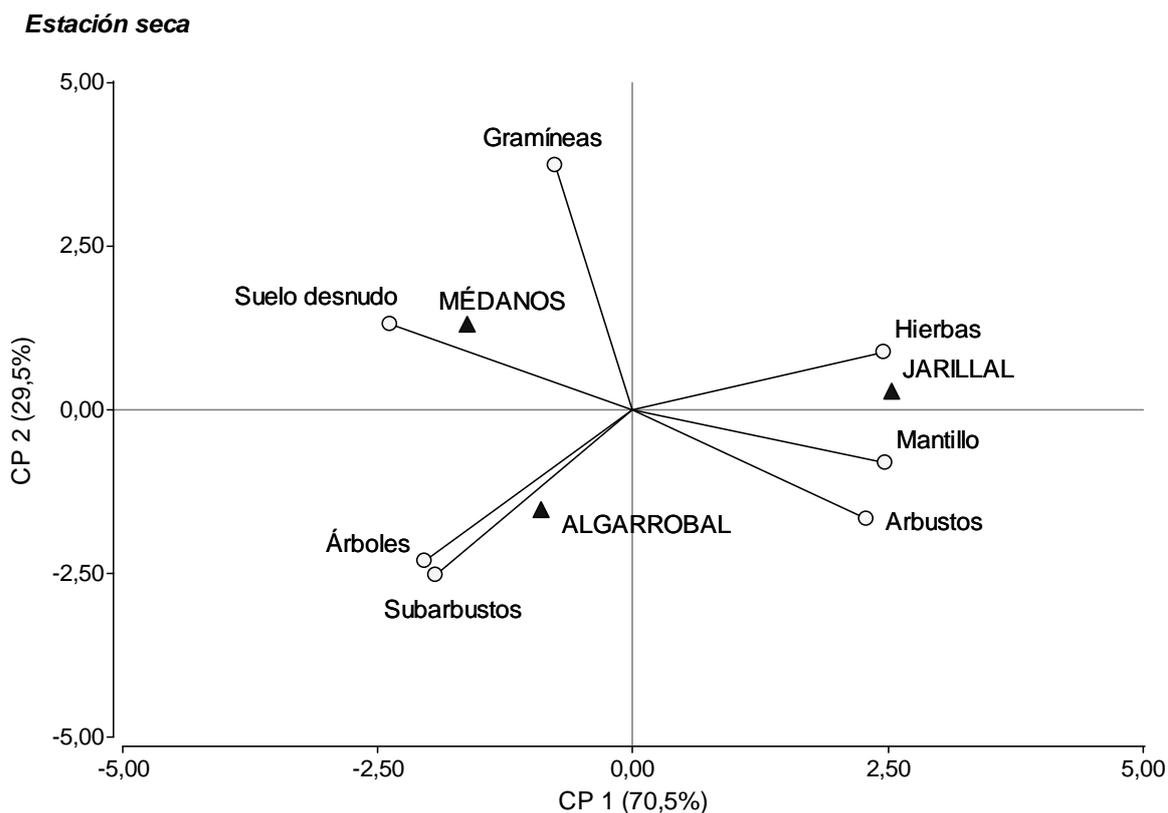
**Estación húmeda**



**Figura 3.5-** Gráfico obtenido del análisis de componentes principales donde se muestra la asociación de las variables de vegetación a cada uno de los hábitats para la *estación húmeda*.

**Tabla 3.1-** Autovectores obtenidos para el primer (CP1) y segundo (CP2) eje del análisis de componentes principales.

Variables	CP1	CP2
Suelo desnudo	0,28	-0,48
Mantillo	-0,48	-0,15
Hierbas	-0,42	0,31
Gramíneas	-0,14	0,56
Subarbustos	0,48	0,15
Arbustos	-0,21	-0,53
Árboles	0,47	0,19



**Figura 3.6-** Gráfico obtenido del análisis de componentes principales donde se muestra la asociación de las variables de vegetación a cada uno de los hábitats para la estación seca.

**Tabla 3.2-** Autovectores obtenidos para el primer (CP1) y segundo (CP2) eje del análisis de componentes principales.

Variables	CP1	CP2
Suelo desnudo	-0,42	0,23
Mantillo	0,44	-0,15
Hierbas	0,44	0,16
Gramíneas	-0,13	0,66
Subarbustos	-0,34	-0,45
Arbustos	0,41	-0,3
Árboles	-0,36	-0,41

**Tablas 3.3.-** Análisis de la varianza para la variable heterogeneidad y complejidad teniendo en cuenta los factores *Hábitat* (algarrobal, jarillal y médanos) y estación (seca y húmeda).

	Complejidad			Heterogeneidad		
	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor
Modelo	5	7,39	<0,0001	5	21,07	<0,0001
<b>Hábitat</b>	2	18	<b>&lt;0,0001</b>	2	52,05	<b>&lt;0,0001</b>
Estación	1	0,08	0,7805	1	0,1	0,7563
Hábitat * Estación	2	0,44	0,6476	2	0,58	0,565
Error	54			54		
Total	59			59		

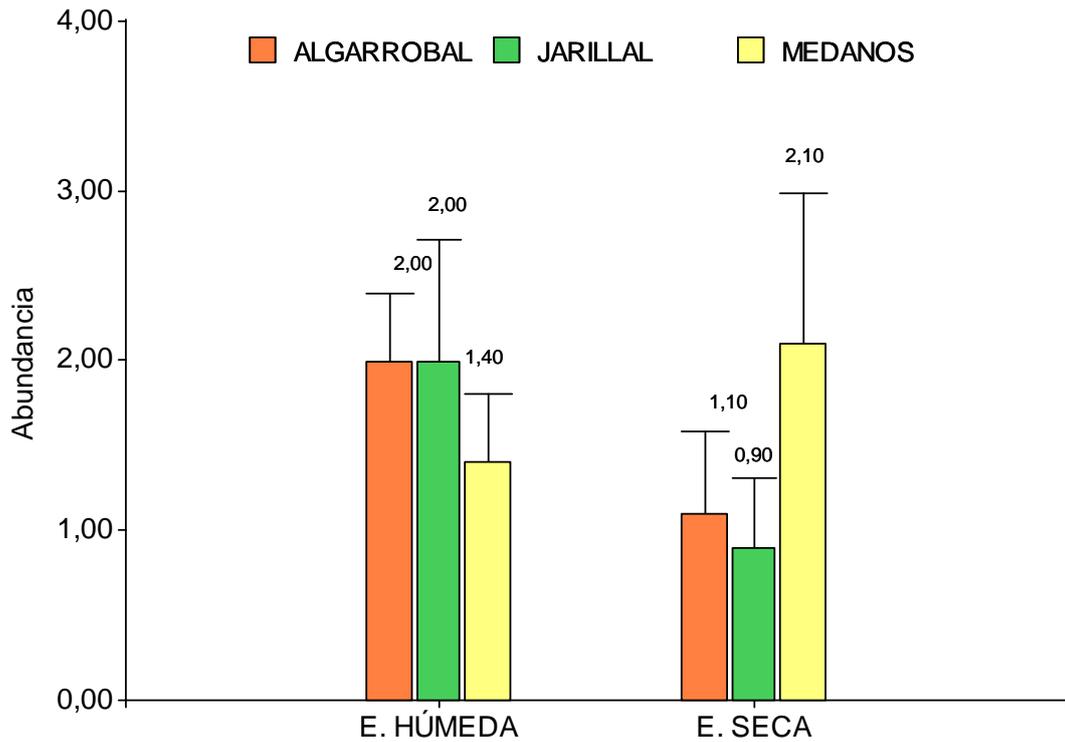
**Tabla 3.4-** Medias ( $\pm$  desvíos estándar) para los valores de heterogeneidad y complejidad. (\*) Muestran diferencias significativas con  $p < 0,0001$ .

	Algarrobal	Jarillal	Médanos
<b>HETEROGENEIDAD</b>	1,7 $\pm$ 0,06	1,47 $\pm$ 0,11(*)	1,72 $\pm$ 0,08
<b>COMPLEJIDAD</b>	2,08 $\pm$ 0,04(*)	1,99 $\pm$ 0,08(*)	1,86 $\pm$ 0,18(*)

## 2-Uso de hábitats

No se encontraron diferencias significativas en la abundancia de marmosas entre hábitats en ninguna de las dos estaciones (E. Húmeda:  $H = 1,08$ ;  $gl = 2$ ;  $p = 0,564$  y E. Seca:  $H = 0,72$ ;  $gl = 2$ ;  $p = 0,668$ , Figura 3.7). Sin embargo, en la estación seca pudo observarse una tendencia donde la mayor abundancia ocurrió en los médanos. Por otro lado, en este ambiente se registró la densidad máxima de marmosas contabilizando 8 individuos en una hectárea durante el mismo

período de trampeo (otoño 2007). Para los otros dos ambientes, la densidad máxima registrada en cada uno fue de 5 individuos (algarrobal: otoño 2006 y jarillal: verano 2007).



**Figura 3.7-** Abundancia relativa (individuos/grilla) media de marmosas en cada uno de los ambientes durante la estación seca y húmeda (período 2005-2007). Las líneas verticales indican el error estándar.

### Selección de hábitat a escala media (grilla)

Durante la *estación húmeda* a esta escala, ninguna de las variables de vegetación generan un modelo significativo que pueda explicar la abundancia de marmosas ( $p=0,237$ ). Al ingresar al modelo la variable categórica “habitat” esta explicó un porcentaje muy bajo de la variabilidad (devianza explicada = 3,14%) y

tampoco fue significativa ( $p= 0,5$ ). Durante la *estación seca* en cambio, el modelo que mejor explica la abundancia de *T. pallidior* es el compuesto por cobertura de gramíneas asociado positivamente y la complejidad del área asociado en forma negativa (Tabla 3.5). Al ingresar al modelo la variable categórica “hábitat” esta explicó un porcentaje muy bajo de la variabilidad y fue marginalmente no significativo.

**Tabla 3.5-** Resultado de los modelos lineales generalizados para una escala media durante la *estación seca*. Los signos (+) y (-) muestran si la asociación de la variable es positiva o negativa.

<b>Modelo</b>	<b>Devianza Explicada (%)</b>	<b>p</b>
Hábitat	8,07	0,057
(-) Complejidad	20,14	0,013
(+) Gramíneas	27,25	0,003
<b>Gramíneas - complejidad</b>	<b>42,86</b>	<b>&lt; 0,001</b>

### Selección de hábitat a escala pequeña (parche)

Durante la *estación húmeda* el modelo generado por las variables de formas de vida logró explicar menos del 20% de la variabilidad, al igual que el generado con las variables de cobertura por estratos. Sin embargo el mejor modelo es el que incluye las variables tipo de grilla, cobertura vegetal en el estrato de 50 cm. y riqueza de especies vegetales (Tabla 3.6). La variable grilla fue la más explicativa (13%).

**Tabla 3.6-** Resultado del modelo de selección de hábitat a una escala pequeña (parche) para la **estación húmeda** donde se incluyeron las variables de cobertura por estratos y de formas de vida. En la tabla se muestran solo las variables que fueron significativas con  $p < 0,05$

<b>Modelo</b>	<b>Devianza explicada (%)</b>	<b>p</b>
Grilla	13,52	0,003
(+) Riqueza	2,66	0,007
(+) A50	2,68	0,007
<b>Grilla+ A50+ riqueza</b>	<b>18,65</b>	<b>0,001</b>

En la estación seca el mejor modelo es el compuestos por las variables grilla, hierbas, sub-arbustos y gramíneas (devianza explicada=28%;  $p < 0,001$ , Tabla 3.7).

**Tabla 3.7-** Resultado del modelo de selección de hábitat a una escala pequeña (parche) para la **estación seca** donde se incluyeron las variables de cobertura por estratos y de formas de vida. En la tabla se muestran solo las variables que fueron significativas con  $p < 0,05$

<b>Modelo</b>	<b>Devianza explicada (%)</b>	<b>p</b>
Grilla	14,84	0,004
(+) Hierbas	5,72	< 0,001
(+) Subarbustos	6,00	< 0,001
(+) Gramíneas	1,79	0,036
<b>Grilla+ Hierbas+ Subarb + Gramíneas</b>	<b>28,35</b>	<b>&lt; 0,001</b>

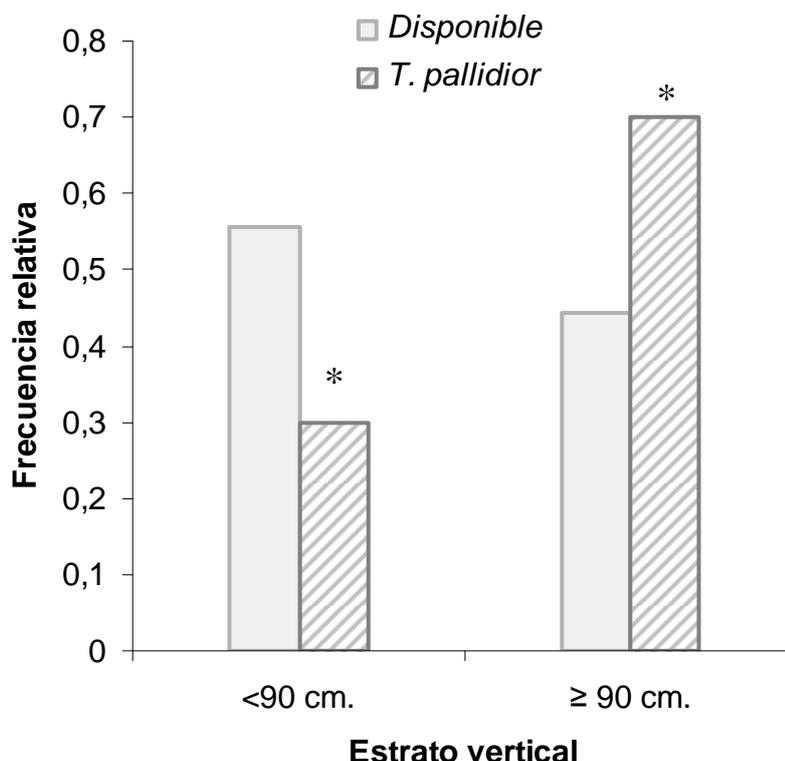
### Uso del espacio vertical

Se observó que las marmosas utilizan en igual medida tanto el estrato arbóreo como el suelo (éxito de captura 0,40% y 0,43% respectivamente). Sin embargo, al comparar los estratos se la encontró en mayor medida en el superior (mayor a 90 cm) representando un 70% de las capturas ( $\chi^2= 5,29$ ;  $p=0,021$ ; Figura 3.8). Por otro lado, al comparar el número de capturas en altura entre hábitats, se observó que los médanos resultaron significativamente menos usados que los demás ambientes ( $\chi^2: 6,17$ ;  $p<0,05$ ). En este hábitat sólo se observó el 10% de las capturas de altura mientras que en los algarrobales y jarillales se encontró el 50 % y 40 % respectivamente. El jarillal fue el hábitat con ramas de menor diámetro de apoyo y el algarrobal con mayor diámetro de base (Tabla 3.8)

Al comparar el uso que las marmosas hacen de las diferentes especies vegetales encontramos que estas son usadas en forma diferencial ( $\chi^2= 21,91$ ;  $gl=2$ ;  $p< 0,001$ ). La figura 3.9 muestra que *T. pallidior* seleccionó los algarrobos (*Prosopis flexuosa*; Figura 3.10), la jarilla (*Larrea*) fue utilizada en menor proporción a lo disponible y los chañares (*Geoffroea decorticans*) no fueron utilizados en ninguna ocasión. Otras especies utilizadas por *T. pallidior* fueron el piquillín (*Condalia microphylla*), la zampa (*Atriplex lampa*) y el atamisque (*Capparis atamisquea*), sin embargo su baja frecuencia en los muestreos no permitió incluirlos en los análisis estadísticos.

Al comparar la estructura y composición de los parches de hábitats donde las marmosas utilizan el estrato arbóreo, con otros parches disponibles en el ambiente, encontramos una mayor cobertura de árboles y menor cobertura de suelo desnudo en los parches utilizados (Tabla 3.9). Encontramos además que, tanto los diámetros basales como los de apoyo de las plantas utilizadas son

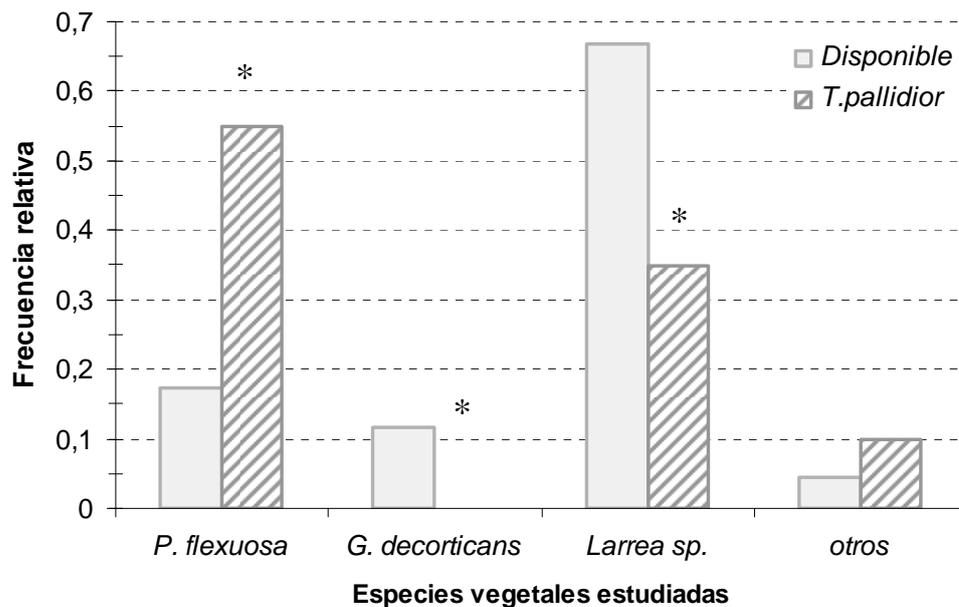
significativamente mayores a lo disponible en el ambiente (Tabla 3.9). Finalmente no se encontraron diferencias al comparar el uso del estrato vertical en las distintas estaciones seca y húmeda ( $\chi^2 = 1,411$ ;  $gl=1$ ;  $p = 0,234$ )



**Figura 3.8-** Proporción de capturas de *T. pallidior* en cada uno de los estratos verticales estudiados: mayor (N=80) y menor (N=100) a 90cm de altura. \* Muestra diferencias significativas con  $p < 0,05$ .

**Tabla 3.8-** Disponibilidad de diámetros de base y de apoyo de ramas en cada uno de los hábitats estudiados. (\*) Muestra diferencias significativas con  $p < 0,05$

	ALGARROBAL		JARILLAL		MEDANOS			
Diámetros	N	Media ± DE	N	Media ± DE	N	Media DE	H	p
BASE	175	31,57 ± 26,51 (*)	163	17,02 ± 16,14	180	21,79 ± 11,5	40,55	<0,0001
APOYO	176	7,88 ± 13,47	169	5,39 ± 2,86 (*)	180	6,3 ± 3,19	16,11	0,0003



**Figura 3.9-** Proporción de capturas de marmosas en el estrato arbóreo de diferentes especies vegetales en relación a la disponibilidad en el ambiente. La categoría *otros* incluye especies poco representadas en el muestreo como *C. microphyla*, *A. lampa* y *C. atamisquea*. \* Muestra diferencias significativas con  $p < 0,01$ .



**Figura 3.10-** Ejemplar hembra de *T. pallidior* sobre algarrobo (*P. flexuosa*) en la Reserva de Ñacuñán.

**Tabla 3.9-** Variables de estructura y composición de parches disponible en el ambiente y utilizados por *T. pallidior*. DS: desvío estándar. En negrita se muestran variables significativas con  $p < 0,05$

Variable	Disponible (n=178)		<i>T. pallidior</i> (n=20)		W	p
	Media	DS	Media	DS		
<b>SD</b>	<b>28,63</b>	<b>19,20</b>	<b>17,70</b>	<b>10,96</b>	<b>1421,50</b>	<b>0,0192</b>
Gramíneas-hierbas	22,69	12,93	25,74	14,75	2199,00	0,3896
Subarbustos	23,29	20,27	25,15	21,88	2087,50	0,6879
Arbustos	57,15	31,66	44,10	31,18	1616,50	0,1241
<b>Árboles</b>	<b>26,18</b>	<b>40,16</b>	<b>44,88</b>	<b>43,38</b>	<b>2599,00</b>	<b>0,0061</b>
A50	44,48	17,76	48,69	12,94	2262,00	0,2628
A100	39,33	18,51	35,40	17,69	1751,50	0,3261
A150	43,69	18,00	37,25	19,56	1698,00	0,2293
A+150	58,54	27,42	62,13	33,38	2070,00	0,7415
CUEVAS	1,51	1,82	1,55	1,32	2182,00	0,4132
RIQUEZA	6,20	2,05	6,30	1,66	2062,50	0,7630
<b>D. APOYO</b>	<b>6,98</b>	<b>4,63</b>	<b>11,42</b>	<b>8,52</b>	<b>2446,00</b>	<b>0,0167</b>
<b>D. BASE</b>	<b>25,62</b>	<b>24,49</b>	<b>42,11</b>	<b>33,13</b>	<b>2429,50</b>	<b>0,0190</b>

### Movimiento y áreas de acción

Veintidós individuos fueron recapturados al menos una vez y siete marmosas fueron recapturadas más de dos veces. Trece recapturas correspondieron a machos y 9 a hembras. No se encontraron diferencias significativas entre los días transcurridos ni en las distancias recorridas entre recapturas entre sexos (Tabla 3.10). Sin embargo, se observó un único caso donde una hembra se desplazó al menos 1100 m en 3 meses aproximadamente (84 días). Este individuo fue capturado por primera vez en el verano en una grilla ubicada en un jarillal y por segunda vez, en una grilla de los médanos durante el siguiente otoño.

**Tabla 3.10-** Prueba de Mann-Whitney que compara los desplazamientos de machos y hembras.

	Variable	HEMBRAS			MACHOS			W	p
		N	Media	DS	N	Media	DS		
Misma sesión	Nro. de días	4	2	0,82	9	1,56	0,88	34	0,414
	Metros	4	35	19,15	9	28,89	24,72	31,5	0,6909
Entre sesiones	Nro. de días	4	172,8	108,2	4	110,5	53,8	22	0,2857
	Metros	4	42,5	17,08	4	30	11,55	22	0,4

En cuanto al área de acción, las bajas recapturas en este estudio sólo permitieron analizar 7 individuos (5 machos y 2 hembras), imposibilitando realizar comparaciones entre sexos, tipos de hábitat o calcular posibles solapamientos. Con lo cual los valores obtenidos sólo dan una idea del área usada por los individuos en el lapso de tiempo analizado. El área media utilizada por los machos, registrada en una única sesión de trampeo fue de 1650 m<sup>2</sup> (error estándar =221,74) con un valor máximo de 2200 m<sup>2</sup> y un mínimo de 1200 m<sup>2</sup>. Tanto las hembras como uno de los machos fueron recapturados en sesiones diferentes (7 meses de diferencia entre capturas para una hembras y 3 meses en los demás individuos). En este caso, el macho utilizó un área de 2400 m<sup>2</sup> mientras que las hembras 1800 m<sup>2</sup> y 2600 m<sup>2</sup>.

## DISCUSIÓN

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 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). Si bien múltiples estudios han analizado el uso del espacio por los roedores múridos del Monte, hasta el momento solo se conocía en forma anecdótica y fragmentada cuál es el patrón de uso del hábitat por la marmosa pálida, el único marsupial pequeño que coexiste con roedores en el Monte central. Este estudio muestra que *T. pallidior* no usa el ambiente en forma indistinta sino que en ciertas épocas selecciona áreas determinadas de acuerdo a sus características ambientales.

Los resultados de este estudio muestran que para *T. pallidior* no sería importante el tipo de hábitat (macrohábitat) como factor para la selección del ambiente que utiliza; sino que la selección se produce a nivel de la estructura de determinadas áreas dentro de esos hábitats. Esto se vio reflejado no sólo en el mayor poder explicativo del modelo (43% de la devianza total) a escala media (grilla), sino también en que la variable “grilla” por si misma fue la que más explicó la presencia de *T. pallidior* en los modelos a escala pequeña (parche). Es decir que lo que importaría es en qué fragmento de hábitat (grilla) se encuentran esos parches más pequeños. Algo similar fue encontrado para el pequeño marsupial dasyurido *Ningui yvonneae* para el cual el factor grilla resultó altamente

significativo. Aquellas grillas con mayor abundancia de *Triodia* (especie de pasto) eran seleccionadas frente a otras (Bos et al., 2002).

Por otro lado, múltiples trabajos realizados en el mismo sitio de estudio (Ñacuñán) mostraron que para los roedores múridos el tipo de hábitat (macrohábitat) es el factor más importante que determina la selección de los sitios utilizados (Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni, 2006; Tabeni et al., 2007; Corbalán, 2006). Sin embargo, el grado de selectividad es bajo y varía entre especies, siendo *G. griseoflavus* y *A. molinae* más selectivas respecto a *C. musculinus* y *E. typus*, esta última además, presenta la mayor amplitud de nicho (Corbalán, 2004).

La selección de hábitat por *T. pallidior* ocurrió principalmente durante la estación seca. Durante la estación húmeda en cambio, esta especie usa el ambiente en forma indistinta encontrándose en igual medida en los tres hábitats y fragmentos de hábitat. Sin embargo, existe una débil asociación con aquellos parches de mayor riqueza y cobertura vegetal en el estrato inferior (50cm).

En la estación seca, las marmosas seleccionan áreas de baja complejidad y mayor cobertura de pastos (gramíneas). Estas características son observadas en los médanos y tal vez por este motivo se encontró una tendencia (aunque no estadísticamente significativa) a un mayor uso de este ambiente. Esto es contrario a lo que se creía hasta el momento, ya que *T. pallidior* fue frecuentemente asociada con ambientes complejos y de gran cobertura vegetal (Tabeni y Ojeda, 2003; Ojeda y Tabeni, 2009). Sin embargo, algunos autores ya habían observado tendencias similares (aunque con unos pocos individuos) a lo encontrado en este estudio, donde las marmosas evitaron las coberturas complejas y arbustivas, o bien seleccionaron sitios con abundante cobertura vegetal del estrato herbáceo-

graminoso (Corbalán, 2004). Por otro lado, Ojeda (1989) encontró que las abundancias de *T. pallidior* durante la estación seca eran relativamente más altas (pero no estadísticamente significativas) en sitios recientemente quemados, es decir con menor complejidad vegetal.

En la época seca, donde los recursos escasean en el Monte, probablemente las marmosas deban explotar determinados ambientes que no sean utilizados por las demás especies del ensamble para evitar la competencia. Tanto *A. molinae* como *G. griseoflavus* y *C. musculus* evitan espacios abiertos encontrándose principalmente asociados a ambientes complejos con cobertura vegetal densa. *E. typus* por otro lado, sería la única especie asociada a ambientes abiertos y de baja complejidad, similar a lo observado para *T. pallidior*. Ambas especies, sin embargo, presentan una dieta bien diferenciada como se verá en el capítulo 4. (Campos et al., 2001; Corbalán y Ojeda, 2004; Corbalán, 2006; Tabeni, 2006; Tabeni et al., 2007).

La cobertura de pastos a la que se asocia *T. pallidior* le proveería protección contra posibles predadores, aunque no muy eficiente contra predadores aéreos como las aves rapaces (Ojeda et al., 1986). Es probable entonces que estos sitios algo riesgosos le provean a las marmosas alguna fuente de alimento no presente en otros parches o bien que ellas sean más eficientes que otras especies al explotarlos.

Los cambios temporales en la utilización del ambiente pueden generarse como mecanismos de coexistencia entre especies (Brown, 1989). Esta segregación temporal ha sido documentada por ejemplo, para una comunidad de roedores en el desierto de Sonora. Las especies mostraban diferentes eficiencias

de forrajeo según la época del año y esto se relacionaba con un riesgo de predación diferencial y con variaciones en las condiciones climáticas (temperatura) que cada especie toleraba (Kotler y Brown, 1988; Brown, 1989). Simonetti (1989) por otro lado, encontró que la utilización de microhábitats abiertos o cerrados por micromamíferos también variaba con la estación del año. Los hábitats cerrados siempre eran más utilizados, pero durante el invierno, cuando los recursos son más escasos, los pequeños mamíferos utilizaban también los microhábitats abiertos. Ciertos individuos pueden ser “propensos al riesgo” cuando se enfrentan a situaciones de escasez de alimento, es decir toleran un mayor riesgo de predación mientras forrajean en sitios menos favorables (Krebs, 1980 en Simonetti, 1989).

Además, el estudio de la variación estacional en la selección de hábitat ha demostrado ser importante porque los patrones de uso del ambiente pueden variar de una estación a otra, de acuerdo a cambios en los requerimientos de los individuos. Para *N. yvonneae*, en el desierto de Australia por ejemplo, se observó que durante la época de crecimiento (verano) y maduración (otoño), los individuos se volvían más selectivos, variando la importancia relativa en la asociación a determinadas especies vegetales o bien al uso de cuevas (Bos y Carthew, 2003).

El uso y selección de hábitat en pequeños mamíferos es frecuentemente abordado desde una perspectiva bidimensional (Meserve, 1977). Sin embargo ha sido demostrado que el espacio vertical puede jugar un rol importante en la estructuración de las comunidades (Meserve, 1977; Harney and Dueser, 1987; Wells et al, 2004). Puede ser visto como otro mecanismo que favorece la coexistencia de las especies ecológica o morfológicamente similares. La

arborealidad permite la explotación de una mayor variedad de recursos permitiendo un mayor solapamiento en el plano horizontal y dándole a los individuos una mayor flexibilidad ecológica (Layne, 1970; Harney and Dueser, 1987).

Dadas sus características morfológicas (cola prensil, patas con dedos largos y pulgar oponible) y sumado a algunas observaciones aisladas, *T. pallidior* ha sido descrita como una especie escansorial con gran habilidad para trepar. (Corbalán, 2004; Ojeda y Tabeni, 2009). Sin embargo, hasta el momento no había sido cuantificado el real uso que ésta especie hace del espacio vertical y cómo éste puede influir en la coexistencia con el resto de las especies del ensamble. En este estudio se demuestra que la marmosa pálida utiliza en igual medida tanto el suelo como el estrato arbóreo del Monte. Por lo tanto puede ser definida efectivamente como una especie escansorial.

Este hábito de vida no es compartido con todas las especies del género *Thylamys*; tanto *T. karimii* como *T. velutinus* han sido descritas como exclusivamente terrestres ya que sus morfologías (patas y cola) así lo sugieren. (Carmignotto y Monfort, 2006). Estas especies que habitan los biomas del Cerrado y Caatinga en Brasil, comparten con *T. pallidior* la preferencia por hábitats abiertos con cobertura de pastos, encontrándose en ambientes de sabanas y pastizales. Por otro lado, *T. elegans* y *T. macrurus* también han sido descritas como especies escansoriales, pero esta última habita principalmente sabanas boscosas verticalmente complejas y más densamente vegetadas del Cerrado brasileiro (Vieira y Palma, 1996; Carmignotto y Monfort, 2006; Cáceres et al., 2007). *T. elegans* también prefiere ambientes densamente vegetados y habita

en el matorral chileno (Jaksic et al., 1981; Simonetti, 1989). Por lo tanto, los hábitos de vida o preferencia de hábitat no pueden ser generalizados para este género de pequeños didélfidos. Tampoco puede asociarse el hábito cursorial o terrestre al tipo de ambiente que la especie selecciona (ver tabla 1.1 capítulo 1).

Dentro del espacio vertical, *T. pallidor* hace un uso diferencial de los sitios o especies vegetales que utiliza para sus desplazamientos. Este estudio muestra que las marmosas presentan un grado de selección por los estratos más altos (> a 90 cm.) y las ramas de mayor diámetro. Entre las especies vegetales, mostró selección por los Algarrobos y evitó los Chañares. En estos árboles no se obtuvo ninguna captura durante todo el estudio, a pesar de que se encontraron en similar abundancia respecto a los Algarrobos. Esta observación concuerda con los hábitos alimentarios de las marmosas ya que como se verá en el capítulo 4, las hojas de Algarrobo forman parte importante de la dieta y no así las hojas de Chañar. Bajo las copas de los Algarrobos además, se forman parches que difieren de otros en su cobertura y composición vegetal. Estos parches difieren también en la comunidad de artrópodos que los compone (Flores et al, 2004; Lagos, 2003; Debandi y Blendinger, datos no publicados), lo cual podría generar una disponibilidad diferencial de recursos alimentarios para la especie.

La selección por ramas de mayor diámetro de especies arborícolas o trepadoras ha sido documentada también para roedores de Norteamérica (Meserve, 1977, McClosky, 1975). Las ramas de mayor diámetro generan una mayor superficie de tracción que facilitaría el trepado. La falta de estos diámetros adecuados ha sido planteada como una posible causa para la baja actividad arborícola de los micromamíferos chilenos (Gallardo-Santis et al., 2006). Sin

embargo, el mayor uso de diámetros grandes por *T. pallidior* no parece ser causada por la imposibilidad de utilizar otros tamaños. Esta especie ha mostrado ser una hábil trepadora siendo capaz de desplazarse por diámetros tan pequeños como sogas de 2 mm (Obs. pers.). Esta selección entonces, parece estar influenciada por la elección de árboles (en especial algarrobos) frente a otros tipos vegetales (arbustos o subarbustos) al utilizar el espacio vertical.

Resultó llamativo el menor uso de las alturas que realizó *T. pallidior* en los médanos. Si bien este hábitat es el menos complejo de los tres, no presentó diferencias en cuanto a la abundancia relativa de algarrobos disponibles. La vegetación tampoco presentó diferencias en los diámetros de sus ramas respecto a los otros hábitats. La causa de este uso diferencial puede deberse en cambio, a una composición diferente del ensamble de pequeños mamíferos en este hábitat.

Entre las especies que coexisten con *T. pallidior*, *A. molinae* es la especie que presenta mayor similitud en la dieta (tendencia insectívora), con lo cual pueden plantearse como potenciales competidoras. Sin embargo *A. molinae* presenta hábitos fuertemente cursoriales. Como ya se mencionó anteriormente esta especie se la encuentra asociada principalmente a ambientes cerrados con gran cobertura vegetal y su abundancia relativa es menor en los médanos (Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni y Ojeda, 2005; Corbalán, 2006; Tabeni et al., 2007, Albanese, datos no publicados). Podría esperarse que en sitios donde la abundancia relativa de *A. molinae* sea mayor, *T. pallidior* se desplace más por las alturas como mecanismo de segregación del espacio. Aunque este sería solo un indicio, nuevos estudios son necesarios para establecer la existencia de

competencia y esclarecer los mecanismos que llevan a la coexistencia de estas especies.

El bajo número de individuos capturados más de dos veces impidió realizar un análisis que permita sacar conclusiones fuertes acerca de las áreas de acción de *T. pallidior*. Sin embargo, estos son los primeros datos sobre el movimiento y uso del espacio por esta especie. Como se discutió en el capítulo 2, estas bajas recapturas pueden ser debidas a una alta movilidad de los individuos con un comportamiento nómada, o bien a áreas de acción cambiantes tal como ocurre con diversas especies de marsupiales dasyuridos de Australia (Morton, 1978a; Read, 1984, Szacki y Liro, 1991; Dickman et al, 1995; Kozakiewicz y Szacki, 1995 y bibliografía allí citada; Friend et al, 1997; Letnic, 2002; Haythorwaite y Dickman, 2006 b). Esto se ve apoyado por el registro durante este estudio de una hembra de *T. pallidior* que se desplazó al menos 1,1 km atravesando diferentes parches de hábitat.

Las áreas de acción registradas para las marmosas son mayores a las reportadas por Corbalán (2004) para el resto de los micromamíferos del área de estudio. Aunque debe tenerse en cuenta que la metodología empleada (tamaño de grilla y distancia entre trampas) fue diferente; por lo tanto, la comparación de ambos resultados debe hacerse con cautela. Algunos autores plantean que los cálculos del área de acción pueden verse influidos por cuestiones metodológicas, como por ejemplo el espacio entre trampas (Hayne, 1949; Stickel, 1954). Sin embargo, Muñoz-Pedrerros y colaboradores (1990) encontraron un patrón similar en un ensamble de micromamíferos en el centro de Chile, donde *T. elegans*

resultó la especie con un mayor área de acción en comparación con la especies de roedores simpátricas.

El tamaño de las áreas de acción se encuentra determinado mayormente por la cantidad de energía requerida por las distintas especies. Con lo cual, el tipo de alimentación influye en el tamaño de estas áreas. Aquellos especies que deban “cazar su alimento” (carnívoras/insectívoras) necesitan mayores superficies que las herbívoras, para las cuales su alimento se encuentra más concentrado dentro de un área (Mc Nab, 1963). Tal vez por este motivo, *T. pallidior* requiera mayores áreas de acción que los roedores múridos quienes se alimentan mayormente de materia vegetal.

Entre los pequeños marsupiales didélfidos (< 50 g) son pocos los estudios que calculan las áreas de acción. Entre ellos un estudio realizado con *T. velutinus* registró áreas de 2,2 ha para un macho y 1,7 ha para una hembra; ambos individuos capturados más de 4 veces (Vieira y Palma, 1996). Estos valores son notoriamente mayores a los encontrados para *T. pallidior*. En este estudio el valor máximo para los machos fue de 0,22 ha (en 5 días). Para las hembras por otro lado, no se obtuvieron recapturas dentro de una misma sesión. Valores más similares, aunque muy variables, fueron encontrados para *T. elegans* (invierno 0,14 ha y verano: 0,07 ha) en un agroecosistema forestal y matorral chileno (Muñoz-Pedreros et al., 1990).

**En resumen**, la marmosa pálida es una especie con hábitos de vida escansorial que utiliza gran diversidad de hábitats durante la época favorable (húmeda), pero en la época de escasez de recursos elige sitios de baja complejidad vegetal y abundante cobertura de pastos. Dentro del espacio vertical

usan mayormente estratos altos principalmente de algarrobos, desplazándose sobre ramas de gran diámetro. Si bien en los algarrobales y jarillales se desplazan en igual medida sobre el suelo y el estrato vertical, en los médanos parecen desplazarse mayormente por el suelo. Sus áreas de acción resultaron mayores a las de los otros micromamíferos de la zona, pudiendo realizar grandes desplazamientos a través de diversos parches de hábitat. Finalmente el patrón de uso y selección del hábitat por la marmosa pálida mostró ser dependiente de la escala de análisis. Por todo esto, el presente estudio resalta la importancia de los análisis incluyendo múltiples escalas temporales y espaciales, así como tener en cuenta la percepción del ambiente como un espacio en tres dimensiones. Sólo así se podrá tener una idea más realista de los sistemas y especies bajo estudio.



## CONCLUSIONES

- ❖ Las marmosas usan los 3 hábitats (médanos, jarillales, algarrobales) en igual medida.
- ❖ La **selección de hábitat** se produce a una escala media (1ha), es decir son seleccionadas áreas dentro de los diferentes ambientes (sin importar cuál sea éste) con características estructurales particulares.
- ❖ La selección se da mayormente en la **estación seca**.
- ❖ *T. pallidior* selecciona áreas con baja complejidad vegetal y mayor cobertura de pastos (gramíneas)
- ❖ La marmosa pálida es una especie escansorial que utiliza el espacio vertical en forma selectiva. Selecciona los estratos altos de algarrobos y las ramas de mayor diámetro para desplazarse.
- ❖ El espacio vertical de los médanos es menos usado que el de algarrobales y jarillales.
- ❖ Las marmosas pálidas son capaces de realizar grandes desplazamientos que superan el kilómetro de distancia en unos pocos meses.

## ANEXO

**TABLA A.-** Matriz de correlación entre las variables ambientales para la escala de grilla (1ha) en la estación húmeda. En negrita se resaltan los valores  $r > 0,5$

VARIABLES	0-25	25-50	50-75	75-100	100-125	125-150	150-175	175-200	>200	ÁRBOLES	ARBUSTOS	SUBARB.	GRAMINEAS	HIERBAS	SD
0-25 cm	1														
25-50 cm	0,499	1													
50-75 cm	-0,266	0,489	1												
75-100 cm	-0,355	0,133	<b>0,594</b>	1											
100-125 cm	-0,481	-0,044	0,417	<b>0,627</b>	1										
125-150 cm	-0,162	0,090	0,259	0,474	<b>0,738</b>	1									
150-175 cm	-0,075	0,037	0,041	0,291	0,458	<b>0,736</b>	1								
175-200 cm	0,126	0,174	0,030	0,198	0,295	<b>0,670</b>	<b>0,880</b>	1							
>200 cm	0,208	0,303	0,093	0,095	0,200	<b>0,512</b>	<b>0,811</b>	<b>0,907</b>	1						
ÁRBOLES	0,327	0,297	-0,020	-0,053	0,036	0,366	<b>0,698</b>	<b>0,849</b>	<b>0,958</b>	1					
ARBUSTOS	<b>-0,539</b>	-0,042	<b>0,587</b>	<b>0,848</b>	<b>0,792</b>	<b>0,606</b>	0,279	0,118	-0,015	-0,224	1				
SUBARB.	0,190	0,312	-0,073	-0,239	-0,223	-0,029	0,100	0,122	0,176	0,236	-0,466	1			
GRAMINEAS	<b>0,763</b>	<b>0,544</b>	0,028	-0,188	-0,240	-0,098	-0,105	0,082	0,132	0,185	-0,230	-0,281	1		
HIERBAS	0,026	-0,054	0,116	0,114	0,108	-0,089	-0,027	-0,064	-0,005	-0,050	0,070	-0,110	0,021	1	
SD	-0,392	<b>-0,659</b>	-0,450	-0,450	-0,263	-0,298	-0,221	-0,302	-0,332	-0,291	-0,314	0,132	<b>-0,530</b>	-0,159	1

De este grupo se seleccionaron las siguientes variables para ser ingresadas al modelo de hábitat: árboles, arbustos, subarbustos, gramíneas, hierbas y suelo desnudo (SD). Además fueron incorporadas las variables heterogeneidad y complejidad ambiental.

## ANEXO (continuación)

**TABLA B.-** Matriz de correlación entre las variables ambientales para la escala de grilla (1ha) en la estación seca. En negrita se resaltan los valores  $r > 0,5$

	0-25	25-50	50-75	75-100	100-125	125-150	150-175	175-200	>200	ARBOLES	ARBUSTOS	SUBARB.	GRAMINEAS	HIERBAS	SD
0-25 cm	1														
25-50cm	0,498	1													
50-75cm	<b>0,503</b>	<b>0,672</b>	1												
75-100cm	0,299	0,352	<b>0,633</b>	1											
100-125cm	0,451	0,423	<b>0,613</b>	<b>0,866</b>	1										
125-150cm	0,186	0,186	0,323	<b>0,566</b>	<b>0,664</b>	1									
150-175cm	0,060	0,311	0,196	0,488	0,536	<b>0,780</b>	1								
175-200cm	-0,242	-0,054	-0,304	0,111	0,163	0,485	<b>0,687</b>	1							
>200cm	-0,252	0,091	-0,230	-0,073	-0,062	0,279	<b>0,531</b>	<b>0,774</b>	1						
ARBOLES	-0,361	-0,128	-0,485	-0,373	-0,324	0,103	0,350	<b>0,711</b>	<b>0,867</b>	1					
ARBUSTOS	0,364	0,405	<b>0,708</b>	<b>0,925</b>	<b>0,875</b>	<b>0,670</b>	<b>0,587</b>	0,157	-0,012	-0,357	1				
SUBARB.	0,076	<b>0,587</b>	0,207	-0,239	-0,087	0,002	0,138	0,014	0,197	0,189	-0,195	1			
GRAMINEAS	0,438	0,341	0,125	0,018	0,109	-0,088	-0,059	-0,066	-0,002	-0,042	-0,037	-0,082	1		
HIERBAS	<b>0,827</b>	0,165	0,385	0,399	0,493	0,252	0,025	-0,220	-0,292	-0,382	0,433	-0,226	0,058	1	
SD	<b>-0,646</b>	<b>-0,613</b>	<b>-0,682</b>	<b>-0,712</b>	<b>-0,744</b>	-0,499	-0,478	-0,093	-0,150	0,208	<b>-0,762</b>	-0,023	-0,406	-0,494	1

De este grupo se seleccionaron las siguientes variables para ser ingresadas al modelo de hábitat: árboles, arbustos, subarbustos, gramíneas, hierbas y suelo desnudo (SD). Además fueron incorporadas las variables heterogeneidad y complejidad ambiental.

## ***CAPITULO 4***

### **DIETA y HÁBITOS ALIMENTARIOS**

**de *Thylamys pallidior***



## INTRODUCCION

La alimentación es un aspecto importante en la relación de los organismos con el ambiente. Su conocimiento contribuye al entendimiento de procesos ecológicos (ej. dinámica poblacional) e interacciones con otras especies dentro de la comunidad.

Durante varios años, se consideró a la granivoría como la estrategia por excelencia en pequeños mamíferos de desierto. Esto principalmente consecuencia del sesgo hacia estudios en desiertos norteamericanos (Morton y Baynes, 1985, ver Kerley y Whitford, 1994). Si embargo, ha habido un incremento en el reconocimiento de que muchas comunidades de mamíferos de desierto difieren tróficamente respecto a lo observado en Norteamérica (Mares, 1980; Meserve, 1981 b; Morton y Baynes, 1985; Kerley y Whitford, 1994; Morton et al., 1994; Kelt et al., 1996; Murray et al., 1999; Kelt et al., 1999; Ojeda et al., 2000;). De hecho, tal vez una de las principales diferencias entre los desiertos del mundo sea la estructura trófica de sus ensamblajes (Morton et al., 1994; Shembrot et al., 1994; Kelt et al., 1996; Ojeda et al., 2000). Mientras que en Sudamérica la principal estrategia de los micromamíferos es la omnivoría, en los desiertos de Australia son los insectívoros y en Asia los folívoros los mamíferos que predominan.

La partición de recursos alimentarios, al igual que la segregación del hábitat, es uno de los principales mecanismos que favorecen la coexistencia en distintos grupos animales (Schoener, 1974; Kotler y Brown, 1988). Como se mencionó en el capítulo 3, si bien no existen procesos comunes que expliquen la

coexistencia de pequeños mamíferos en los sistemas desérticos, las diferencias en los hábitos tróficos han mostrado ser importantes en la conformación de ciertos ensambles (Braithwaite et al., 1978; Dickman, 1989 a; Meserve, 1981 a, b).

En las regiones áridas de Chile por ejemplo, los ensambles han mostrado diferenciamiento en las dietas de sus integrantes (omnivoría, granivoría e insectivoría) con un alto solapamiento del hábitat (Meserve, 1981 a y b). Por otro lado, en desiertos californianos de Norteamérica se encontró que si bien la segregación por dieta (semillas) no sería tan importante como el hábitat (Meserve, 1976; 1981 a), existe un grado de uso diferencial en el tamaño del recurso (semillas) que los roedores consumen. (Kotler y Brown, 1988) Algo similar ocurriría en ciertos ensambles de pequeños marsupiales australianos donde existiría una explotación diferencial del alimento (insectos) pero esta ocurriría a través de la selección de los sitios de forrajeo y no de las presas en sí. (Dickman, 1988; Fisher y Dickman, 1993). Hay evidencias que sugieren que la separación del nicho trófico en las zonas áridas de Australia sería menos importante para la coexistencia de especies que en las zonas templadas (Dickman, 1989 a). La densidad de las poblaciones de la mayoría de los marsupiales de zonas áridas es baja, con lo cual la frecuencia de encuentros y la competencia por interferencia entre individuos de diferentes especies, sería mínima. Esto les permitiría a los animales ocupar un mismo nicho trófico amplio (Dickman y Woodside, 1983; Dickman 1989 a).

En el caso del desierto de Monte, parece existir una combinación de ambos mecanismos: segregación de dieta y hábitat (Campos; 1997; Campos et al., 2001; Corbalán y Ojeda, 2004; Gianonni et al., 2005; Corbalán y Ojeda, 2004; Corbalán,

2006; Tabeni et al., 2007; esta tesis). Los pequeños mamíferos en esta región son principalmente omnívoros, aunque se observa cierto grado de segregación de los recursos dada por diferentes tendencias alimentarias (granivoría, folivoría, e insectivoría). La marmosa pálida ha sido caracterizada, como una especie omnívora, presentando una tendencia a la insectivoría, hábito que compartiría con el roedor simpátrico *Akodon molinae* (Campos, 1997; Campos et al, 2001) y con la mayoría de las especies de pequeños marsupiales neotropicales (Streilein, 1982, Hunsaker, 1977).

Si bien en este grupo la omnivoría es la estrategia más frecuente (Streilen, 1982), en general se encuentran tendencias hacia determinadas categorías tróficas como: los insectívoros – omnívoros, consumiendo alta proporción de insectos (ej. *Monodelphis dimidiata*, *Micoureus demerae*, *Gracilinanus agilis*, *G. microtarsus*; *Marmosops incanus*; *Philander frenata*; *Thylamys elegans*) (Meserve, 1981 b; Busch y Kravetz, 1991; Leite et al., 1996; Carvalho et al., 1999; Martins et al., 2006; Lessa y da Costa, 2010) o frugívoros-omnívoros, con un alto consumo de frutas (ej. *Dromiciops gliroides*, *Caluromys philander* y *C. lanatus*) (Leite et. al 1996; Casella y Cáceres, 2006; Amico et al., 2009; Lessa y da Costa, 2010). Los omnívoros propiamente dichos son aquellos que consumen los distintos ítems en similar proporción (ej. *Marmosops paulensis*, *Lutreolina crassicaudata*; *Didelphis aurita*) (Carvalho et al., 2005; Cáceres et al., 2002; Leiner y Silva, 2007). Algunas comadreas también suelen consumir pequeños vertebrados como roedores, lagartijas, serpientes o aves (*M. dimidiata*; *P. frenata*; *L. crassicaudata*) y en ciertas ocasiones también puede observarse el consumo de flores (*M. paulensis*) (Leiner y Silva, 2007).

Debe tenerse en cuenta que la gran mayoría de los estudios de dieta de marsupiales didélfidos han sido realizados en ambientes húmedos y tropicales. Estos lugares presentan una disponibilidad de recursos diferente a la encontrada en ambientes áridos. Aquí no solo la oferta de alimento es distinta en cuanto a su composición, sino que se encuentra limitada en su abundancia tanto en el tiempo como en el espacio (Noy-Meir, 1973; Whitford, 2002)

La historia de vida de ciertas especies (entre ellas *T. pallidior*) puede estar influenciada por la estacionalidad ambiental del sistema al que pertenecen (ver cap 2). Por lo tanto, podría esperarse que el consumo de recursos alimentarios también lo esté (Martins et al., 2006 a; Leiner y Silva, 2007). Ya sea por ejemplo, por diferentes requerimientos nutricionales relacionados con la reproducción (Chen et al., 1998; Martins et al., 2006 b; Martins et al., 2008), o por cambios en la disponibilidad de recursos ligados a variaciones en el clima (Churchfield, 1982; Van Horne et al., 1998), las poblaciones pueden mostrar variabilidad interna tanto en la composición de la dieta, como en la amplitud del nicho trófico (Martins et al., 2006 a y b; Sale et al., 2006; Leiner y Silva, 2007). Dicha flexibilidad es particularmente beneficiosa en ambientes como los desiertos, donde los recursos son escasos y heterogéneos. Sin embargo, poco o nada se sabe sobre la variación estacional en la dieta de *T. pallidior*, o si existen variaciones intrapoblacionales como ha sido descrito para otras especies marsupiales que habitan ambientes estacionales (Santori et al., 1997; Martins et al., 2006 b; Martins et al., 2008). Por este motivo, el objetivo general del presente capítulo consiste en caracterizar la dieta de *T. pallidior* en la porción central del desierto de Monte analizando si existen variaciones intraespecíficas.

**Objetivos particulares:**

- ❖ Describir y cuantificar la dieta anual de *T. pallidior*.
- ❖ Analizar la existencia de variaciones estacionales.
- ❖ Identificar posibles fuentes de variación intraespecífica: sexo y edad.
- ❖ Identificar aquellos ítems o categoría de ítems de la dieta seleccionados por *T. pallidior*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron heces frescas durante la captura de los animales. Estas se obtuvieron de las trampas, o bien durante la manipulación de los individuos y fueron conservadas en alcohol (70%) hasta el momento de su procesamiento.

Las muestras fueron analizadas mediante la técnica microhistológica de Dacar y Giannoni (2001). En esta técnica se utilizó bicarbonato de sodio para su maceración y luego fueron enjuagadas con agua corriente y tamizadas a través de una tela metálica de 200 micras. Se montó un preparado para microscopio de cada una de las muestras. Se examinaron sistemáticamente 50 campos microscópicos en cada preparado con un aumento de 40x. Se utilizaron características histológicas de la epidermis de hojas, semillas, frutos y fragmentos corporales de artrópodos para identificar los ítems alimentarios en cada preparado. Estos ítems fueron identificados comparando con material de referencia (Monge 1989, 1995). Por cada campo microscópico solo fue considerado un fragmento identificable, aquel fragmento de mayor tamaño.

Se registró la presencia de ítems alimentarios y se determinó su frecuencia relativa de ocurrencia en relación a todos los campos microscópicos conteniendo algún ítem (Composición). (Holechek & Gross 1982). También se determinó la proporción del número de muestras analizadas que contenían un ítem dado (frecuencia de ocurrencia). Los ítems fueron clasificados en: artrópodos, hojas, semillas, vainas y tallos. En el caso de encontrar fragmentos enteros de semillas se consideró como consumo de fruto. Dado lo detallado del material vegetal de referencia disponible para el sitio de estudio, estos ítems pudieron ser identificados hasta nivel de especie. Esto no ocurrió para los fragmentos

correspondientes a artrópodos, ya que el estado del material que se encuentra altamente triturado requiere de un análisis más complejo. Por lo tanto, hasta el momento no pudieron ser identificados.

Para analizar la composición de la dieta de *T. pallidior* se calculó en primer lugar, la frecuencia media por categoría teniendo en cuenta todas las muestras en su conjunto. Luego se analizó esta composición separando las muestras en grupos, según provinieran de diferentes estaciones (verano, otoño, invierno y primavera) o hábitats (algarrobal, jarillal y médanos). Dado lo desbalanceado del número de muestras provenientes de las diferentes estaciones, lo cual puede llevar a un sesgo en los análisis estadísticos, estos datos fueron analizados gráficamente. Posteriormente se agruparon las estaciones en época húmeda y seca, con lo cual las muestras resultaron balanceadas. Estas fueron analizadas mediante una prueba t, si la variable cumplía con los supuestos correspondientes y con una prueba de Mann-Whitney en caso contrario. También se compararon las dietas de individuos de diferentes categorías de edades (juveniles y adultos) y sexos mediante prueba t o Mann-Whitney según corresponda. Cuando los datos correspondieron a proporciones, estos fueron transformados mediante la raíz cuadrada del arcoseno (Zar, 1999).

Finalmente se determinó el Índice de Preferencia (IP) (Krueger, 1972) para diferentes ítems presentes en la dieta de *T. pallidior*. Para determinar si los índices eran estadísticamente significativos se determinó el intervalo de confianza (IC) (95%) para cada uno (Hobbs y Bowden, 1982). Dada la imposibilidad de determinar la composición de la dieta de origen animal (artrópodos) sólo se estudió la selección de ítems de origen vegetal. El IP e IC fueron calculados de la siguiente manera:

$$IP = \frac{\text{Frecuencia de cada grupo de planta en la dieta}}{\text{Frecuencia de cada grupo de planta en el hábitat}}$$

$$\text{Intervalo de Confianza} = IP \pm t_{(gl \alpha/2)} ES (PI)$$

$$ES (IP) = \{1 / y^2 [Sx^2 / nx + (IP)^2 * Sy^2 / ny]\}^{1/2}$$

$$gl = [sx^2/nx + (IP)^2 \cdot sy^2/ny]^2 / [(sx^2/nx)^2 / nx - 1] + (IP^2 \cdot sy^2/ny)^2 / ny - 1$$

Donde:

ES= error estándar

x = Porcentaje medio del ítem alimentario en la dieta.

y = Porcentaje medio de cobertura del ítem en el ambiente.

Sx = Desvío Estándar del porcentaje usado para calcular x.

Sy = Desvío Estándar del porcentaje usado para calcular y.

nx = Número de réplicas independientes de la composición de la dieta.

ny = Número de réplicas independientes de la disponibilidad de ítems en el ambiente.

Si el intervalo de confianza incluye al 1, entonces el animal consume el ítem de acuerdo a su disponibilidad. Si el IC cae enteramente sobre 1, entonces el ítem es seleccionado<sup>1</sup>; Si el IC se encuentra por debajo de 1, entonces el ítem es considerado rechazado.

<sup>1</sup> Si bien el Índice utilizado se denomina de Preferencia, varios autores diferencian los términos **preferencia** y **selección**. En esta tesis se considerará que **selección** se refiere a cuando un recurso es consumido en mayor proporción a su disponibilidad. En cambio **preferencia** cuando al animal se le ofrecen dos o mas ítems en igual cantidad en el mismo momento siguiendo a los autores Johnson, (1980) y Manly y col (1993).

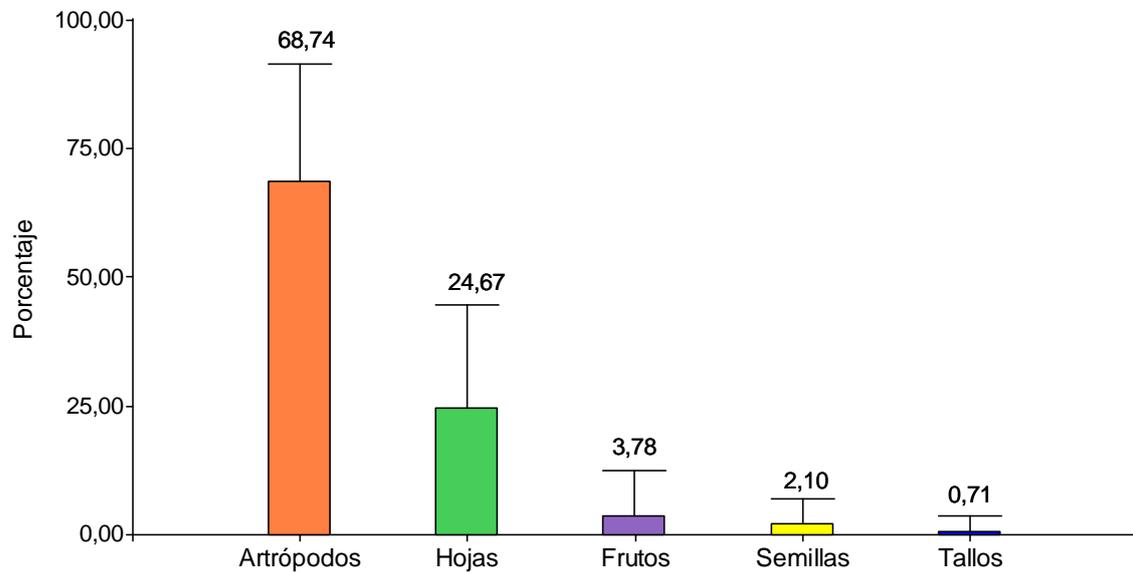
## RESULTADOS

Se han analizado un total de 123 muestras de heces. El 68,74 % ( $\pm 22,89$ ) de la dieta se encuentra representada por artrópodos y el restante 31,26 % corresponde a materia vegetal (Figura 4.1). El 6% de los individuos mostró un consumo exclusivo de artrópodos, y sólo uno mostró consumo exclusivo de material vegetal. Si bien la proporción de hojas en la dieta es mucho menor que la proporción de artrópodos, la frecuencia de ocurrencia es similar (Figura 4.2).

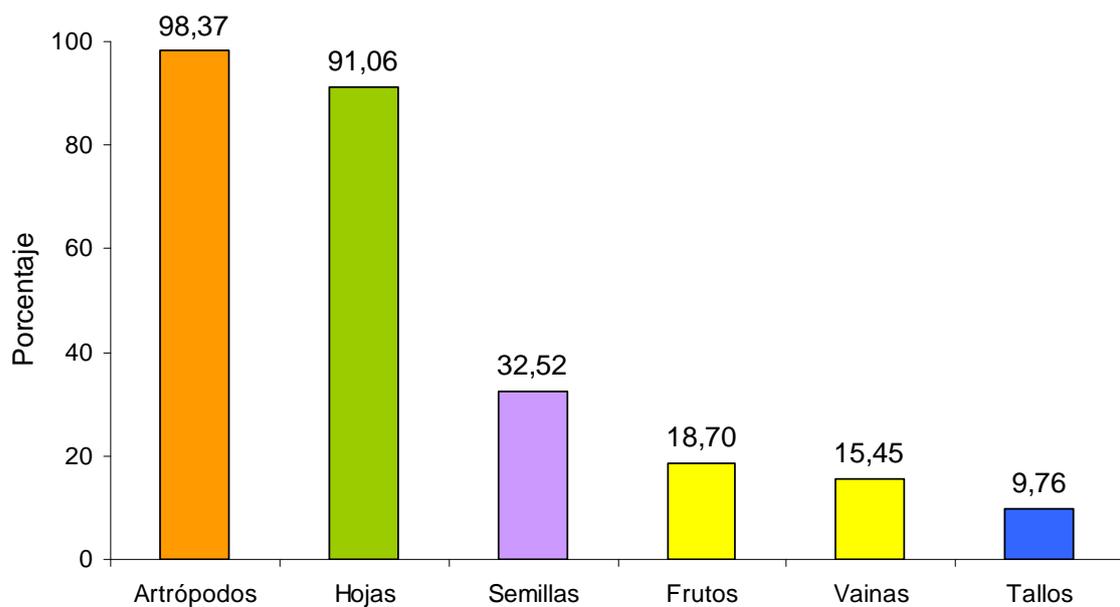
Se encontraron 31 especies vegetales diferentes en la dieta, pero sólo 3 de ellas (*P. flexuosa* (8,12%), *Lycium sp.* (7%) y *Larrea divaricata* (2,62%) se encuentran en un porcentaje mayor al 1% (Tabla 4.1). La presencia de semillas enteras de *Lycium sp* (1,8%), *Condalia microphila* (0,12%) y *Capparis atamiquea* (0,41%) en la dieta muestra indirectamente el consumo de frutos carnosos, lo cual se observa mayormente en verano y otoño, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Figura 4.3). De hecho, la composición de la dieta de *T. pallidior* no mostró diferencias significativas para ninguna categoría de ítem (**artrópodos:**  $p=0,2218$ ; **hojas:**  $p= 0,0686$ ; **frutos:**  $p=0,6555$ ; **vainas:**  $p=0,2492$ ; **semillas:**  $p=0,3358$ ; **tallos:**  $p=0,2021$ ) entre estaciones (verano, otoño, invierno, primavera). Sin embargo, se observa una tendencia a un menor consumo de artrópodos y mayor consumo de hojas durante el invierno respecto al resto de las estaciones (Figura 4.3).

Al comparar la composición de la dieta en la estación húmeda y seca, no se encontraron diferencias excepto para la proporción de tallos consumidos (Tabla 4.2 a). Tampoco se observan variaciones en la dieta de los individuos

según el hábitat en el que hayan sido encontrados (Tabla 4.2 b), el sexo (Tabla 4.2 c) o la categoría de edad a la que pertenezcan (Tabla 4.2 d).



**Figura 4.1-** Composición de la dieta de *T. pallidior*. Los valores indican el porcentaje medio (y desvío) de cada categoría representada en la dieta.



**Figura 4.2-** Porcentaje de individuos (frecuencia de ocurrencia) de *T. pallidior* en los que fueron hallados los diferentes ítems de la dieta (N=123).

**Tabla 4.1-** Composición vegetal de la dieta de *T. pallidior*. Entre paréntesis se muestran las frecuencias de ocurrencia de cada ítem en la dieta.

		Familia	Especie	Porcentaje
<b>HOJAS</b>	<b>Árbol</b>	Fabaceae	<i>Geoffroea decorticans</i>	0,55 (6,5)
		Leguminosae	<i>Prosopis flexuosa</i>	<b>8,12 (50,4)</b>
	<b>Arbusto</b>	Asteraceae	<i>Eupatorium patens</i>	0,02 (0,81)
		Capparaceae	<i>Capparis atamisquea</i>	0,68 (8,9)
		Ephedreaceae	<i>Ephedra sp.</i>	0,02 (0,81)
		Leguminosae	<i>Prosopidastrum globosum</i>	0,09 (4,06)
		Rhamnaceae	<i>Condalia microphila</i>	0,26 (7,31)
		Solanaceae	<i>Lycium sp.</i>	<b>6,96 (49,59)</b>
		Verbenaceae	<i>Acantholippia seriphioides</i>	0,49 (7,32)
			<i>Junellia aspera</i>	0,12 (2,44)
			<i>Junellia seriphioides</i>	0,43 (4,06)
		Zygophyllaceae	<i>Bulnesia retamo</i>	0,05 (0,81)
			<i>Larrea sp.</i>	<b>2,66 (30,08)</b>
	<b>Gramínea</b>	Poaceae	<i>Setaria sp.</i>	0,29 (8,13)
			<i>Stipa ichu</i>	0,41 (3,25)
			<i>Panicum urvilleanum</i>	0,19 (4,88)
			<i>Bromus brevis</i>	0,05 (2,44)
			<i>Digitaria californica</i>	0,39 (1,63)
			<i>Bouteloua sp.</i>	0,14 (3,25)
			<i>Sporobolus cryptandrus</i>	0,03 (0,81)
			<i>Chloris castilloniana</i>	0,12 (2,44)
			<i>Pappophorum sp.</i>	0,08 (0,81)
	<b>Hierba</b>	Asteraceae	<i>Conyza sp.</i>	0,07 (1,63)
			<i>Senecio subulatus</i>	0,4 (7,32)
		Brassicaceae	<i>Descurraia sp.</i>	0,76 (4,06)
		Chenopodiaceae	<i>Chenopodium sp.</i>	0,74 (6,5)
		Fabaceae	<i>Adesmia flipes</i>	0,33 (2,44)
		Malvaceae	<i>Spheralcea miniata</i>	0,04 (2,44)
		Verbenaceae	<i>Indeterminada</i>	0,2 (5,7)
<b>FRUTOS</b>	<b>Arbusto</b>	Capparaceae	<i>Capparis atamisquea</i>	0,42 (7,32)
		Rhamnaceae	<i>Condalia microphila</i>	0,12 (0,81)
		Solanaceae	<i>Lycium sp.</i>	<b>1,83 (13,82)</b>
<b>SEMILLAS</b>	<b>Arbusto</b>	Zygophyllaceae	<i>Larrea sp.</i>	0,91 (12,19)
	<b>Gramínea</b>		<i>Indeterminada.</i>	0,14 (4,06)
		<b>Hierba</b>	Malvaceae	<i>Indeterminada</i>
		<i>Lecanophora</i>		0,03 (0,81)
		<i>Spheralcea miniata</i>		0,21 (2,44)
<b>VAINA</b>	<b>Árbol</b>	Fabaceae	<i>P. flexuosa</i>	<b>1,41 (15,45)</b>
<b>TALLO</b>	<b>Arbusto</b>	Capparaceae	<i>C. atamisquea</i>	0,62 (6,5)
<b>CORTEZA</b>	<b>Arbusto</b>	Zygophyllaceae	<i>Larrea sp.</i>	0,09 (3,25)

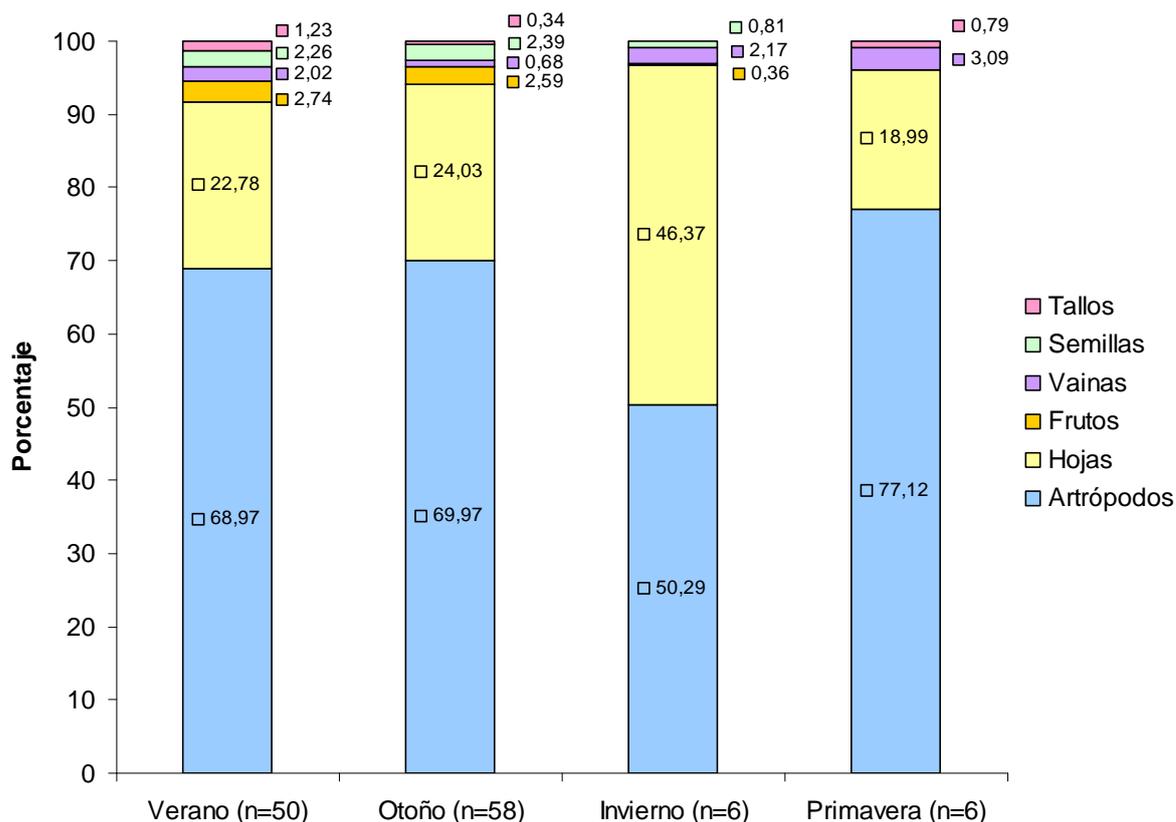


Figura 4.3- Composición de la dieta de *T. pallidior* en cada estación del año.

Tabla 4.2- Frecuencia relativa (medias y desvío estándar) de ocurrencia de ítems que componen la dieta de *T. pallidior* según a) Época; b) Tipo de hábitat; c) Sexo; d) Categoría de edad.

a) Época

	E. HÚMEDA (n=58)		E. SECA (n=63)		t / W	p
	Media	DE	Media	DE		
Artrópodos	0,69	0,24	0,68	0,22	0,56	0,5745
Hojas	0,23	0,21	0,26	0,19	-0,97	0,3324
Frutos	0,03	0,08	0,02	0,07	3633	0,4636
Vainas	0,02	0,06	0,01	0,03	3704	0,1641
Semillas	0,02	0,05	0,02	0,04	3406	0,3603
Tallos	0,01	0,04	0,0032	0,02	3823	<b>0,003</b>

**b) Tipo de hábitat**

	Algarrobal (n=33)		Jarillal (n=30)		Médanos (n=52)		F/ H	p
	Media	DE	Media	DE	Media	DE		
<b>Artrópodos</b>	0,680	0,240	0,720	0,240	0,670	0,220	0,495	0,605
<b>Hojas</b>	0,280	0,210	0,190	0,170	0,270	0,210	1,835	0,163
<b>Frutos</b>	0,010	0,040	0,030	0,100	0,020	0,070	1,415	0,492
<b>Vainas</b>	0,010	0,020	0,030	0,070	0,010	0,040	0,607	0,738
<b>Semillas</b>	0,020	0,070	0,020	0,050	0,020	0,040	3,848	0,146
<b>Tallos</b>	0,004	0,020	0,010	0,040	0,005	0,030	5,749	0,056

**c) Sexo**

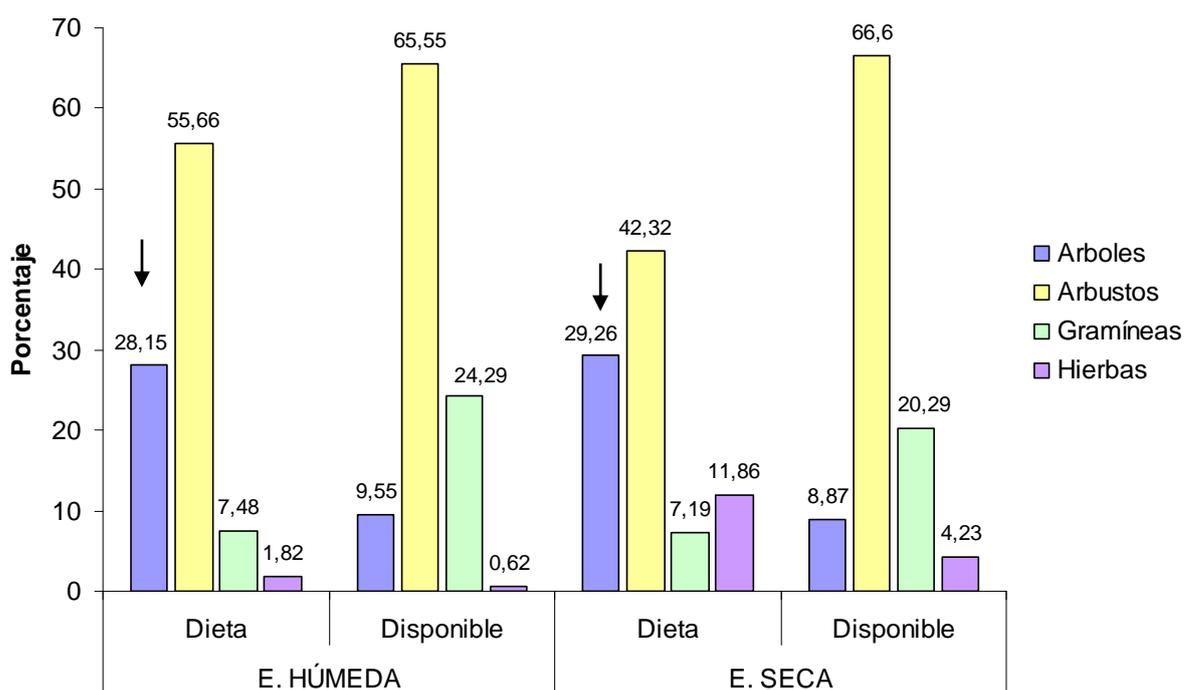
	Machos (n=61)		Hembras (n=55)		t / U	p
	Media	DE	Media	DE		
<b>Artrópodos</b>	0,69	0,23	0,68	0,23	0,482	0,631
<b>Hojas</b>	0,25	0,2	0,25	0,21	-0,070	0,944
<b>Frutos</b>	0,03	0,07	0,02	0,08	1663,50	0,939
<b>Vainas</b>	0,01	0,04	0,02	0,05	1575,00	0,574
<b>Semillas</b>	0,02	0,04	0,02	0,06	1504,50	0,340
<b>Tallos</b>	0,005	0,02	0,01	0,04	1561,50	0,523

**d) Categoría de edad**

	Adultos (n=33)		Jóvenes (n=78)		t / U	p
	Media	DE	Media	DE		
<b>Artrópodos</b>	0,69	0,21	0,68	0,24	-0,131590	0,895551
<b>Hojas</b>	0,25	0,2	0,25	0,2	0,209425	0,834507
<b>Frutos</b>	0,02	0,07	0,02	0,08	1252,500	0,823858
<b>Vainas</b>	0,01	0,04	0,02	0,05	1257,000	0,846526
<b>Semillas</b>	0,03	0,06	0,02	0,05	1177,500	0,479899
<b>Tallos</b>	0,003	0,01	0,01	0,04	1216,500	0,649219

### Selección de ítems vegetales en la dieta

Entre las hojas consumidas por *T. pallidior*, se encontró que las provenientes de árboles son preferidas, tanto durante la estación húmeda, como durante la estación seca. En ambas estaciones alrededor del 90 % de esas hojas consumidas correspondieron a *Prosopis flexuosa*. Por otro lado, tanto las hierbas como los arbustos fueron consumidos de acuerdo a la disponibilidad en el ambiente, mientras que las gramíneas fueron consumidas en menor proporción a lo encontrado en el ambiente (Figura 4.4 y Tabla 4.3).



**Figura 4.4-** Porcentaje de hojas de cada categoría presentes en la dieta y disponibilidad en el ambiente de cada forma de vida. Las flechas indican selección con un  $p < 0,05$ .

**Tabla 4.3-** Índices de preferencia e intervalos de confianza (95%) para el consumo de distintos tipos de hojas por *T. pallidior* en la estación seca y húmeda.

Categoría de hoja	E. Húmeda		E. Seca	
	IP	95% IC	IP	95% IC
Árboles	<b>2,948</b>	<b>(1,594- 4,302)</b>	<b>3,299</b>	<b>(1,778- 4,820)</b>
Arbustos	0,849	(0,681 - 1,018)	0,635	(0,485- 0,786)
Gramíneas	0,308	(0,082 - 0,534)	0,354	(0,093- 0,616)
Hierbas	2,935	(-0,622 – 6,493)	2,804	(0,665- 4,943)

## DISCUSIÓN

La marmosa pálida presentó una dieta omnívora con una fuerte tendencia a la insectivoría ( $\approx 70\%$ ). Para algunos autores esta especie podría considerarse como insectívora, ya que más del 50% de la composición corresponde a esta categoría (Kerley y Whitford, 1994) y más del 90% de los individuos consumió este ítem. Cabe destacar sin embargo, la existencia de un porcentaje importante ( $\approx 30\%$ ) de materia vegetal, que no debe ser pasado por alto a la hora de describir los hábitos alimentarios de esta especie. Más aun si tenemos en cuenta que alrededor del 90% de los individuos presentó consumo de hojas, comprendiendo más del 50% del total de la dieta en algunos de ellos.

Sin embargo, las hojas no parecen ser frecuentemente consumidas por otros marsupiales didélfidos. Si bien en este grupo la omnivoría es la estrategia más frecuente (Streilen, 1982), en general se encuentran tendencias hacia determinadas categorías tróficas como: los insectívoros/omnívoros, con un alto contenido de insectos o frugívoros/omnívoros con un alto consumo de frutas (Busch y Kravetz, 1991; Leite et al., 1996; Carvalho et al, 1999; Martins et al., 2006b; Lessa y da Costa, 2010; Lessa y da Costa, 2010). Cabe destacar no obstante, que son pocos los estudios que analizan dietas de marsupiales en ambientes áridos

En el sitio de estudio, las hojas de ciertas especies podrían considerarse como un recurso estable y abundante, ya que existen especies vegetales perennes que conservan sus hojas durante todo el año. Es habitual encontrar en las dietas de los mamíferos del Monte importantes cantidades de hojas, ya sean estos herbívoros u omnívoros (Campos, 1997; Campos et al., Giannoni et al.,

2005). Más aún, Ojeda y colaboradores (2000) plantearon a la herbivoría como la estrategia predominante en estos sistemas áridos. Por este motivo, tal vez las hojas sean un recurso importante para las marmosas (además de los artrópodos) como también lo son para el resto de las especies del ensamble.

*T. pallidior* mostró además un comportamiento selectivo, consumiendo preferentemente hojas de algarrobo. Esta es una especie leguminosa rica en nitrógeno que puede considerarse un recurso estable y persistente en el tiempo (Campos, 1997; Sassi, 2008) Las especies vegetales ricas en este nutriente han mostrado con frecuencia, ser preferidas por los animales herbívoros (Mattson, 1980; Lindroth y Batzli, 1984; Campos, 1997; Sassi, 2008). Se ha sugerido además que para ciertas musarañas (Insectívora) las hojas son consumidas en mayores cantidades en el invierno como suplemento de la dieta (Lavrov, 1943). El mayor consumo de hojas también fue observado en esta estación en *T. pallidior*, aunque no pudo corroborarse estadísticamente.

En los desiertos australianos por otro lado, los ensambles de marsupiales (dasyuridos) son exclusivamente insectívoros con una estrategia generalista (Morton, 1979; Dickman; 1989a; Fisher y Dickman, 1993). La gran riqueza de insectívoros en estas regiones comparadas con otras tierras áridas, ha sido adjudicada a la escasa rigurosidad de los inviernos, permitiendo que los invertebrados estén activos, y por lo tanto disponibles, durante todo el año (Morton y Baynes, 1985).

En las zonas áridas de Chile, los ensambles de pequeños mamíferos están compuestos en general por especies pertenecientes a diferentes nichos tróficos: omnívoro, insectívoro, herbívoro y granívoro (Meserve, 1981 a y b; Silva, 2005). Al

igual que en el desierto de Monte, estos ensambles se componen de varias especies de roedores con un solo marsupial didélfido: *Thylamys*.

La marmosa chilena, *T. elegans*, ha mostrado un grado de insectivoría aun mayor que *T. pallidior*. El 90% de su dieta esta compuesta por artrópodos, mientras que el 10 % restante suele estar compuesto por semillas o frutos (Meserve, 1981b; Palma 1997; Muñoz-Pedreros y Palma, 2000; Silva, 2005). Además, a diferencia de la marmosa pálida, *T. elegans* presenta en su dieta algunos pequeños vertebrados como lagartijas o roedores. Algo similar fue encontrado en la dieta de *Lestodelphis halli*, un pequeño marsupial cercanamente emparentado con *Thylamys* que habita la región patagónica argentina (Birney et al., 1996; Procopio, datos no publicados). Llamativamente, en ninguna de las dos especies se encontró consumo de hojas a diferencia de lo observado en este estudio para *T. pallidior*.

La información acerca de la dieta de las especies del genero *Thylamys* es extremadamente escasa y anecdótica. Además de *T. elegans*, los únicos datos publicados hasta el momento son para *T. velutinus* y provienen de sólo unos pocos ejemplares (n=6). Para esta especie se encontró una alta proporción de materia animal (75%) de la cual sólo un 44% correspondía a artrópodos; el resto (25%) estaba constituido por materia vegetal, no especificada por los autores (Vieira y Palma, 1996).

Si bien el consumo de hojas resultó llamativo para *T. pallidior*, es importante destacar que la marmosa es mayormente insectívora. Los artrópodos son una importante fuente de proteínas y agua (alrededor del ≈70%) pero también implican un desafío osmótico extra para los animales desérticos que los

consumen. Estos deben eliminar grandes cantidades de nitrógeno en bajos volúmenes de orina para mantener un balance hídrico adecuado (Schmidt-Nielsen y Haines, 1964). Estudios previos con esta especie indican que la marmosa pálida presenta una serie de estrategias que le permiten hacer frente a estos desafíos. Diaz y colaboradores (2001) encontraron que *T. pallidior* no depende de la ingesta de agua libre, sino que puede subsistir con el agua que obtiene directamente del alimento que consume. Las marmosas mostraron ser capaces de concentrar la orina en forma muy eficiente y así disminuir la pérdida de agua. Esta especie registró uno de los valores más elevados de concentración de orina entre los marsupiales insectívoros estudiados hasta el momento (Diaz et al., 2001).

Otra estrategia probablemente utilizada por estas marmosas es el torpor. En la marmosa chilena, *T. elegans*, se planteó que esta estrategia sería utilizada no sólo en situaciones de escasez de alimento, sino como mecanismo de conservación de agua (Bozinovic et al., 2005, 2007; Tirado et al., 2007).

Sorprendentemente, la composición de la dieta de la marmosa pálida mostró cierta constancia en la proporción de cada uno de los ítems (artrópodos, hojas, semillas, etc.). No se observaron variaciones espaciales (hábitat), temporales (épocas o estaciones) ni tampoco en relación al sexo o edades de los individuos dentro de la población. Sin embargo, se observa una tendencia a que las marmosas disminuyan el consumo de artrópodos y aumenten el de hojas en el invierno. Aunque para este estudio no se realizaron análisis específicos de disponibilidad de alimento (con excepción de las especies vegetales), las condiciones ambientales en el área de estudio es sabido que fluctúan

estacionalmente, dando lugar a importantes variaciones en la disponibilidad de recursos (época seca vs. húmeda).

Estudios previos realizados en Ñacuñán por Lagos (2003) muestran que la abundancia y diversidad de artrópodos varían estacionalmente, respondiendo a cambios en las condiciones climáticas, principalmente las lluvias. Los artrópodos en la estación invernal presentan la mínima abundancia y diversidad, lo cual concordaría con el menor consumo por *T. pallidior* en esta época.

Por otro lado, es probable que las marmosas estén consumiendo diferentes tipos de artrópodos en las distintas estaciones, cambiando de un grupo a otro según lo disponible. De esta forma mantendrían una proporción constante de este ítem durante todo el año. En la reserva de Ñacuñán se encontró que no todos los grupos de artrópodos presentan las picos de abundancia en la misma época y algunos pueden variar de un año a otro (Lagos, 2003). Estudios realizados en marsupiales, tanto dasyuridos como didélfidos, muestran que no todos los grupos de artrópodos son consumidos en igual medida, y en general, ambos grupos de marsupiales presentan una estrategia oportunista (Strelein, 1982; Fox y Archer, 1984; Fisher y Dickman 1993; Cáceres et al., 2002; Martins et al., 2006 b).

Cabe mencionar que determinados ítems son difíciles de detectar en la dieta, con lo cual muchas veces sus componentes resultan subestimados. Por ejemplo, en ciertas oportunidades las marmosas han sido observadas predando sobre nidos de aves (Mezquida y Marone, 2002; Santillán et al., 2008). Experimentalmente pudo confirmarse que estos animales pueden quebrar la cáscara de pequeños huevos con gran facilidad y consumir rápidamente su contenido (obs. pers). Por otro lado, cuando se ha ofrecido a animales en

cautiverio ítems de origen animal y vegetal, siempre la carne (ave, vaca y cerdo) fue consumida en primer lugar (obs. pers). Sin embargo, en estado silvestre hasta el momento no se han detectado restos de vertebrados (pelos o huesos) en muestras de heces o estómagos (Campos, 1997; Campos et al., 2001; esta tesis). Esto hace pensar que si bien esta especie se alimenta principalmente de artrópodos, hojas y frutos, podría incorporar a su dieta otros ítems tales como huevos y tal vez pequeños vertebrados en forma oportunista.

A pesar de la poca información que se posee hasta el momento sobre el género *Thylamys*, se puede plantear que existe variabilidad en los hábitos alimentarios de las distintas especies. Si bien para todas ellas los invertebrados son los ítems de mayor importancia, incorporan a su dieta diferentes proporciones de elementos de origen tanto animal como vegetal, tal vez como suplemento o bien en forma oportunista. Probablemente estas variaciones entre especies estén relacionadas con una combinación de factores a los que cada una se encuentra expuesta. Estos factores pueden ser ambientales, como es una diferente disponibilidad de recursos en el ambiente que habita y/o biológicos, como son las interacciones entre las diferentes especies con las que cada marsupial coexiste (competencia). Esto concuerda con una estrategia generalista oportunista frecuentemente adjudicada, tanto a marsupiales didélfidos como a especies habitantes de ambientes desérticos.

Para finalizar, los resultados de este estudio confirman además la naturaleza insectívora/omnívora de *T. pallidior*, apoyando la importancia de la dieta como mecanismo de segregación ecológica entre los integrantes del ensamble del desierto de Monte.



## CONCLUSIONES

- ❖ Las marmosas pálidas poseen una dieta **insectívora-omnívora**. Siendo los artrópodos los ítems consumidos con mayor frecuencia y en mayor proporción.
- ❖ Las **hojas** son ítems consumidos con gran frecuencia en esta especie, a diferencia de lo encontrado en la mayoría de los marsupiales didélfidos.
- ❖ *T. pallidior* consume selectivamente **hojas de algarrobo**, lo cual es observado frecuentemente para el resto de los mamíferos en esta región.
- ❖ Si bien no se encontraron diferencias estacionales estadísticas, hay una tendencia a menor consumo de artrópodos y mayor de hojas en el **invierno**.
- ❖ No se encontraron variaciones intrapoblacionales (sexo o edad) en la dieta.

# *CAPÍTULO 5*

*INTEGRACIÓN, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES*

*FINALES*



## INTEGRACIÓN y DISCUSIÓN

### ***La marmosa pálida, un marsupial de desierto***

La Argentina cuenta con 28 especies marsupiales reconocidas hasta el momento, las cuales en su mayoría se encuentran restringidas a ambientes húmedos boscosos y selváticos como las yungas y la selva paranaense (Flores, 2006). Si bien en estos últimos años han sido realizados diversos estudios acerca de la sistemática, morfología y biogeografía de marsupiales en Argentina (Flores et al., 2000; Mares y Braun, 2000; Flores, 2003; Martín, 2003; Braun et al., 2005; Flores et al., 2007; Flores et al., 2008; Martín, 2008; Martín, 2009; Teta et al., 2009), la ecología e historia natural de estas especies aún se encuentra poco explorada en nuestro país. Tal vez una de las especies más estudiadas en este aspecto sea el monito de monte (*Dromiciops gliroides*) que habita los bosques patagónicos de Argentina y bosques húmedos del sur de Chile (Amico y Aizen, 2000; Rodríguez-Cabal et al., 2008; Amico et al., 2009).

La marmosa pálida, *T. pallidior*, es una de las pocas especies marsupiales que habita las zonas áridas de nuestro país. Es la especie dentro de su género, con mayor distribución, tanto altitudinal como latitudinal. Puede encontrarse hasta los 4200 m s.n.m y habita principalmente el desierto de Monte, la Puna y la estepa patagónica (Flores, 2003; Flores, 2006; Martín, 2008).

El desierto de Monte es un bioma con una alta heterogeneidad tanto espacial como temporal. Su gran variabilidad climática y ambiental, característica de todo desierto, impone un gran desafío en la vida de los organismos que lo habitan. Por lo tanto, estrategias de vida sincrónicas con esta variabilidad son las

que permiten que especies como la marmosa pálida subsistan en estos ambientes extremos. En esta tesis se abordaron cuatro principales aspectos de la ecología de *T. pallidior* : la estructuración temporal de la población, la estrategia reproductiva, el uso y selección del hábitat y finalmente los hábitos alimentarios.

En la porción central del Monte, la marmosa pálida presenta abundancias relativamente bajas comparadas con los roedores múridos coexistentes (Capítulo 2). Esto puede deberse a sus hábitos alimentarios ya que especies de mayor nivel trófico, como son los insectívoros (consumidores secundarios) suelen presentar menores densidades que aquellos animales que consumen dietas herbívoras (consumidor primario) (Eisenberg, 1981; Robinson y Redford, 1986; Vieira y Palma, 1996). Dado que en una determinada área la biomasa de plantas siempre excede la biomasa de animales, los recursos alimentarios para los insectívoros se encontrarían en menor disponibilidad limitando sus poblaciones (Eisenberg, 1981; Robinson y Redford, 1986). En los desiertos, donde la disponibilidad de recursos se encuentra restringida en tiempo y espacio, es probable que estos patrones se encuentren acentuados. La baja densidad en las poblaciones de marsupiales insectívoros de zonas áridas ha sido ampliamente documentada por ejemplo en los desiertos australianos (Morton, 1978a; Morton, 1979; Read, 1984; Dickman, 1989a; Dickman et al., 1993; Carthew y Keynes, 2000; Dickman et al., 2001; Bos y Carthew, 2001; Haythornthwaite y Dickman. 2006 a).

Por otro lado, la abundancia de marmosas muestra una marcada estacionalidad, lo cual coincide con cambios en la comunidad de artrópodos, principal ítem en su dieta (Capítulo 2). Estudios realizados en Ñacuñan muestran que la diversidad y abundancia de artrópodos epígeos se encuentran influidas por

las lluvias (Lagos, 2003). Esto concuerda con los resultados de esta tesis donde también las variaciones en la abundancia de marmosas están fuertemente relacionadas con este factor climático (Capítulo 2). Sin embargo, esta respuesta se encuentra desfasada en el tiempo, tal como fuera reportado por Corbalán (2004) y Ojeda (datos no publicados) para algunos de los roedores múridos de este sistema, así como por otros autores en zonas áridas de Australia y Chile (Jacksic et al., 1997; Meserve et al., 2003; Letnic et al., 2005).

Este retraso puede atribuirse a un efecto indirecto de las lluvias sobre el principal alimento de las marmosas (artrópodos). Las lluvias dispararían un incremento en la productividad primaria dado por la rápida respuesta de las plantas a la disponibilidad de agua, generando a su vez un aumento en sus consumidores (ej. artrópodos) e indirectamente en los predadores (marmosas) (Ernest et al., 2000; Meserve et al., 2003; Letnic et al., 2005; Letnic y Dickman, 2009). Por lo tanto, durante el verano se observa un marcado pico tanto en la abundancia de artrópodos como en la abundancia de marmosas, mientras que en el invierno se observa lo opuesto. Este patrón sugiere que la población de marmosas se encuentra limitada por la disponibilidad de alimento aunque nuevos estudios a largo plazo, así como experimentos de adición de alimento son necesarios para corroborar esta hipótesis.

Durante el invierno, donde las temperaturas alcanzan valores bajo cero y la disponibilidad de alimento es escasa, las marmosas disminuyen fuertemente su actividad. Tanto la grasa caudal acumulada durante el otoño, como la capacidad de realizar torpor, serían dos características que le permiten a esta especie pasar el invierno. Estas estrategias han sido observadas en varias especies de

marsupiales dasyuridos como *Sminthopsis crassicaudata*, *S. macroura* y *Dasyercus blithy* en los desiertos australianos (Morton, 1978 b y c; Geiser, 1994; Geiser et al, 2005; Körtner et al, 2008; Körtner y Geiser. 2009).

El torpor ha sido propuesto como una importante estrategia de supervivencia para pequeños mamíferos de zonas áridas por favorecer tanto la conservación de agua como la de energía (Geiser, 2004). Más aun, se cree que es uno de los factores que hacen de los pequeños dasyuridos especies exitosas en los desiertos australianos (Morton, 1979; Geiser, 2004). El torpor ha sido documentado también en algunos pequeños roedores sudamericanos como *Calomys musculinus* y *Eligmodontia typus*; ambas especies habitan el desierto de Monte y coexisten con *T. pallidior* (Bozinovic y Rossenman, 1988 a y b).

Por otro lado, en la época invernal, cuando se produce la disminución de artrópodos, las marmosas parecen incorporar a su dieta una mayor proporción de hojas (Capítulo 4). Esto reflejaría una estrategia oportunista muy común en este tipo de ecosistemas (Campos, 1997; Campos et al., 2001). Sin embargo, no consume indistintamente cualquier tipo de hoja sino que prefieren consumir las de algarrobo (Capítulo 4). Además de encontrarse disponibles en el ambiente gran parte del año (ya sea en el árbol o en el suelo), estas hojas son ricas en nitrógeno y han mostrado ser preferidas por la mayoría de las especies de mamíferos del Monte (Campos, 1997; Sassi, 2008).

Si bien el invierno representa un período de gran demanda energética, es a finales de esta época que comienza la etapa reproductiva en *T. pallidior*. Esta estrategia permite que los juveniles comiencen su vida independiente en la estación donde tanto las condiciones climáticas, como la disponibilidad de

alimento son más favorables. Fleming (1973) postula que esto generaría una fuerte presión selectiva dando lugar a una reproducción altamente sincrónica en especies marsupiales que habitan ambientes estacionales. Es así que hacia principios del verano (enero) se produce un pico en la abundancia de marmosas donde alrededor del 80 % de la población está representada por individuos jóvenes. Esta generación de individuos será la que reemplace hacia comienzos de la estación seca a los adultos nacidos el año anterior. Este reemplazo completo de generaciones puede considerarse una evidencia de semelparidad. Si bien esta estrategia es poco común entre los vertebrados, ya ha sido registrada para otras especies de marsupiales didélfidos como *Monodelphis dimidiata*, *Marmosops paulensis* y *Marmosa incana* (Pine et al., 1985; Leiner et al., 2008). Además datos no publicados (Ojeda, com.pers.) de muestreos previos en Ñacuñan, apoyan los datos de éste estudio sobre el reemplazo anual de cohortes.

La semelparidad se vería favorecida en especies que habitan ambientes fuertemente estacionales donde la época favorable es relativamente predecible y lo suficientemente corta como para evitar un segundo evento reproductivo (Braithwaite y Lee, 1979). Si bien hasta el momento se desconocen los tiempos de gestación, lactancia y cuidado de crías en *T. pallidior*, los tiempos requeridos por un mamífero marsupial son mucho más prolongados que los observados en los placentarios (Braithwaite y Lee, 1979; Tyndale-Biscoe, 1979; Morton et al., 1982). Esto debido principalmente a un mayor tiempo de lactancia. Especies marsupiales con tamaños similares a *T. pallidior* pueden registrar entre 70 y 110 días de gestación y lactancia (Eisenberg, 1981; McAllan, 2003).

La alta inversión reproductiva traducida en un elevado número de crías también ha mostrado ser común entre marsupiales semélparos (Pine et al, 1985; Leiner et al., 2008). Si bien nuevos estudios son requeridos para confirmar el tamaño de camada en *T. pallidior*, dado el número de mamas desarrolladas en estas hembras se estima que podría criar hasta 13 crías.

Por otro lado, un marcado dimorfismo sería indicador de un gran esfuerzo reproductivo para el sexo de mayor tamaño (Williams, 1966) tal como se observa en esta población para la hembras de *T. pallidior*. La deteriorada condición física observada en algunas hembras pos lactantes sería otro signo de posible mortalidad pos reproductiva en esta población (Braithwaite y Lee, 1979; Dickman y Braithwaite, 1992; Bradley, 2003; Martins et al., 2006 c). Si bien en la actualidad existen varios ejemplos de marsupiales con esta estrategia, especialmente entre los dasyuridos australianos, la “estricta semelparidad” (mortalidad pos reproductiva de todas las hembras)<sup>1</sup> hasta el momento solo ha sido documentada en unas pocas especies de marsupiales didélfidos (Pine et al., 1985; Leiner et al., 2008). En los dasyuridos en cambio, la completa mortalidad de los individuos se produce únicamente en los machos.

Cockburn (1997) plantea que puede existir una predisposición filogenética hacia la senescencia pos-reproductiva tanto en las especies pertenecientes al clado de los Dasyuridos como los Didélfidos (Leiner et al., 2008). Si bien existiría una restricción filogenética para que se de este tipo de estrategia, la disponibilidad de recursos alimentarios actuaría como la fuerza selectiva por la que se conserva

---

<sup>1</sup> Pine y colaboradores (1985) plantean que en realidad la semelparidad estricta es aquella estrategia donde la mortalidad pos-reproductiva se produce en las hembras. Sugiere el término en inglés “semelseminant” para el caso donde son los machos los que mueren masivamente luego de un único evento reproductivo.

este carácter (Leiner et al., 2008). Esto concuerda con la restringida época de abundancia de alimento (verano) para las marmosas en esta región del Monte, así como con la alta sincronía en la aparición de los juveniles en esta población.

Si bien no puede asegurarse la existencia de semelparidad en *T. pallidior*, son muchos los indicios que hacen pensar en al menos una mortalidad pos-reproductiva de adultos casi completa, particularmente en el caso de las hembras.

La existencia de semelparidad obligada da lugar a ciertas consecuencias en las poblaciones que es importante considerar a la hora de evaluar la situación de la especie en planes de conservación o manejo. Las poblaciones con esta estrategia reproductiva extrema serían más “sensibles” ante disturbios fortuitos (por ejemplo fuego) que causen pérdidas de la totalidad o gran parte de sus individuos. Estudios realizados en Australia muestran que ante un evento en el cual la población de 5 mamíferos (3 roedores y 2 marsupiales) se vio prácticamente eliminada, los roedores en poco tiempo pudieron recuperar sus abundancias iniciales. Sin embargo, para los dos marsupiales la situación fue bien diferente. Pasados los 5 años, una de las especies (*Antechinus stuartii*) se recuperó lentamente pero no al nivel inicial y la otra (*A. swansonii*) aun permaneció ausente luego de ese período (Tyndale-Biscoe, 2005).

Cabe preguntarse entonces, si la estrategia observada en este estudio sería común a todas las poblaciones de *T. pallidior*; y si puede variar en el tiempo respondiendo a cambios en las condiciones ambientales, tal como ocurre con ciertos marsupiales semélparos. *Marmosa incana* por ejemplo, presenta tanto poblaciones iteróparas (a bajas latitudes) como semélparas (a altas latitudes) (Lorini et al., 1994). Por otro lado, el dasyurido *Parantechinus apicalis* mostró

diferencias en las estrategias reproductivas de acuerdo a que tan estables son los recursos alimentarios en el ambiente (Wolfe et al., 2004). Dado el amplio rango latitudinal de distribución de *T. pallidior*, futuros estudios que comparen distintas poblaciones expuestas a diferentes variables ambientales permitirían dar una idea más clara de los mecanismos involucrados, no solo en la reproducción de esta especie, sino en los factores o procesos que llevan a la ocurrencia de esta peculiar estrategia.

### ***Thylamys pallidior* como parte de un ensamble de pequeños mamíferos**

#### ***Marmosas y ratones: coexistencia en el desierto de Monte central***

Los mecanismos que llevan a la coexistencia de las especies han sido un punto de interés frecuente entre los ecólogos de zonas áridas. Gran cantidad de estudios se han realizado principalmente en los desiertos de Norteamérica, mostrando que los roedores presentan segregación en al menos uno de los ejes del nicho al que pertenecen (Kotler y Brown, 1988). Tanto la segregación en hábitat, alimento o en el tiempo, han sido postulados como los mecanismos más importantes por los cuales las especies de mamíferos simpátricos coexisten (Schoener, 1974, Jacksic, 2000).

En el desierto de Monte, numerosos trabajos realizados en los últimos años muestran que tanto la segregación del hábitat, como la diferenciación en el nicho trófico, serían mecanismos importantes que llevan a la coexistencia de las especies de este sistema (Campos, 1997; Gonnet y Ojeda, 1998; Campos et al., 2001; Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni y Ojeda, 2005; Corbalán, 2006; Corbalán y

Debandi, 2006; Tabeni et al., 2007; Corbalán y Debandi, 2009; Ojeda y Tabeni, 2009). Sin embargo, la gran mayoría de los estudios se encuentran referidos principalmente al ensamble de roedores sin tomar en cuenta a *T. pallidior*, único representante marsupial. La gran dificultad en las capturas y las bajas abundancias registradas han hecho que los datos para esta especie resulten anecdóticos o referidos a unos pocos individuos. Por este motivo con el fin de integrar los resultados encontrados en esta tesis acerca del uso de recursos por la marmosa pálida, se realizó además un análisis integrador a nivel de ensamble. Aquí se tomaron en cuenta junto con *T. pallidior*, a los 4 roedores (< 100gr) que habitan el sitio de estudio junto a esta especie: *Graomys griseoflavus* (55,8 g), *Calomys musculus* (22,2 g), *Eligmodontia typus* (17,5 g) y *Akodon molinae* (37,2 g) (Corbalán, 2006).

### **Coexistencia en el tiempo**

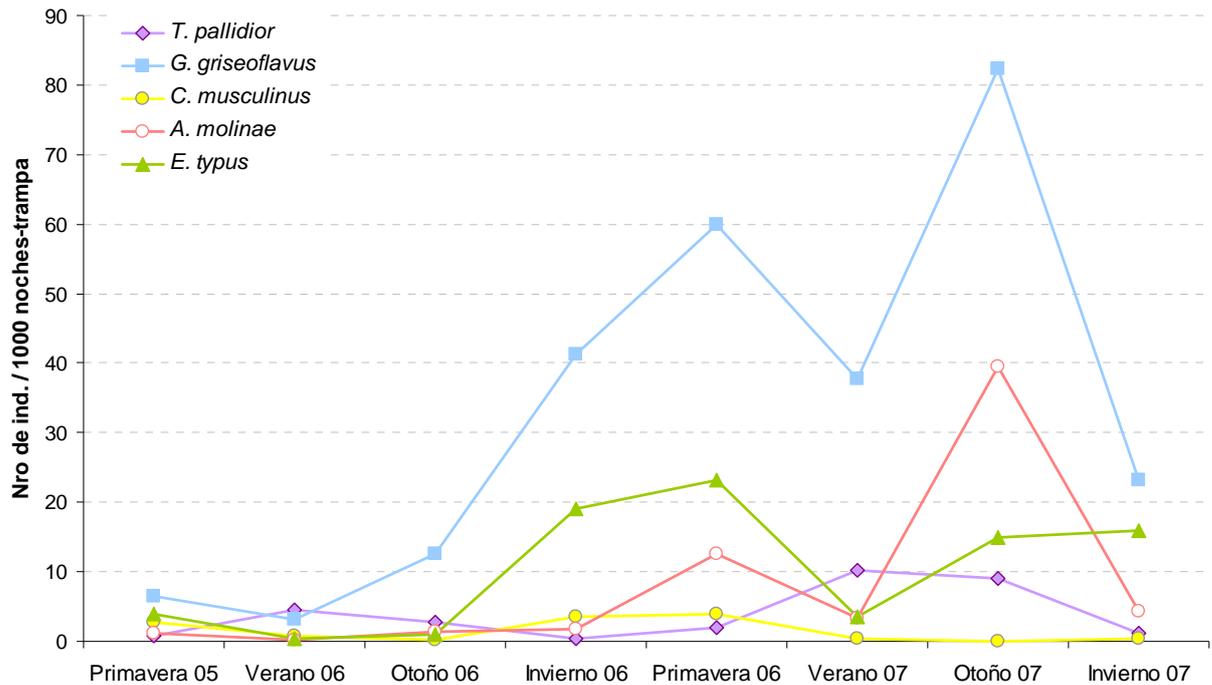
En cuanto a la actividad estacional de las diferentes especies a la escala estudiada en este trabajo, los roedores y las marmosas presentan algunas diferencias. Principalmente se observa que las fluctuaciones en el número de individuos son mucho más marcadas en los roedores que en la marmosa (Figura 5.1). Este patrón se encuentra también en los desiertos australianos donde muchos roedores de un año al siguiente pueden elevar sus abundancias varios órdenes de magnitud (Masters, 1993; Carthew y Keynes, 2000). Los marsupiales en cambio, varían sus abundancias más gradualmente de un año a otro (Masters, 1993; Dickman et al., 2001; Letnic et al., 2005). Esto probablemente se deba a las diferentes historias de vida de ambos grupos de mamíferos (Dickman et al.,

2001). Por un lado, los roedores presentarían una reproducción más oportunista, con tiempos de crianza menores (Morton et al., 1982), posibilidad de producir más camadas por año, respondiendo en forma rápida a cambios en la disponibilidad de recursos (Masters, 1993). Mientras que los marsupiales, requieren más tiempo para lograr nuevas generaciones, el desarrollo es más lento y en el caso de *T. pallidior* producirían una única camada en el año.

Por otro lado, en ambos años la estación con mayor abundancia de roedores resultó el otoño (y en menor medida la primavera) tal como fuera registrado por Corbalán (2004) y Tabeni (2006) en el mismo sitio. Las marmosas, en cambio, presentaron el pico poblacional durante el verano (y en menor medida el otoño). En ambos casos los picos son coincidentes con el ingreso de juveniles a la población (Corbalán, 2004; Capítulo 2). Para los mamíferos euterios la época crítica en cuanto a inversión parental estaría dada por la gestación y el nacimiento de las crías, mientras que para los marsupiales sería la lactancia y el destete e independencia de los juveniles (Tyndale-Biscoe, 1979; 2005). Por lo tanto, es importante que estos períodos coincidan con la época más favorable (verano).

Si bien roedores y marmosas presentan sus mayores capturas en diferentes épocas, el otoño es un período de gran abundancia relativa para todas las especies del ensamble (Figura 5.1; Capítulo 2; Corbalán 2004; Tabeni, 2006). Esto puede explicarse porque 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 (marzo-abril) (Rossi, 2004, obs. pers.). Luego, además de los recursos, tanto las lluvias como la temperatura disminuyen notoriamente lo que podría explicar en cierta medida, la

abrupta caída en el número de capturas de *T. pallidior* ( $\approx$  70-80%) hacia el mes de mayo (Capítulo 2). Por otro lado, la predación sobre los individuos juveniles podría explicar también esta disminución de la población.



**Figura 5.1-** Número de individuos capturados estacionalmente para las 5 especies de pequeños mamíferos que componen el ensamble de Ñacuñán.

### Coexistencia en el espacio

El otoño por lo tanto, sería la época donde se espera que los mecanismos de coexistencia y segregación se vean más acentuados. Los resultados de un análisis de correspondencia canónico durante la estación seca, muestran que las especies del ensamble se asocian a diferentes variables ambientales sugiriendo un grado de segregación en el hábitat (Figura 5.2).

A diferencia de lo observado en los roedores, para *T. pallidior* no sería importante el tipo de hábitat (ej. jarillal, algarrobal o medanos) como factor para la selección del ambiente que utiliza. En cambio, la selección se produce a nivel de la estructura de determinadas áreas dentro de esos hábitats (Capítulo 3). En este estudio las abundancias de marmosas fueron mejor explicadas por las áreas de mayor tamaño (1ha) que por las más pequeñas (4 m<sup>2</sup>). Esto puede relacionarse tal vez con los tamaños de sus áreas de acción. Si bien fueron pocos los individuos para los cuales se pudo estimar un área de uso, los resultados mostraron que en unos pocos días los individuos pueden recorrer entre 1200 y 2200 m<sup>2</sup>. Con lo cual la estructura de parches tan pequeños (4m<sup>2</sup>) podría resultar irrelevante para los individuos que recorren distancias mucho mayores.

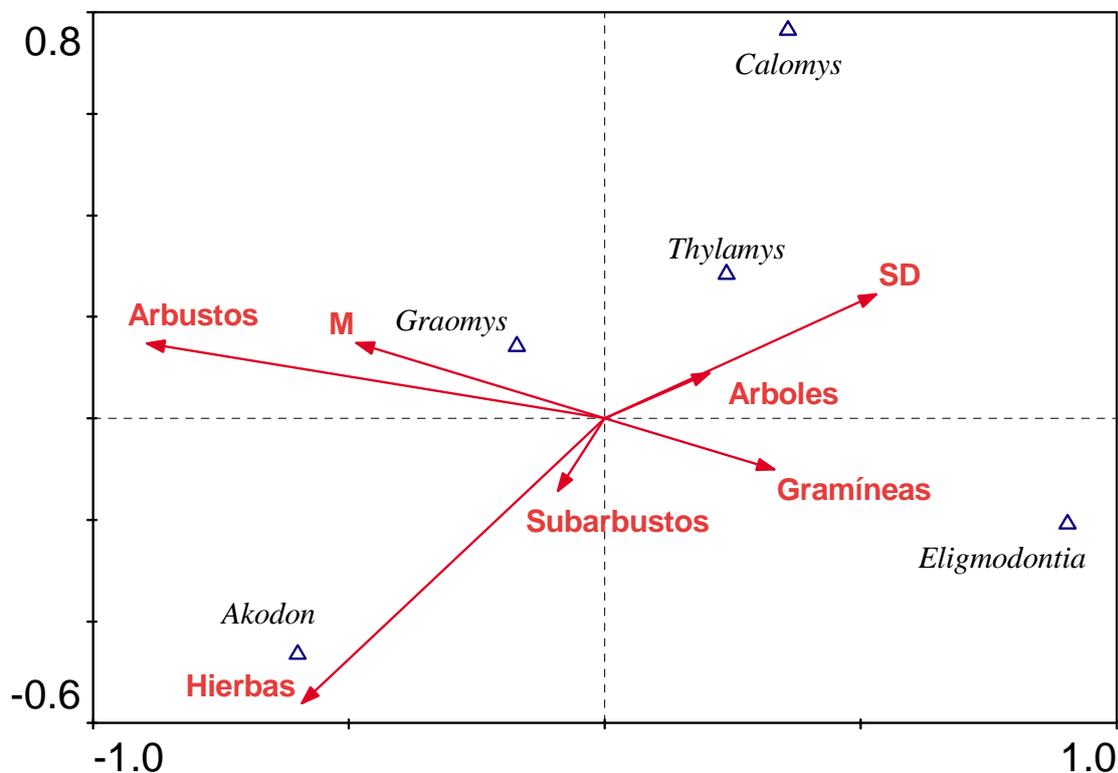
Durante la estación seca, las marmosas se encuentran asociadas a ambientes abiertos pero con presencia de árboles (Figura 5.2) lo cual no es llamativo dado el hábito escansorial de esta especie y la preferencia por utilizar algarrobos para desplazarse en el estrato vertical (Capítulo 3). Esta especie arbórea abundante en el Monte, también ha sido seleccionada frente a otras especies vegetales, como parte de la dieta de *T. pallidior* (Capítulo 4).

Por otro lado, la preferencia por ambientes con baja cobertura vegetal ya había sido sugerida por Corbalán (2004) en un estudio en el cual siguió algunos individuos mediante polvos luminosos. Además, en esta época las marmosas se asocian a ambientes de baja complejidad (abiertos) y cobertura de gramíneas (Capítulo 3). Si bien estos parches no proporcionarían una gran protección contra predadores aéreos como las aves rapaces, es probable que estos sitios algo riesgosos le provean a las marmosas alguna fuente de alimento no presente en

otros parches, o bien que ellas sean más eficientes que otras especies al explotarlos.

La dieta principalmente insectívora es una de las principales diferencias de *T. pallidior* con el resto de los integrantes del ensamble, a excepción de *A. molinae* (Capítulo 4; Campos, 1997; Campos et al., 2001). Sin embargo como se verá más adelante ambas especies muestran segregación de nicho en otro de sus ejes: el espacio.

Otra de las especies que, al igual que *T. pallidior*, se asocia a ambientes abiertos es *E. typus*. Este pequeño roedor ha sido descrito como representativo de los médanos, siendo la especie dominante en este hábitat (Corbalán, 2004; Corbalán, 2006; Tabeni y Ojeda, 2003; Tabeni et al., 2007). Al igual que las marmosas (GLMs, Capítulo 3), este roedor se asociaría a la cobertura de pastos pero utilizaría mayormente el suelo para desplazarse, aunque puede ocasionalmente trepar a bajas alturas (Figura 5.2 y 5.3; Orofino et al., 1998; Albanese datos no publicados). *E. typus* además presenta una dieta mayormente omnívora-herbívora consumiendo gran variedad de ítems (Campos et al., 2001; Giannoni et al., 2005); y si bien incorpora artrópodos a su dieta, estos no serían su principal fuente de alimento como lo son para *T. pallidior*.



**Figura 5.2-** Resultado del análisis de correspondencia canónica donde se representa la asociación entre la abundancia de los pequeños mamíferos con diferentes variables ambientales en la estación seca.

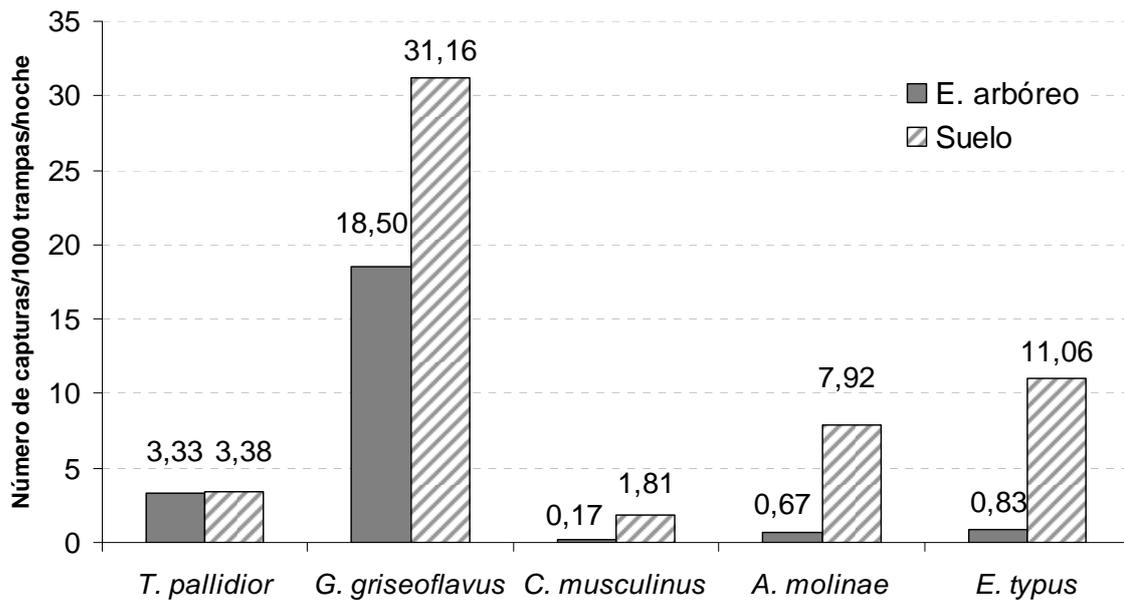
El resto de los roedores del ensamble en cambio, son especies que prefieren ambientes más cerrados (Tabeni y Ojeda, 2003; Corbalán, 2006). *G. griseoflavus* es la especie más abundante y se asocia mayormente a arbustos y suelo cubierto por mantillo (Figura 5.2). Corbalán (2004; 2006) encontró que en Ñacuñan esta especie selecciona principalmente los algarrobales, pero ha sido caracterizada como generalista por otros autores ya que habita gran diversidad de hábitats (Rosi, 1983; Gonnet y Ojeda, 1998). Si bien *G. griseoflavus* es un hábil trepador, en este estudio encontramos que utiliza en mayor medida el suelo que el estrato vertical (Figura 5.3). A diferencia de *T. pallidior* quien se desplaza

preferentemente por los estratos altos de algarrobos (Capítulo 3), *G. griseoflavus* lo hace preferentemente por los estratos más bajos (< 90 cm), tanto de arbustos como de árboles sin seleccionar la especie (Albanese en preparación). Sin embargo, ocasionalmente puede observarse desplazándose a más de 2 mts de altura (Obs. pers.). Finalmente este es el roedor múrido más herbívoro del ensamble con una estrategia principalmente folívora.

Sin bien *A. molinae* presenta una dieta similar a *T. pallidior* en cuanto a la tendencia de ambas especies a la insectivoría, los requerimientos de hábitat mostraron ser diferentes. En este análisis *A. molinae* se encuentra asociado a arbustos bajos y hierbas (Figura 5.2), coincidentemente con lo observado por otros autores (Gonnet y Ojeda; 1998; Corbalán, 2004; Tabeni, 2006). Esta especie habita preferentemente ambientes de vegetación densa como son los arbustales de jarilla en el Monte (Corbalán, 2006; Tabeni et al., 2007). Se observó además una relación negativa entre el número de capturas de este roedor y las marmosas. Si bien este estudio no nos permite establecer la existencia de alguna interacción competitiva, este dato podría ser un indicio de segregación en el espacio de dos especies que presentan dietas similares (mayormente insectívoras) (Campos et al., 2001; Capítulo 4). Esta partición del eje espacial puede resultar acentuada por un uso diferencial del eje vertical del ambiente, ya que *A. molinae* es un roedor con hábitos fuertemente cursoriales (Figura 5.3; Ojeda y Tabeni, 2009; Albanese en preparación). Además, la menor abundancia relativa de *A. molinae* en los médanos (Albanese datos no publicados) podría ayudar a explicar el menor uso de *T. pallidior* del estrato arbóreo en este hábitat.

Dickman (1989 a) encontró que en un sitio donde dos especies de antechinus (dasyuridos) coexisten y compiten por el alimento, al disminuir la abundancia de una de ellas, la otra especie disminuye su actividad en el estrato vertical. Por lo tanto, experimentos de remoción de individuos en el sitio de estudio (Ñacuñan), así como estudios de comportamiento en cautiverio, serían necesarios para sustentar la hipótesis de competencia en estas especies de micromamíferos.

*C. musculus* presentó abundancias bastante menores que el resto de los micromamíferos dificultando la interpretación de los resultados. Sin embargo trabajos anteriores muestran que esta especie, al igual que *A. molinae*, muestra diferencias en el uso del hábitat con *T. pallidior*. *C. musculus* se encuentra preferentemente en ambientes con vegetación densa y seleccionaría los arbustales de jarilla como hábitats de mayor calidad (Corbalán, 2006; Corbalán et al., 2006; Tabeni, 2006). Si bien utiliza en alguna medida el estrato vertical, no superaría los 50 cm de altura (Corbalán y Debandi, 2009). Otra diferencia con *T. pallidior* es la dieta omnívora con una tendencia a la granivoría (Campos et al., 2001). Las marmosas en cambio consumen una baja proporción de semillas y probablemente la aparición de este ítem en las heces se asocie al consumo de frutos (Capítulo 4).



**Figura 5.3-** Abundancia relativa de micromamíferos en el estrato arbóreo y en el suelo durante los períodos 2005-2007 en Ñacuñan, Mendoza.

**En conclusión**, este trabajo refuerza estudios previos en los cuales se sugiere una segregación tanto espacial, trófica y en menor medida temporal en las especies que componen este ensamble de micromamíferos. Además presenta fuertes evidencias de un mecanismo adicional de partición de recursos como es un diferente uso del espacio vertical, mostrando la importancia de estudios que consideren los espacios en tres dimensiones.

Finalmente, esta tesis constituye el primer estudio dedicado a investigar integralmente la ecología e historia natural de la marmosa pálida, *Thylamys pallidior*. Si bien la mayoría de las especies marsupiales en Sudamérica se encuentran restringidas a ambientes húmedos y tropicales, unas pocas especies también poseen la capacidad de adaptarse a ambientes tan extremos como son

los desiertos. Estrategias como la fuerte estacionalidad de la población, la alta sincronía reproductiva, la disminución de la actividad en épocas desfavorables (gracias al torpor y almacenamiento de grasa), la minimización en la pérdida de agua a través de la concentración de orina y la independencia de la ingesta de agua libre, todo esto permite a estos pequeños marsupiales hacer frente a condiciones ambientales tan heterogéneas como extremas que caracterizan al desierto de Monte.



### ***Nuevas preguntas que surgen de la tesis***

A partir de esta tesis surgen una serie de preguntas que pueden generar futuras líneas de investigación:

- ❖ ¿Es la abundancia de artrópodos realmente un factor regulador de la población de *T. pallidior*?

Para contestar esta pregunta serían necesarios por ejemplo, experimentos en campo de adición de alimento tal como fueran realizados en Australia para marsupiales dasyuridos (Dickman, 1989).

- ❖ ¿Cuál es la causa de las bajas recapturas observadas en *T. pallidior*? ¿Es esta una especie nómada como se observa en gran parte de los marsupiales dasyuridos en los desiertos de Australia?

En este caso sería interesante realizar estudios de seguimiento de individuos mediante telemetría (Dickman et al, 1995; Haythornthwaite y Dickman. 2006).

Estudios de este tipo permitirían además encontrar los sitios de nidificación de la especie pudiendo contestar otras preguntas relacionadas:

- ❖ ¿Qué sucede con los individuos durante la etapa desfavorable (invierno)?
- ❖ ¿Son estos nidos compartidos con otros individuos?
- ❖ ¿Qué tiempos lleva la crianza de la progenie?

Dado el amplio rango de distribución latitudinal de la especie:

- ❖ ¿Existe una variación espacial en la estrategia reproductiva entre diferentes poblaciones expuestas a diferentes factores ambientales?

- ❖ ¿Se mantiene el mismo patrón estacional de la población a lo largo del todo el gradiente latitudinal?

El estudio de poblaciones distintas, ubicadas en extremos de la distribución de la especie, por ejemplo, permitiría además tener una idea más clara de los factores que regulan la reproducción de esta especie. Resulta interesante además responder si la estrategia reproductiva es facultativa u obligada.

Por otro lado, estudios en cautiverio (fisiológicos y comportamentales) permitirán responder otras preguntas como:

- ❖ ¿Qué factores desencadenan el torpor en *T. pallidior*? ¿Qué papel cumple esta estrategia en la reproducción?
- ❖ ¿Cuál es el papel de la grasa caudal?
- ❖ ¿Qué factores desencadenan el inicio de la época reproductiva?
- ❖ ¿Existen evidencias hormonales (por ejemplo aumento de la actividad adrenocortical) que reflejen el estrés fisiológico descrito en los machos de especies con mortalidad pos-reproductiva?
- ❖ ¿Es la especie monoéstrica o poliéstrica?
- ❖ ¿Cuáles son los tiempos requeridos por las marmosas desde la gestación hasta el destete?

Finalmente a nivel de comunidad:

- ❖ ¿Es la competencia un factor importante en la estructuración de este ensamble? Experimentos de remoción de especies y estudios comportamentales en cautiverio serían necesarios para abordar esta pregunta.

# ***BIBLIOGRAFÍA***

❧

**BIBLIOGRAFIA**

- Abraham, E., H.F. del Valle, F. Roig, L. Torres, J.O. Ares, F. Coronato y R. Godagnone (2009). Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environment* 73: 144-153.
- Amico, G.C., M.A. Rodríguez-Cabal y M. A. Aizen (2009). The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecologica* 35: 8-13.
- Amico, G.C. y M. Aizen (2000). Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408: 929–930.
- Astúa, D. y N. O. Leiner (2008). Tooth eruption sequence and replacement pattern in woolly opossums, genus *Caluromys* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Journal of Mammalogy* 89: 244-251.
- Astúa, D. y L. Geise (2006). Early reproductive onset in the white-eared opossum, *Didelphis albiventris* Lund, 1840 (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalian Biology* 71: 299–303.
- August, P.V. (1983). The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507.
- Barnes, R. (1977). The special anatomy of *Marmosa robinsoni* en: *The Biology of Marsupials* (Ed. Hunsaker II, D.) Academic Press New York, 387-413 pp.
- Barros, C.S., R. Crouzeilles y F.A.S. Fernandez (2008). Reproduction of opossums *Micoureus paraguayanus* and *Philander frenata* in a fragmented Atlantic Forest landscape in Brazil: Is seasonal reproduction a general rule for Neotropical marsupials? *Mammalian Biology* 73: 463-467.
- Begon, M., C.R. Townsed y J.L. Harper. (2006). *Ecology from individuals to ecosystems*. Fourth Edition. Blackwell Publishing.

- Birney, E.C., J.A. Monjeau, C.J. Phillips, R.S. Sikes y I. Kim. (1996). *Lestodelphys halli*: new information on a poorly known Argentine marsupial. *Mastozoología Neotropical* 3:171–181.
- Bisigato, A.J., P.E. Villagra, J.O. Ares y B.E. Rossi. (2009). Vegetation heterogeneity in the Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environment* 73: 182-191.
- Boonstra, R. (2005). Equipped for life: the adaptative role of the stress axis in male mammals. *Journal of Mammalogy* 86:236-247.
- Bos, D.G. y S.M. Carthew (2001). Population ecology of *Ningau yvonneae* (Dasyuridae: Marsupialia) in the Middleback Ranges, Eyre Peninsula, South Australia. *Wildlife Research* 28:507-515.
- Bos, D. G., S.M. Carthew y M.F. Lorimer (2002). Habitat selection by the small dasyurid *Ningau yvonneae* (Marsupialia: Dasyuridae) in South Australia. *Austral Ecology* 27:103–109.
- Bos, D. G. y S. M. Carthew (2003). The influence of behaviour and season on habitat selection by a small mammal. *Ecography* 26: 810-820.
- Bozinovic, F., J.L.P. Muñoz, D.E. Naya y A. P. Cruz-Neto (2007). Adjusting energy expenditures to energy supply: food availability regulates torpor use and organ size in the Chilean mouse-opossum, *Thylamys elegans*. *Journal of Comparative Physiology Part B* 177: 393-400.
- Bozinovic, F., G. Ruiz y M. Rosenmann (2005). Energetics, thermoregulation and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 199–206.
- Bozinovic, F. y M. Rosenmann (1988 a). Daily torpor in *Calomys musculus*, a South American rodent. *Journal of Mammalogy*. 69: 150-152.
- Bozinovic, F. y M. Rosenmann (1988 b). Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 91:195-202.

- Bradley, A. J. (2003). Stress, hormones and mortality in small carnivorous marsupials en: *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials* (Eds. M. Jones, C. Dickman y M. Archer). CSIRO Publishing, Melbourne, Australia. Pp. 250–263.
- Braithwaite, R.W., A. Cockburn y A.K. Lee (1978). Resource partitioning by small mammals in lowland heath communities of south-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 3: 423-445.
- Braithwaite, R. W., y A. K. Lee (1979). A mammalian example of semelparity. *The American Naturalist* 113:151–155.
- Braun, J.K., R. A. Van Den Bussche, P.K. Morton y M.A. Mares (2005). Phylogenetic and biogeographic relationships of mouse opossums *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in Southern South America. *Journal of Mammalogy* 86: 147-159.
- Bronson, F.H. y P.D. Heideman (1994). Seasonal regulation of reproduction in mammals en: *The Physiology of Reproduction*. 2<sup>nd</sup> Ed. (Eds. E. Knobil y J.D. Neill) Raven Press, Ltd., NY.
- Brown, J. H. y G. Lieberman (1973). Resource utilization and coexistence of seed-eating rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.
- Brown, J.H, y J.C. Munger (1985). Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology* 66: 1545-1563.
- Brown, J.H. (1989). Desert rodent community structure: a test of four mechanism 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.
- Brown, J.H. y E.J. Heske (1990). Temporal changes in Chihuahuan Desert rodent community. *Oikos*. 59: 290-302.

- Brown, J.H. y S.K.M. Ernest (2002). Rain and rodents: complex dynamics of desert consumers. *Bioscience* 52: 979-987.
- Brown, J., V. Morales y K. Summers (2009). Home range size and location in relation to reproductive resources in poison frogs (Dendrobatidae): a Monte Carlo approach using GIS data. *Animal Behavior* 77: 547-554.
- Busch M. y F.O. Kravetz (1991). Diet composition of *Monodelphis dimidiata* (Marsupialia, Didelphidae). *Mammalia* 55: 619-621.
- Cabrera, A.L. (1976). Regiones fitogeográficas Argentinas en: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. (Ed. W.F. Kugler). Tomo 2 (1). Buenos Aires: Editorial ACME.
- Cáceres, N. C., I.R. Ghizoni-JR y M.E. Graipel (2002). Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia* 66: 331-340.
- Cáceres, N.C., R.P. Napoli, W.H. Lopes, J. Casella y G.S. Gazeta (2007). Natural history of the marsupial *Thylamys macrurus* (Mammalia, Didelphidae) in fragments of savannah in southwesterd Brazil. *Journal of Natural History* 41: 29-32.
- Campos, C. M. (1997). Utilización de recursos alimentarios por mamíferos medianos y pequeños del desierto del Monte. Tesis doctoral Universidad Nacional de Córdoba.
- Campos, C. M., R. A. Ojeda, S. Monge, y M. Dacar (2001). Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26: 142-149.
- Carmignotto, A.P. y T. Monfort (2006). Taxonomy and distribution of the Brazilian species of *Thylamys* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mammalia* 70:126-144.

- Carthew, S.M. y T. Keynes (2000). Small mammals in a semi-arid community, with particular reference to *Ningui yvonneae*. *Australian Mammalogy* 22:103-109.
- Carvalho, F. M. V., P.S. Pinheiro, F. A. S. Fernandez y J.L. Nessimian (1999). Diet of small mammals in the Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociencias Juis de Fora* 1:91-101.
- Carvalho, F.M.V., F.A.S. Fernandez y J.L. Nessimian (2005). Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mammalian Biology* 70: 366-375.
- Casella, J. y N.C. Cáceres (2006). Diet of four small mammals species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 1: 5-11.
- Cockburn, A. (1997). Living slow and dying young: senescence in marsupials en *Marsupial biology: recent research, new perspectives* (Eds. N. Saunders y L. Hinds). University of New South Wales Press, Sydney, Australia. Pp. 163–174.
- Conover, W.J. (1999). *Practical Nonparametric Statistics*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Cooper, C.E., B.M. McAllan y F. Geiser (2005). Effect of torpor on the water economy of an arid-zone marsupial, the stripe-faced dunnart (*Sminthopsis macroura*). *Journal of Comparative Physiology B* 175: 323-328.
- Coppeto, S.A., D.A. Kelt, D.H. Van Vuren, J.A. Wilson y S. Bigelow (2006). Habitat associations of small mammals at two spatial scales in the northern Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy* 87: 402-413.
- 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. y R.A. Ojeda (2004). Spatial and temporal organization of small mammal communities in Monte desert, Argentina. *Mammalia* 68: 5-14.
- Corbalán V. y R.A. Ojeda (2005). Áreas de acción en un ensamble de roedores del desierto del Monte (Mendoza, Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12:145-152.
- Corbalán, V. (2006). Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environment* 65: 102-110.
- Corbalán, V. y G. Debandi (2006). Microhabitat use by *Eligmodontia typus* (Rodentia: Muridae) in the Monte Desert (Argentina). *Z. Säugertierkunde*. 71: 124-127.
- Corbalán, V., S. Tabeni y R. A. Ojeda (2006). Assessment of habitat quality for four small mammal species of the Monte Desert, Argentina. *Mammalian Biology* 71: 227-237.
- Corbalán V. y G. Debandi (2009). Evaluating microhabitat selection by *Calomys musculus* (rodentia: cricetidae) in western Argentina using luminous powders. *Mastozoología Neotropical* 16: 205-210
- Cox, M.P.G., C.R. Dickman y W. Cox (2000). Use of habitat by the black rat (*Rattus rattus*) at the North Head, New South Wales: an observational and experimental study. *Austral Ecology* 25: 375-385.
- Creighton, G.K. y A.L. Gardner (2007). Genus *Thylamys* en: *Mammals of South America, Volumen 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Eds. A. L. Gardner). The University of Chicago Press, Chicago and London. Pp 107-117.
- Chen, X., C.R. Dickman y M.B. Thompson (1998). Diet of mulgara, *Dasyercus cristicauda* (Marsupialia: Dasyuridae), in the Simpson Desert, central Australia. *Wildlife Research* 25: 233-244.
- Churchfield, S. (1982). Food availability and diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain. *Journal of Animal Ecology* 51: 15-28.

- Dacar, M.A y S.M. Giannoni. (2001). A simple method of preparing reference slides of seeds. *Journal of Range Management* 54:191-193.
- De Vos, A. (1975). Some observations on ecological adaptation of desert rodents and suggestions for further research work en: *Rodents in desert environment*. (Eds. Prakash, I. y P.K. Ghosh). 624pp.
- Diaz, G.B., R.A. Ojeda y M. Dacar (2001). Water conservation in the South American desert mouse opossum, *Thylamys pusilla* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 130: 323-330.
- Diaz, M.M. y D.A. Flores (2008). Early reproduction onset in four species of Didelphimorphia in the Peruvian Amazonia. *Mammalia* 72:126-130.
- Dickman, C.R. y D.P. Woodside (1983). A test of a competition model with reference to three species of small mammals in south-eastern Australia. *Oecologia* 60: 127-134.
- Dickman, C.R. (1988). Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals. *Ecology* 69: 569-580.
- Dickman, C.R. (1989 a). Patterns in the structure and diversity of marsupial carnivore communities. En: D.W. Morris, Z. Abramsky, B.J. Fox & M.R. Willig (eds). *Patterns in the Structure of Mammalian Communities*. Texas Tech University Press, Lubbock. Pp. 241-251.
- Dickman, C.R. (1989 b). Demographic responses of *Antechinus stuartii* (Marsupialia) to supplementary food. *Australian Journal of Ecology* 14: 387- 398.
- Dickman, C.R. y R. W. Braithwaite (1992). Postmating mortality of males in the Dasyurid Marsupials, *Dasyurus* and *Parantechinus*. *Journal of Mammalogy*, 73: 143-147

- Dickman, C. R., F. Downey y M. Prevadec (1993). The hairy footed dunnart, *Sminthopsis hirtipes* (Marsupialia, Dasyuridae) in Queensland. *Australian Mammalogy* 16: 69-72
- Dickman, C.R. (1995). Diets and habitat preferences of three species of crocidurine shrews in arid southern Africa. *Journal of Zoology* 237: 499-514.
- Dickman, C.R., M. Prevadec y F.J. Downey (1995). Long-range movements of small mammals in arid Australia: implications for land management. *Journal of Arid Environment* 31:441-452.
- Dickman, C.R., P.S. Mahon, P. Masters y D.F. Gibson (1999). Long-term dynamics of rodent populations in arid Australia: the influence of rainfall. *Wildlife Research* 26: 389-403.
- 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.
- Eisenberg, J.F. (1981). The mammalian radiation, an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. The University of Chicago Press.
- Eisenberg, J.F y K.H. Redford (1999). Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. Vol.3. The University of Chicago Press.
- Emmons, L.H. y F. Feer (1999). Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical. Una guía de campo. Ed. FAN Bolivia.
- Ernest, S.K.M., J.H. Brown y R.R. Paramenter (2000). Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *OIKOS* 88:470-482.
- Estrella, H., J. Boshoven y M. Tognelli (2001). Características del clima regional y de la Reserva de Ñacuñán en: El desierto de Monte: La Reserva de la Biosfera de Ñacuñán. (Eds: S. Claver y S. Roig-Juñent.) 25-33pp.

- Farmer, C.G. (2003). Reproduction: The adaptative signifacance of endothermy. *The American Naturalist* 162: 826- 840.
- Finlayson, G.R., E.M. Vieira, D. Priddel, R. Wheeler, J. Bentley y C.R. Dickman (2008). Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: A case study using medium-sized marsupials. *Biological Conservation* 141: 320-331.
- Fisher, D.O. y C.R. Dickman (1993). Diets of insectivorous marsupials in arid Australia: selection for prey type, size or hardness? *Journal of Arid Environments* 25: 397-410.
- Fleming, T. H. (1973). The reproductive cycles of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy* 54:439–455.
- Flores, D.A., M.M. Diaz y R.M. Barquez (2000). Mouse opossums (*Didelphimorphia*, *Didelphidae*) of northwestern Argentina: Systematics and distribution. *Zeitschrift für Säugetierkunde*. 65: 1-19.
- Flores, D. (2003). Estudio sistemático y zoogeográfico de los marsupiales argentinos (*Mammalia*, *Marsupialia*). Tesis Doctoral Universidad Nacional de Tucumán.
- Flores, G. E., S.J. Lagos y S. Roig Juñet (2004). Artrópodos epígeos que viven najo la copa del algarrobo (*Prosopis flexuosa*) en la reserva de Telteca (Mendoza, Argentina). *Multequina* 13: 71-90.
- Flores, D.A. (2006). Orden *Didelphimorphia* en: *Mamíferos de Argentina, Sistemática y Distribución*. (Eds. R.M. Barquez, M. Diaz y R.A. Ojeda). Pp 31-45
- Flores, D.A., M. Díaz y R.M. Barquez (2007). Systematics and distribution of marsupials in Argentina: a review. *University of California Publications in Zoology* 134:579-669.

- Flores, D.A., R.M. Barquez y M.M. Díaz (2008). A new species of *Philander* Brisson, 1762 (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalian Biology* 73:14-24.
- Fox, B.J. y E. Archer (1984). The diets of *Sminthopsis murina* and *Antechinus stuartii* (Marsupialia: Dasyuridae) in sympatry. *Australian Wildlife Research* 11: 235-248.
- French, N.R. (1975). Activity patterns of desert rodents en: *Rodents in desert environments*. (Eds: Prakash, I. y Ghosh, P.K) *Monographiae Biologicae*, vol. 28. Dr. W. Junk b.v. publishers The Hague.
- 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.
- Fuentes, E. R. y C. Campusano (1985). Pest outbreak and rainfall in the semi-arid region of Chile. *Journal of Arid Environment* 8:67-72.
- Gallardo-Santis, A., J.A. Simonetti y R. Vasquez (2005). Influence of tree diameter on climbing ability of small mammals. *Journal of Mammalogy* 86: 969-973.
- Gardner, A.L. (2005). Order Didelphimorphia en: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (Eds. D.E. Wilson y D.M. Reeder). Third ed. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. Pp. 3-18.
- Gardner, A.L. (2007). Cohort Marsupialia en: *Mammals of South America, Volumen 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (Eds. A. L. Gardner). The University of Chicago Press, Chicago and London. Pp 1-11.
- Geiser, F. (1994). Hibernation and daily torpor in marsupials: a review. *Australian Journal of Zoology* 42: 1-16.

- Geiser, F. (2004). The role of torpor in the life of Australian arid zone mammals. *Australian Mammalogy* 26: 125-134.
- Geiser, F., B.M. McAllan y R.B. Brigham (2005). Daily torpor in a pregnant dunnart (*Sminthopsis macroura*, Dasyuridae: Marsupialia). *Mammalian Biology* 70: 117-121.
- Giannoni, S.M., C.E. Borghi, M. Dacar y C.M. Campos (2005). Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the Monte (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12: 181-187.
- Gibson, D.F. y J.R. Cole (1992). Aspects of the ecology of the mulgara, *Dasyercus cristicauda* (Marsupialia: Dasyuridae) in the Northern Territory. *Australian Mammalogy*, 15: 105-112.
- Gonnet, J.M. y R.A. Ojeda (1998). Habitat use by small mammals in arid Andean foothills of Monte desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 38: 349-357.
- Greenwood, J.J.D. (1996). *Ecological census techniques, a handbook* (Ed. W.J. Sutherland) Cambridge University Press.
- Hallet, J.G. (1982). Habitat selection and the community matrix of desert small-mammal fauna. *Ecology* 63:1400-1410.
- Harney, B.A. y R. D. Dueser (1987). Vertical stratification of activity of two *Peromyscus* species: An experimental analysis. *Ecology* 68: 1084-1091.
- Hayne, D.W. (1949). Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30: 1-18.
- Haythornthwaite, A. y C.R. Dickman (2006 a). Distribution, abundance and individual strategies: a multi-scale analysis of dasyurid marsupials in arid central Australia. *Ecography* 29: 285-300.
- Haythornthwaite, A. y C.R. Dickman (2006 b). Long-distance movements by a small carnivorous marsupial: how *Sminthopsis youngsoni* (Marsupialia:

- Dasyuridae) uses habitat in an Australian sandridge desert. *Journal of Zoology* 270: 543-549.
- Heinemann K.M., N. Guthmann, M. Lozada y J.A. Monjeau (1995). Area de actividad de *Abrothrix xanthorhinus* (Muridae, Sigmodontinae) e implicancias para su estrategia reproductiva. *Mastozoología Neotropical* 2:23-30.
- Hershkovitz, P. (1962). Evolution of Neotropical cricetine rodents (muridae) with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana, Zoology* 46:1-524.
- Hershkovitz, P. (1972). The recent mammals of the Neotropical Region: a zoogeographic and ecological review en: *Evolution, mammals and southern continents* (Eds. Keast, A, F. C. Erk, y B. Glass). State University of New York Press, Albany. Pp. 311-431
- Hobbs N.T. y D.C. Bowden (1982). Confidence intervals on food preference indices. *Journal of Wildlife Management* 46: 505-507.
- Holechek J. L. y B.D. Gross (1982). Evaluation of different calculation procedures for microhistological analysis. *Journal of Range Management* 35: 721-3.
- Hoover, K.D, W.G. Whitford y P. Flavill (1977). Factors influencing the distribution of two species of *Perognathus*. *Ecology* 58: 877-884.
- Horovitz I, T. Martin, J. Bloch, S. Ladeveze, C. Kurz y M.R. Sanchez Villagra (2009). Cranial Anatomy of the Earliest Marsupials and the Origin of Opossums. *PLoS ONE* 4(12): e8278. doi:10.1371/journal.pone.0008278
- Hunsaker, D. II. (1977). Ecology of New World Marsupials en: *The Biology of Marsupials* (D. Hunsaker, II, ed.) Academic Press New York. Pp. 95-156.
- Iriarte, J.A., L.C. Contreras y F.M. Jacksic (1989). A long-term study of a small-mammal assemblage in central chilean matorral. *Journal of Mammalogy* 70: 79-87.

- Jacksic, F.M., J.L. Yáñez y E.R. Fuentes (1981). Assessing a small mammal community in Central Chile. *Journal of Mammalogy* 62:391-396.
- Jacksic, F.M. (1986). Predation upon small mammals in the shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:209-221.
- Jaksic, F.M., S.I. Silva, P.L. Meserve y J.R. Gutierrez (1997). A long-term study of vertebrate responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* 78:341–354.
- Jacksic, F. (2000). *Ecología de Comunidades*. Ed. Universidad Católica de Chile.
- Jenrich, R.I. y F.B. Turner (1969). Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology* 22: 227-237.
- Johnson, D.H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preferences. *Ecology* 61: 65-71.
- Jorgensen, E.E. y S. Demarais (1999). Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80: 421-429.
- Jorgensen, E.E. (2004). Small mammal use of microhabitat reviewed. *Journal of Mammalogy* 85: 531-539.
- Kardong, K.V. (1998). *Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution*. WCB McGraw-Hill.
- Kelt, D. A., J.H. Brown, E.J. Heske, P.A. Marquet, S.R. Morton, J.R.W. Reid, K. A. Rogovin y G. Shembrot (1996). Community structure of desert small mammals: comparison across four continents. *Ecology* 77:746-761.
- Kelt, D.A., K.A. Rogovin, G. Shembrot y J.H. Brown (1999). Patterns in the structure of Asian and North American deserts small mammal communities. *Journal of Biogeography* 26: 825-841.

- Kenagy, G.T. (1973). Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyd rodent community. *Ecology* 54: 1201-1219.
- Kenagy, G.T., R.F. Nespolo, R.A. Vazquez y F. Bozinovic (2002). Daily and seasonal limits of time and temperature to activity of degus. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 567-581.
- Kerley, G.I.H. y W.G. Whitford (1994). Desert-dwelling small mammals as granivores: Intercontinental variations. *Australian Journal of Zoology* 42: 543-555.
- Körtner, G., C.R. Pavey y F. Geiser (2008). Ecological physiology of small arid zone marsupials in relation to its thermal environment in: *Hypometabolism in animals: torpor, hibernation and cryobiology*. (Eds. Lovegrove B.G., McKechnie A.E.) 13th International Hibernation Symposium. University of KwaZulu-Natal, Pietermaritzburg. pp 263-270.
- Körtner, G. y F. Geiser (2009). The key to winter survival: daily torpor in small arid-zone marsupial. *Naturwissenschaften* 96: 525-530.
- Kotler, B.P. (1984). Predation risk and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65: 689-701.
- Kotler, B.P. (1985). Microhabitat utilization in desert rodents: a comparison of two methods of measurement. *Journal of Mammalogy* 66: 374-378.
- 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.
- Kozakiewicz, M. y A. Szacki (1995). Movements of small mammals in a landscape: patch restriction or nomadism? En: *Landscape approaches in mammalian ecology and conservation* (Ed. W.Z. Lidicker). Minneapolis, University of Minnesota. Pp 78-94.

- Krebs, C.J. (1966). Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 36:239-273.
- Krebs, C.J. (2002). Beyond population regulation and limitation. *Wildlife research* 29: 1-10.
- Krebs, C.J. y D. Berteaux (2006). Problems and pitfalls in relating climate variability to population dynamics. *Climate Research*. 32: 143-149.
- Krueger, W.C. (1972). Evaluating animal forage preference. *Journal of Range Management* 25: 471-75.
- Labraga, J.C. y R. Villalba (2009). Climate in the Monte Desert: Past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environment* 73: 154-163.
- Lagos, S.J. (2003). Diversidad biológica de las comunidades de artrópodos epígeos en áreas pastoreadas y no pastoreadas del Monte (Argentina). Tesis Doctoral. Programa de Postgrado en Ciencias Biológicas (PROBIOL) Universidad Nacional de Cuyo.
- Lavrov, N.F. (1943). Contribution to the biology of the common shrew (*Sorex araneus* L.). *Zoologicheskii zhurnal* 22: 361-364.
- Layne, J.N. (1970). Climbing behavior of *Peromyscus floridanus* and *Peromyscus gossypinus*. *Journal of Mammalogy* 51:580-591.
- Leiner, N.O. y W.R. Silva (2007). Seasonal variation in the diet of Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in a montane atlantic forest area, southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 88: 158-164.
- Leiner, N. O., E. Z. F. Setz, y W. R. Silva (2008). Semelparity and factors affecting the reproductive activity of the brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in southeastern Brazil 89: 153-158.

- Leite, Y.L.R., L.P. Costa y J.R. Stallings (1996). Diet and vertical space use of three sympatric opossums in the Brazilian Atlantic forest reserve. *Journal of Tropical Ecology* 12: 435-440.
- Lessa, L.G. y F.N. da Costa (2010). Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology* 75:10-16.
- Letnic, M. (2002). Long-distance movements and the use of fire mosaics by small mammals in Simpson Desert, central Australia. *Australian Mammalogy* 23:125-134.
- Letnic, M., C.R. Dickman, M.K. Tischler, B. Tamayo y C.L. Beh (2004). The responses of small mammals and lizards to post-fire succession and rainfall in arid Australia. *Journal of Arid Environments* 59:85–114.
- Letnic, M., B. Tamayo y C.R. Dickman (2005). The responses of mammals to La Niña (El Niño Southern Oscillation) associated rainfall, predation, and wildfire in central Australia. *Journal of Mammalogy* 86: 689-703.
- Letnic, M y Dickman, C.R. (2009). Resource pulse and mammalian dynamics: conceptual models for hummocks grasslands and other Australian desert habitats. *Biological Reviews* (en prensa)
- Lima, M., J.E. Keymer y F.M. Jaksic (1999), El Niño-Southern Oscillation- driven rainfall variability and delay density dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography with population dynamics. *The American Naturalist* 153: 476-491.
- Lima, M., N.C. Stenseth, N.G. Yoccoz y F.M. Yaksic (2001). Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semi-arid Chile: seasonality, feedback structure and climate. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 268: 2053-2064.

- Lima, M., M.A. Previtali y P.L. Meserve (2006). Climate and small rodent dynamics in the semi-arid Chile: the role of lateral and vertical perturbations and intra-specific process. *Climate Research* 30:125-132.
- Lindroth, R.L. y G. O. Batzli (1984). Food habits of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in bluegrass and prairie habitats. *Journal of Mammalogy* 65: 600-606.
- Longland, W.S. y M.V. Price (1991). Direct observations of owls and heteromyid rodents: Can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72: 2261-2273.
- Lorini, M.L., J.A. DeOliveira y V.G. Persson (1994). Annual age structure and reproductive patterns in *Marmosa incana* (Lund, 1841) (Didelphidae, Marsupialia). *Mammalian Biology* 59: 65-73.
- MacMillen, R.E y A. K. Lee (1967). Australian desert mice: Independence of exogenous water. *Science*. 158: 383-385.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell publishing, Oxford.
- Manly, B.F.J., L.L. Mc Donald y D. L. Thomas (1993). Introduction to the resource selection studies en: *Resource selection by animals*. Chapman & Hall. Pp. 1-13.
- Marchesan, D. y S.M. Carthew (2004). Autoecology of the yellow-footed antechinus (*Antechinus flavipes*) in a fragmented landscape in southern Australia. *Wildlife Research* 31: 273-282.
- Mares, M.A. (1980). Convergent evolution among desert rodents: a global perspective. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 16:5-51.
- Mares, M. A., J. Morello y G. Goldstein (1985). Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid lands en: *Hot Deserts and Arid Shrublands* (Eds. M. Evenari et al) Elsevier Publishers B.V. Amsterdam. Pp. 203-237.

- Mares, M.A. y J. Braun (2000). Systematics and Natural History of Marsupials from Argentina. *Reflections of a Naturalist: Papers Honoring Professor Eugene D. Fleharty*. Fort Hays Studies, Special Issue 1. Pp 23-45.
- Marshall, L.G. (1982). Evolution of South American Marsupialia en: *Mammalian Biology in South America*. (Eds. M.A. Mares y H.H. Genoways). Vol. 6. Pp. 251-272.
- Martín, G. (2003). Nuevas localidades para marsupiales patagónicos (Didelphimorphia y Microbiotheria) en el Noroeste de la provincia del Chubut, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 10: 148-153.
- Martín, G. (2008). Sistemática, distribución y adaptaciones de los marsupiales patagónicos. Tesis de Doctorado de la Universidad Nacional de La Plata.
- Martín, G. (2009). Sobre la identidad de *Thylamys* (marsupialia, didelphidae) del oeste pampeano y centrosur del espinal, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 16: 333-346.
- Martins, E.G., V. Bonato, A. Pinheiro y S.F. dos Reis (2006 a). Variation in the food-niche width of *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a cerrado remnant in south-eastern Brazil. *Mammalian Biology* 71: 304-308.
- Martins, E. G., V. Bonato, A. Pinheiro y S.F. dos Reis (2006 b). Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: pattern of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology* 269: 21-28.
- Martins, E.G., V. Bonato, C.Q. Da-Silva y S.F. Dos Reis (2006 c). Partial semelparity in the neotropical didelphid marsupial *Gracilinanus microtarsus*. *Journal of Mammalogy* 87:915–920

- Martins, E.G., M.S. Araújo, V. Bonato y S.F. dos Reis (2008). Sex and season affect individual-level diet variation in the Neotropical marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica* 40: 132-135.
- Masters, P. (1993). The effects of fire-driven succession and rainfall on small mammals in spinifex grassland at Uluru National Park, Northern Territory. *Wildlife Research* 20: 803-813.
- Mattson, W.J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161
- McAllan, B.M. (2003). Timing of reproduction in carnivorous marsupials en: *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials* (Eds. M. Jones, C. Dickman y M. Archer). CSIRO Publishing, Colingwood, Victoria, Australia. . Pp. 147–167.
- McConway, K.L, M.C. Jones y P.C. Taylor (1999). *Statistical Modelling using Genstat*. University of Hertfordshire. Oxford University Press, New York.
- M'Closkey, R.T. (1975). Habitat dimensions of white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. *American Midland Naturalist* 93:158-167.
- M'Closkey, R.T. (1976). Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728-739.
- McNab, B.K. (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist* 97:133-140.
- Meserve, P.L. (1976). Food relationships of rodent fauna in California coastal sage scrub community. *Journal of Mammalogy* 57: 300-319.
- Meserve, P.L. (1977). Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *Journal of Mammalogy* 58: 549-558.
- Meserve, P.L. (1981 a). Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *Journal of Animal Ecology* 50: 745 –757.

- Meserve, P.L. (1981 b). Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.
- Meserve, P.L., J.A. Yunger, J.R. Gutiérrez, L.C. Contreras, W.B. Milstead, B.K. Lang, K.L. Cramer, S. Herrera, V. O. Lagos, S.I. Silva, E.L. Tabilo, M.A. Torrealba y F.M. Jaksic (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., W.B. Milstead y J.R. Gutiérrez (2001). Results of a food addition experiment in a north-central Chile small mammal assemblage: evidence for the role of “bottom-up” factors. *OIKOS* 94: 548-556.
- Meserve, P. L., D. A. Kelt, W.B. Milstead y J.R. Gutierrez (2003). Thirteen years of shifting top-down and botton-up control. *BioScience* 53: 633-646.
- Mezquida, E. T. y L. Marone (2002). Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecologica* 23: 313-320.
- 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.
- Monge S. (1989). Descripción de las características epidérmicas de gramíneas del centro-este de Mendoza (Ñacuñán, Santa Rosa). *Revista Argentina de Producción Animal* 9: 57–68.
- Monge S. (1995). Características epidérmicas de dicotiledóneas encontradas en dietas de herbívoros de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. *Multequina* 4:47–57.
- Morello, J. (1958). La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2:1-155.
- Morris, D.W. (1987). Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 362-369.

- Morris, D.W. (2003). Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13.
- Morton, S.R. (1978a). An ecological study of *Sminthopsis crassicaudata* (Marsupialia: Dasyuridae). II. Behavior and Social organization. *Australian Wildlife Research* 5: 163-182.
- Morton, S.R. (1978b). An ecological study of *Sminthopsis crassicaudata* (Marsupialia: Dasyuridae). III. Reproduction and Life History. *Australian Wildlife Research* 5: 183-211.
- Morton, S.R. (1978c). Torpor and nest-sharing in free-living *Sminthopsis crassicaudata* (Marsupialia) and *Mus musculus* (Rodentia). *Journal of Mammalogy* 59: 569-575.
- Morton, S.R. (1979). Diversity of desert-dwelling mammals: a comparison of Australia with North America. *Journal of Mammalogy* 60: 253-264.
- Morton, S.R., H.F. Recher, S.D. Thompson y R.W. Braithwaite (1982). Comments on the relative advantages of marsupial and eutherian reproduction. *The American Naturalist* 120:128-134
- Morton, S.R. y A. Baynes (1985). Small mammal assemblages in arid Australia: a reappraisal. *Australian Mammalogy* 8: 159-169.
- Morton, S.R., J.H. Brown, D.A. Kelt y J.R.W. Reid (1994). Comparison of Community structure among small mammals of North America and Australian deserts. *Australian Journal of Zoology* 42: 501-525.
- Munger J.C. y J.H. Brown (1981). Competition in desert rodents: An experiment with semipermeable exclosures. *Science* 211: 510–512.
- Muñoz-Pedrerros, A., R. Murua y L. Gonzalez (1990). Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 267-277.

- Muñoz-Pedreros, A. y R.E. Palma (2000). Marsupiales en: Mamíferos de Chile. (Eds. A. Muñoz-Pedreros y J. Yáñez Valenzuela) Ediciones CEA. Pp. 43-51.
- Murray, B.R., C.R. Dickman, C.H.S. Watts y S.R. Morton (1999). The dietary ecology of Australian desert rodents. *Wildlife Research* 26: 421-437.
- Nowak, R.M. (1991). Walker's Mammals of the world. Fifth Edition. Vol. 1. Pp. 14-16.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 195-214.
- Oakwood, M., A.J. Bradley y A. Cockburn (2001) Semelparity in a large marsupial. *Proceedings of the Royal Society. Lond. B* 268: 407–411.
- O'Farrell, M.J. (1974). Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy* 55: 809-823.
- O'Farrell, M.J. (1980). Spatial relationships of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy* 61:589-605.
- Ojeda, R.A., E. Pescetti y S. Monge (1986). Ecología trófica de *Athene cunicularia* del Monte de Argentina. X Congreso Latinoamericano de Zoología, Valparaíso, Chile.
- Ojeda, R.A. (1989). Small-mammal responses to fire in the Monte desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 70: 416-420.
- Ojeda, R.A, C.M. Campos, J.M. Gonnet, C.E. Borghi y V.G. Roig (1998). The MaB Reserve of Ñacuñan, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome. *Journal of Arid Environment* 39:299-313.
- Ojeda, R.A, P.G. Blendinger y R. Brandl (2000). Mammals in South American drylands: faunal similarity and trophic structure. *Global Ecology & Biogeography* 9: 115-123.

- Ojeda, R.A. y S. Tabeni (2009). The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environment* 73: 173-181.
- Opazo, J.C., R.F. Nespolo y F. Bozinovic (1999). Arousal from torpor in the Chilean mouse-opossum (*Thylamys elegans*): does non-shivering thermogenesis play a role? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 123: 393-397.
- Orofino, A., C. Borghi, C. Campos y S. Giannoni (1998). Habilidad de trepado de *Eligmodontia typus*. XIII Jornadas Argentinas de Mastozoología, Iguazú, Argentina.
- Palma, E. (1997). *Thylamys elegans*. *Mammalian Species* (American Society of Mammalogist) 572: 1- 4.
- Palma R.E., E. Rivera-Milla, T.L. Yates, P.A. Marquet y A. Meynard (2002). Phylogenetic and biogeographic relationships of the mouse opossum *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 245-253.
- Partridge, L. (1978) Habitat selection en: Behavioral ecology and evolutionary approach (Eds. Krebs Jr. y N.B. Davies). Blackwell, Oxford. Pp 351-376.
- Passera, C.B., A.D. Dalmaso y O. Borsetto (1983). Método de Point Quadrat Modificado. Taller sobre arbustos forrajeros. , Mendoza .FAO, IADIZA. p 135-151.
- Payne, R. (2008). A Guide to regression, nonlinear and generalized linear models in GenStat. Published by VSN International, Hertfordshire, UK. Website: <http://www.genstat.co.uk/>
- Pernetta, A.P., D.J. Bell, C.G. Jones (2005). Macro- and microhabitat use of Telfair's skink (*Leiopisma telfairii*) on Raound Island, Mauritius: implications for the translocation. *Acta Oecologica* 28: 313-323.
- Pine, R.H., P.L. Dalby y J.O. Matson (1985). Ecology, postnatal development, morphometrics and taxonomic status of the short-tailed opossum,

*Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Annals of Carnegie Museum* 54:195-231.

- Pizzuto, T. A., G.R. Finlayson, M.S. Crowther y C.R. Dickman (2007). Microhabitat use by the brush-tailed bettong (*Bettongia penicillata*) and burrowing bettong (*B. lesueur*) in semiarid New South Wales: implications for reintroduction programs. *Wildlife Research* 34: 271-279.
- Prakash, I. (1975). The population ecology of the rodents of the Rajasthan desert, India en: *Rodents in desert environments*. (Eds. Prakash, I. y Ghosh, P.K) *Monographiae Biologicae*, vol. 28. Dr. W. Junk b.v. publishers The Hague. Pp. 75-116.
- Price, M.V. (1978). The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* 59: 910–921.
- Ralls, K. (1976). Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology* 51: 245-276.
- Read, D.G. (1984). Movements and homeranges of three sympatric dasyurids, *Sminthopsis crassicaudata*, *Planingale gilesi* and *P. tenuirostris* (Marsupialia), in semi-arid western New South Wales. *Australian Wildlife Research* 11: 223-234.
- Redford, K.H. y J.F. Eisenberg (1992). *Mammals of the Neotropics. The Southern Cone*. Vol.2. Pp. 30-31.
- Reichman, O.J. (1991). Desert mammal communities en: *The ecology of desert communities* (Ed. G. A. Polis). University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA. Pp. 311-347.
- Reig, O.A. (1986). Diversity patterns and differentiation of High Andean Rodents en: *High Altitude Tropical Biogeography*. (Eds. F. Vuilleumier y Monasterio. Oxford University Press. Pp. 404-438.
- Robinson, J.G. y K.H. Redford (1986). Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *The American Naturalist* 128: 665-680.

- Rodríguez-Cabal, M.A., G.C. Amico, A.J. Novaro y M.A. Aizen (2008). Population characteristics of *Dromiciops gliroides* (Philippi, 1893), an endemic marsupial of the temperate forest of Patagonia. *Mammalian Biology* 73: 74–76.
- Roig, F.A. (1971). Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta*, 1: 21-239.
- Roig, F.A. y B. Rossi (2001). Flora y vegetación de la Reserva. en: El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. (Eds. Claver, S. y S. Roig-Juñet), IADIZA-MAB-UNESCO, Mendoza, Argentina. Pp. 41-70.
- Roig, F.A., S. Roig-Juñet y V. Corbalán (2009). Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environment* 73: 164-172.
- Rosi, M.I. (1983). Notas sobre la ecología, distribución y sistemática de *Graomys griseoflavus griseoflavus* (Waterhouse, 1837) (Rodentia, Cricetidae) en la provincia de Mendoza. *Historia Natural* 3:161-167.
- Rosenzweig, M.L., y J. Winakur (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* 62: 327-335.
- Rosenzweig, M.L., B. Smigel y A. Kraft (1975). Patterns of food, space, and diversity en: *Rodents in desert environments* (Eds. I. Prakash y P. K. Ghosh). Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands. Pp. 241-268
- Rosenzweig, M.L. (1981). A theory of habitat selection. *Ecology* 62:327-35.
- Rossi, B.E. (2004). Flora y vegetación de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo.

- Sale, M.G., S.J. Ward y J.P.Y. Arnould (2006). Aspects of the ecology of swamp antechinus (*Antechinus minimus maritimus*) on a Bass Strait island. *Wildlife Research* 33: 215-221.
- Sale, M.G., B.A. Wilson y J.P.Y. Arnould (2008). Factors influencing population dynamics in island and mainland populations of the swamp antechinus (*Antechinus minimus*). *Australian Journal of Zoology* 56: 187-194.
- Santillán, M.A., L.A. Bragagnolo, M.M. Reyes y J.H. Sarasola (2008). Predación y ocupación de pequeños mamíferos en cajas nido de ratona (*Troglodytes aedon*) en el Bosque semiárido del centro de Argentina. Comunicación libre, Reunión Argentina de Ornitología.
- Santori, R.T., D. Astúa de Moraes, C.E.V. Grelle y R. Cerqueira (1997). Natural diet at a restinga forest and laboratory food preference of the opossum *Philander frenata* in Brazil. *Studies in Neotropical Fauna & Environment* 32: 12-16.
- Sassi, P.L. (2008). Ecología nutricional, variabilidad espacial y temporal en la explotación de recursos: El uso de ítems alimentarios de baja calidad por *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae). Tesis Doctoral Universidad Nacional de Córdoba.
- Schmidt-Nielsen, K. y H.E. Haines (1964). Water balance in a carnivorous desert rodent, the grasshopper mouse. *Physiological Zoology* 37: 259-263.
- Schoener, T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39
- Shembrot, G.I., K.A. Rogovin y E.J. Heske (1994). Comparison of niche-packing and community organization in desert rodents in Asia and North America. *Australian Journal of Zoology* 42: 479-499.
- Shembrot, G.I., B.R. Krasnov y K.A. Rogovin (1999). *Spatial Ecology of Desert Rodent Communities*. Springer. 292pp.
- Siegel, S. y N.J. Castellan (1995). *Estadística no paramétrica*. Ed. Trillas, México.

- Silva, S.I. (2005). Posiciones tróficas de pequeños mamíferos en Chile: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:589-599.
- Simonetti, J.A. (1989). Microhabitat use by mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- Solari, S.A. (2002). Sistemática de *Thylamys* (Mammalia: Didelphimorphia: Marmosidae): un estudio de las poblaciones asignadas a *Thylamys elegans* en Perú. Tesis de Maestría Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.
- Stafford Smith, D.M. y S.R. Morton (1990). A framework for the ecology of arid Australia. *Journal of Arid Environment* 18: 255-278.
- Stamp, N.E. y R.D. Ohmart (1978). Resource utilization by desert rodents in the Lower Sonoran Desert. *Ecology* 59: 700-707.
- Stapp, P. (1997). Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanisms across multiple scales. *Journal of Mammalogy* 78: 1128-1143.
- Steinman, A.R., J.W. Priotto, E.A. Castillo y J. Polop (2005). Size and overlap of home range in *Calomys musculus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Theriologica* 50: 197-206.
- Stevens, R.D., y J.S. Tello (2009). Micro- and macrohabitat associations in Mojave desert rodent communities. *Journal of Mammalogy* 90: 388-403.
- Stickel, L.F. (1954). A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy* 35: 1-15.
- Stokes V.L., R.P. Pech, P.B. Banks y A.D. Arthur (2004). Foraging behaviour and habitat use by *Antechinus flavipes* and *Sminthopsis murina* (Marsupialia: Dasyuridae) in response to predation risk in eucalypt woodland. *Biological Conservation* 117:331–342.

- Streilen, K.E. (1982). Behavior, ecology and distribution of South American marsupials en: *Mammalian Biology in South America*. Vol. 6. (Eds. M.A. Mares y H.H. Genoways). Pp. 231-249.
- Szacki, J. y A. Liro (1991). Movements of small mammals in the heterogeneous landscape. *Landscape Ecology* 5: 219-224.
- Tabeni, S. y R.A. Ojeda (2003). Assessing mammal responses to perturbations in temperate aridlands of Argentina. *Journal of Arid Environments* 55, 715–726.
- Tabeni, M.S. y R.A. Ojeda (2005). Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *Journal of Arid Environment* 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.
- Tabeni, S., L. Mastrantonio y R.A. Ojeda (2007). Linking small desert mammal distribution to habitat structure in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Acta Oecologica* 31: 259-269.
- Taraborelli, P., V. Corbalán y S. Giannoni (2003). Locomotion and escape modes in rodents of Monte desert (Argentina). *Ethology* 109:475-485.
- Tate, G.H.H. (1933). A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 66: 1-250.
- Teta, P., G. D'Elía, D. Flores y N. de La Sancha. (2009). Diversity and distribution of the mouse opossums of the genus *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in northeastern and central Argentina. 73: 180-199.
- Thielen, D.R., D.R. Cabello, G. Bianchi-Pérez y P. Ramoni-Perazzi (2009). Rearing cycle and other reproductive parameters of the xerophilic mouse

- opossum *Marmosa xerophila* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the peninsula of Paraguana, Venezuela. *Interciencia* 34: 195-198.
- Thompson, S.D. (1982). Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Ecology* 63: 1303-1312.
- Tirado, C., A. Cortes, F.M. Jaksic y F. Bozinovic (2008). ENSO-associated response of field urine osmolality in the insectivorous marsupial *Thylamys elegans*. *Journal of Arid Environment* 72: 2011-2016.
- Tognelli, M. y J. Boshoven (2001). Localización en: El desierto de Monte: La Reserva de la Biosfera de Ñacuñán. (Eds. S. Claver y S. Roig-Juñent.). Pp 15-16.
- Traba, J., P. Acebes, V.E. Campos y S.M. Giannoni (2009). Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomys mimax*. *Journal of Arid Environment* 74: 179-185.
- Tribe, C.J. (1990). Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. *Journal of Mammalogy* 71:566-569.
- Tyndale-Biscoe, C.H. y R.B. Mackenzie (1976). Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. *Journal of Mammalogy* 57: 249-265.
- Tyndale-Biscoe, C.H. (1979). Ecology of small marsupials en: Ecology of small mammals (Ed. D.M. Stoddart). Chapman and Hall.
- Tyndale-Biscoe, H. (2005). Life of marsupials. CSIRO Publishing.
- van Horne, B., R. L. Schooley y P.B. Sharpe (1998). Influence of habitat, age, and drought on the diet of Townsend's ground squirrels. *Journal of Mammalogy* 79: 521-537.

- van Nievelt, A.F.H y K.K. Smith (2005). Tooth eruption in *Monodelphis domestica* and its significance for phylogeny and natural history. *Journal of Mammalogy* 86: 333-341.
- Vieira, E.M. y A.R.T. Palma (1996). Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia, Didelphidae) in Central Brazil. *Mammalia* 60: 481-484.
- Walsberg, G.E. (2000). Small mammals in hot deserts: some generalizations revisited. *BioScience* 50: 109-120.
- Wells, K., M. Pfeiffer, M.B. Lakim y K.E. Linsenmair (2004). Arboreal spacing patterns of large pencil-tailed tree mouse, *Chiropodomys major* (Muridae), in a rainforest in Sabah, Malaysia. *Ecotropica* 10:15-22.
- Whitford, W.G. (2002). *Ecology of desert systems*. Academic Press.
- Wiens, J.A., J.F. Addicott, T.J. Case y J. Diamond (1986). Overview: The importance of Spatial and Temporal Scale in Ecological Investigations en: *Community Ecology* (Eds. J. Diamond y T. J. Case). Harper & Row, New York. Pp. 145–153.
- Williams, G.C. (1966). Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100: 687-690.
- Wolfe, K.M., H.R. Mills, M.J. Garkaklis, y R. Bencini (2004). Post-mating survival in a small marsupial is associated with nutrient inputs from seabirds. *Ecology* 85:1740–1746.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall.
- Zeng, Z. y J.H. Brown (1987). Population ecology of a desert rodent: *Dipodomys merriami* in the Chihuahuan Desert. *Ecology* 68: 1328-1340.