



UNCUYO
UNIVERSIDAD
NACIONAL DE CUYO

PROBIOL

TESIS DOCTORAL EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**EFFECTO DE LA HETEROGENEIDAD Y COMPLEJIDAD DEL
HÁBITAT EN UN ENSAMBLE DE MICROMAMÍFEROS EN LA
PUNA DESÉRTICA, SAN JUAN, ARGENTINA**

Dra. Beninato Bustamante, Verónica Alejandra

Directora: Dra. Stella M. Giannoni

Co-Director: Dr. Carlos E. Borghi

Mendoza, Año 2018

A mis amores...

Mi esposo y mis hijos.

Índice

RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN	11
Objetivo general	15
Objetivos específicos:	15
Hipótesis marco.....	15
CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES	17
Área de estudio.....	17
Ubicación	17
Clima	19
Vegetación.....	20
Diseño experimental.....	21
CAPÍTULO III: CARACTERÍSTICAS DEL ENSAMBLE DE MICROMAMÍFEROS	27
INTRODUCCIÓN	27
Objetivos específicos:	28
MATERIALES Y MÉTODOS	30
Análisis Estadísticos.....	30
RESULTADOS	32
DISCUSIÓN y CONCLUSIÓN	40
CAPÍTULO IV: USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT A DOS ESCALAS ESPACIALES.....	45
INTRODUCCIÓN	45
Objetivos específicos:	47
MATERIALES Y MÉTODOS	49
Caracterización del macrohábitat	49
Caracterización del microhábitat.....	49

Análisis Estadísticos.....	50
RESULTADOS	53
Selección de modelos de macrohábitat	54
Microhábitat	57
Selección de modelos del microhábitat	58
DISCUSIÓN.....	62
CAPÍTULO V: ÁREA DE ACCIÓN Y SOLAPAMIENTO.....	69
INTRODUCCIÓN	69
MATERIALES Y MÉTODOS	73
Método de Captura Marcado y Recaptura.....	73
Análisis Estadísticos.....	74
RESULTADOS	76
Características de las áreas de acción del ensamble.....	76
Diferencias estacionales en el tamaño del área de acción inter-sexual y de cada especie por ambiente	78
Solapamiento espacial intra-específico	80
Solapamiento espacial interespecífico	81
DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN	82
CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES FINALES	87
CONCLUSIONES	87
CONSIDERACIONES FINALES.....	90
BIBLIOGRAFÍA.....	91
ANEXOS.....	100
Áreas de acción y solapamientos de las distintas especies del ensamble.....	101
Solapamientos interespecíficos	103

Agradecimientos

Gracias.... A todas las personas que me acompañaron en esta ardua pero maravillosa aventura.....!!!

Gracias al jurado Dr. Ricardo Ojeda, Dr. Pablo Jayat y Dr. Diego Verzi, por su minucioso y enriquecedor aporte en cada una de sus correcciones, para que este manuscrito tome forma.

Gracias a mis asesores Dra. Stella Giannoni y Dr. Carlos Borghi, por guiarme, enseñarme y acompañarme en todos estos años no solo en mi doctorado sino en la vida también.

Gracias al comité tutorial de la carrera de Probiol Dr. Ricardo Ojeda, Dra. Solana Tabeni y Dra. María Daniela Gómez, por su seguimiento y aportes a durante el doctorado.

Gracias infinitas a mi compañero de la vida Mauricio y a mis hijos, son el motivo de mi vida y las ganas que me impulsan a mejorar cada día.

Gracias a mi familia, mis viejos Esperanza y Luis, hermanos Facu Bruno y Franco para estar siempre dándome apoyo y por nunca dejarme caer en las circunstancias difíciles y a Mini por estar siempre presente.

Gracias a Mirta, Armando y Celina, por acompañarme en cada momento.

A Claudia, Naty, Vale, Vivi, Sirly, Mari, Sil y Vane por estar siempre, por compartir largas charlas por el cariño y la comprensión... sobre todo por el aguante!

Al grupo INTERBIODES especialmente a Flavio por compartir campañas, almuerzos, cariño y otras cosas.

Al señor Arturo Curátola por permitirme trabajar en un lugar tan hermoso y brindarme el espacio. Gracias a Andrés Calderón por enseñarme los misterios de la montaña, mimarme tanto, esperándome con un cafecito calentito y algo caserito después del trabajo gracias!!!

A todos los chicos y chicas que me ayudaron en el trabajo de campo, se bancaron todas largas jornadas de trabajo con frío, nieve y lluvia y algunas otras peripecias. Especialmente a Cynthia Gonzalez-Rivas y a Gustavo Rivero.

A la Universidad Nacional de San Juan, que me formo en mis estudios de grado y por brindarme el espacio para realizar mi trabajo de doctorado.

A CONICET agradezco por que financió este trabajo mediante una beca doctoral.

Gracias infinitas a la vida que puso en mi camino a cada una de las personas que fueron parte de esta aventura que me hizo crecer como persona y como profesional!!!

§§§§§§

RESUMEN

Los desiertos se caracterizan por ser heterogéneos en el espacio y el tiempo, con escasas precipitaciones anuales, alta evapotranspiración, baja productividad primaria e importantes contrastes térmicos. En estos ambientes los factores climáticos y geomorfológicos, el suelo y las presiones antrópicas contribuyen a la formación de un paisaje heterogéneo donde los roedores constituyen uno de los componentes más conspicuos, participando en importantes procesos ecosistémicos. Los sistemas montañosos altoandinos y puneños presentan numerosas especies de mamíferos y un alto número de endemismos como resultado de la evolución in situ en estas tierras áridas aisladas en la porción austral de Sudamérica.

La relación entre los organismos y su hábitat ha sido de interés por décadas en el estudio de la ecología, ya que se extiende a distintos aspectos de la vida de los organismos. El conocimiento acerca del uso del espacio por parte de los organismos es un paso ineludible para entender los sistemas ecológicos. El uso y la selección de hábitats se ven afectados por factores extrínsecos e intrínsecos que varían de acuerdo a la escala espacial de estudio, la respuesta de los organismos frente a distintas condiciones y a los recursos ambientales que son heterogéneos en el espacio. Los estudios sobre uso y selección de hábitats se pueden abordar a escala del macrohábitat, que implica el área total en la que el organismo desarrolla su ciclo vital y del microhábitat, que hace referencia a las características estructurales de la vegetación y sustrato percibidas por el organismo. Otro aspecto que aborda el estudio del uso del espacio es el área de acción y el solapamiento de dichas áreas en los distintos hábitats. Dada la escasa disponibilidad de recursos en ambientes desérticos, altos niveles de superposición trófica y/o factores estructurales pueden regir la repartición de los recursos.

El objetivo de este trabajo fue caracterizar la diversidad y el uso del espacio de un ensamble de micromamíferos, a dos escalas espaciales en la Puna Desértica en San Juan. El trabajo se realizó en la "Reserva Privada de Uso Múltiple Don Carmelo", con muestreos realizados en todas las estaciones durante el período 2013-2014. Se consideraron tres ambientes con distinta complejidad estructural: roquedales, laderas y planicies, donde se efectuaron capturas vivas con trampas tipo Sherman dispuestas en 9 grillas de 36 estaciones de muestreo (324 estaciones en total). Los animales fueron marcados, pesados y sexados. Para la caracterización de los hábitats se registraron variables de estructura vertical y horizontal en 1 m² alrededor de cada trampa. Se elaboraron curvas de acumulación de especies basada en la

frecuencia de capturas de los individuos y además se estimaron índices de riqueza y diversidad. Para analizar la variación de la abundancia, el uso y la selección de hábitats y las áreas de acción de las especies en relación al ambiente y a la estación del año se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG), con distribución Binomial Negativa y Gama.

En el estudio se capturaron 310 individuos (756 capturas-recapturas, 12.312 noches/trampa, éxito de captura del 2,5%) registrándose cuatro especies: *Phyllotis xanthopygus*, *Abrothrix andina*, *Eligmodontia moreni* y *Thylamys pallidior*. La riqueza por ambiente dentro del área protegida se caracterizó por poseer tres especies. En el roquedal se encontró la mayor abundancia de micromamíferos, siendo el menos diverso ya que la amplia dominancia de *P. xanthopygus* determinó una menor equitatividad. La planicie caracterizada por una alta representatividad *E. moreni* fue el ambiente con menos capturas pero la ladera se encontró en una situación intermedia, con respecto a la abundancia y diversidad con presencia de las tres especies de roedores. La mayor abundancia de micromamíferos en el roquedal se puede atribuir a la mayor complejidad y productividad de este ambiente. En los roquedales se generan microambientes únicos, con una alta riqueza de flora y fauna, estabilidad térmica y refugio contra depredadores. Estas condiciones son altamente favorables para la vida en estos ambientes.

La selección estuvo enfocada básicamente en la estructura del macrohábitat. Los micromamíferos seleccionaron ambientes con alta complejidad estructural como los roquedales. *Phyllotis xanthopygus* seleccionó fuertemente el ambiente, con su abundancia asociada positivamente al roquedal y la ladera y negativamente a la planicie. La selección del macrohábitat para *A. andina* relacionó a la selección del ambiente y las rocas. A nivel de microhábitat *P. xanthopygus* seleccionó la heterogeneidad ambiental positivamente y el sustrato negativamente. *A. andina*, sin embargo seleccionó la heterogeneidad ambiental positivamente y se encontró afectado por la estacionalidad en las precipitaciones. *Eligmodontia moreni* seleccionó como macrohábitat la planicie en primer lugar y la ladera.

Las áreas de acción intra e inter-específicas, presentaron diferencias en cuanto al sexo y las estaciones para una de las especies del ensamble (solo se obtuvieron en el ambiente de roquedal donde la abundancia de individuos fue mayor). *Phyllotis xanthopygus* mostró diferencias en cuanto a las estaciones, con áreas de acción mayores en la húmeda. En cuanto a los sexos también hubo diferencias en el tamaño de las áreas de acción. Las áreas de acción para *Abrothrix andina* no evidenciaron diferencias con respecto al sexo ni a las estaciones.

Eligmodontia moreni presento el área de acción mas grande de todo el ensamble. El uso del espacio en *Thylamys pallidior* no pudo ser estudiado debido a que solo se obtuvo una captura.

Los solapamiento intra-específicos ocurrieron en el roquedal siendo mas frecuentes en *Phyllotis xanthopygus* que en *Abrothrix andina*. Las hembras de *P. xanthopygus* presentaron diferencias en los tamaños de las áreas de acción en la estación húmeda siendo mayores que en la seca. Los solapamientos inter-específicos de las áreas de acción entre *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina* ocurrieron en el ambiente de roquedal donde se encontró la mayor abundancia de individuos observandose mayores solapamientos en la estación húmeda que en la seca.

El conocimiento detallado de las especies y los componentes biológicos de los ecosistemas son condición necesaria para permitir la conservación de los ecosistemas y planificar estrategias de manejo, especialmente los que impliquen la protección de ambientes únicos o amenazados, sobre todo frente al escenario de cambio climático. Son muy escasos los estudios en desiertos fríos como lo es el de la Puna Desértica. Estos estudios proporcionan información sobre la estructura de las comunidades de roedores de altura del extremo árido de la Puna, permiten comprender el funcionamiento de este ecosistema y este conocimiento permitirá extender la hipótesis puesta a prueba en otras áreas desérticas a un nuevo escenario donde aún no han sido validadas. Nuestro trabajo es un primer aporte sobre la diversidad y uso espacial de las comunidades de micromamíferos de la Puna desértica en la provincia de San Juan, de gran valor en la conservación ya que cumplen importantes roles en los ecosistemas áridos.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL



INTRODUCCIÓN

Las zonas desérticas son sistemas regulados especialmente por la disponibilidad de agua, sin embargo existen diferencias en cuanto a su estructura y funcionamiento (Kelt et al. 1996). Estas variaciones están dadas no solo por la gran variabilidad en el espacio y el tiempo respecto de las precipitaciones, temperatura, evapotranspiración y productividad (Kotler y Brown, 1988), sino también por las diferencias geográficas, topográficas, debiodiversidad y en la historia de cada desierto (Kelt et al. 1996). El entorno extremo de las tierras áridas (viento, sequía, alta insolación, temperaturas extremas y cortas temporadas de crecimiento) implican fuertes presiones de selección para la biota, por lo que su biodiversidad, aunque comparativamente baja es altamente especializada, con rasgos únicos que en muchos casos representan novedades evolutivas (Cosacov et al. 2009; Dillon et al. 2009; Ibaruchi, 2014). Por esto es que los ecosistemas desérticos han sido escenarios propicios para lograr avances significativos en biología evolutiva así como en teoría ecológica (Mares, 1980).

La comprensión de la relación organismo-hábitat, juega un rol central en la ecología ya que su entendimiento ayuda a interpretar la distribución de los organismos, evaluar sus dinámicas poblacionales y estimar sus abundancias (Morris, 2003). El término “hábitat” es usado de manera ambigua en los trabajos ecológicos (Di Bitetti, 2012). En este trabajo usaremos la definición de Hall et al. (1997) quienes definen como “hábitat” a los recursos y condiciones presentes en un área que produce la ocupación -incluida la supervivencia y la reproducción- por un organismo dado. Por lo tanto, el hábitat es específico del organismo y relaciona la presencia de una especie, población o individuo con el área física y las características biológicas.

El hábitat puede describirse según su estructura (McCoy y Bell, 1991), la que puede ser definida por dos variables: la heterogeneidad y la complejidad (August, 1983; Ojeda y Tabeni, 2009). La heterogeneidad espacial hace alusión a la variación horizontal en la fisonomía del hábitat, mientras que la complejidad hace referencia al desarrollo del estrato vertical (August, 1983). Estos factores han sido propuestos como los responsables de la variación en cuanto a la diversidad de especies, al proveer más o menos nichos por unidad de espacio (Holbrook,

1978). Según la hipótesis de heterogeneidad espacial, la diversidad será mayor cuanto más heterogéneo y complejo, en cuanto a suelo y vegetación, sea el sistema. El ensamble de mamíferos en un área determinada está estrechamente relacionado con la estructura del ambiente en diferentes escalas espaciales (Gonnet y Ojeda, 1998; Ojeda y Tabeni, 2009). Esto muestra la importancia de la heterogeneidad y complejidad del hábitat como condicionante de las comunidades, en los distintos ambientes, incluyendo los desiertos (Rosenzweig y Winakur, 1969).

A escala de macrohábitat, los principales factores que explican la abundancia, distribución espacial y composición de las comunidades de micromamíferos en zonas áridas, son la vegetación y el tipo de sustrato (Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán y Ojeda, 2004; Tabeni y Ojeda, 2005; Corbalán, 2006). En la escala de microhábitat, la cobertura vegetal es más importante que otras variables, p.e. el forrajeo de roedores sucede bajo la cobertura vegetal, donde el riesgo de depredación se reduce y las variables climáticas se amortiguan (Taraborelli et al. 2003).

Para abordar el estudio de la relación entre el organismo y el hábitat, es necesario explicitar las definiciones de los términos que se emplearán, en este caso: uso y selección, debido a que suelen ser empleados de manera ambigua y confusa (Di Bitetti, 2012). El término “uso“ hace referencia a la cantidad de recurso utilizado por un animal o población en un período de tiempo (Manly et al. 2002). Por lo tanto, uso de hábitat solamente indica una asociación con dicho recurso (Litvaitis et al. 1994). La manera en que los organismos usan o consumen determinados recursos físicos y biológicos en un hábitat en particular está determinada por el balance entre costos y beneficios que deben realizar los animales (Partridge, 1978; Hall et al. 1997), por lo que se asume que los individuos ocupan hábitats que maximizan su éxito reproductivo (Johnson, 2005).

El uso desproporcionado de un recurso comparado con su disponibilidad, es tomado como una primera evidencia de selección, proceso que implica la elección del animal entre distintos recursos disponibles (Hall et al. 1997; Corbalán, 2006). Si nos referimos a selección de hábitats, podemos afirmar que un hábitat determinado es seleccionado si es usado en mayor proporción a su disponibilidad (Johnson, 1980). Muchos son los factores que afectan la selección de hábitat, entre ellos podemos mencionar la época del año, el sexo, la clase etaria, el comportamiento y el patrón de actividad diaria. Además, estos factores varían de acuerdo a

la escala espacial, considerando la respuesta de los animales frente a condiciones y recursos ambientales que son heterogéneos en el espacio (Alldredge y Griswold, 2006).

El tamaño de las áreas de acción y sus grados de superposición intra e intersexual pueden variar dentro de una misma especie debido a diferencias en la calidad del hábitat, distribución de los recursos, sexo, condición social de los individuos, sistema de apareamiento de la especie, actividad reproductiva, presencia o ausencia de otros individuos, densidad poblacional, entre otros (Steinmann, 2006). En los pequeños mamíferos del desierto la coexistencia puede ser explicada por diferencias en el uso del microhábitat (Corbalán y Ojeda, 2004). El número de especies que un hábitat puede sostener es limitado y los ecosistemas de desierto en general, poseen baja riqueza local de especies (Kelt et al. 1996; Corbalán y Ojeda, 2004). Dada la escasa disponibilidad de recursos en ambientes desérticos, altos niveles de superposición trófica y/o factores estructurales pueden regir el reparto de los recursos (Traba et al. 2010). En general, los organismos se distribuyen en el ambiente de manera no aleatoria en respuesta a la heterogeneidad en el espacio y en el tiempo del ambiente (Stewart et al. 2000). Esta distribución agregada refleja el uso y la selección del hábitat, es considerada un atributo muy importante de las poblaciones, ya que contribuyen a incrementar la tasa de supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos (Pulliam y Danielson, 1991).

Argentina posee una superficie de 3 millones de km² y aproximadamente dos tercios de este vasto territorio están asociados con ecosistemas áridos y semiáridos (Fernandez y Busso, 1999). Si bien la mayoría de los ecosistemas pueden verse afectados por el cambio climático, las tierras áridas, particularmente las altas, estarían entre las regiones de más alto riesgo y deben ser consideradas entre las prioridades de conservación (Diaz et al. 2003; Ibarguchi, 2014). Sus condiciones climáticas y edáficas las hacen más susceptibles, en comparación con las zonas bajas, a los cambios generados por el ser humano. La menor velocidad de recuperación de los procesos regenerativos naturales, debido a las bajas temperaturas; el mayor potencial de erosión debido a las mayores pendientes, y los suelos en general menos fértiles, son algunos elementos que hacen peligrar los ecosistemas de montañas y la fertilidad de sus suelos (Chaverri-Polini, 1998). Por otro lado las especies que habitan en estos ambientes hostiles están próximas a los límites energéticos y fisiológicos que permiten la vida. Los taxones están adaptados para sobrevivir en condiciones de escasez de recursos y para soportar cambios sutiles en clima, precipitación, interacciones ecológicas (polinizadores, presas y patógenos) e incluso eventos estocásticos que podrían llevar a la disminución de las

especies. Sin embargo, las perturbaciones antrópicas junto con el cambio climático, pueden causar extinciones (Meybeck et al. 2001). Dentro de los sistemas áridos, algunos escenarios de cambio climático sugieren que las zonas montañosas serán donde se concentren las actividades productivas (principalmente agricultura) y las poblaciones humanas (Beniston, 2005). Dentro de las ecorregiones áridas de Argentina, se encuentra la Puna que ocupa alrededor de 12.500.000 ha ubicada por encima de los 3.000 m de altura en el extremo noroeste del país (Reboratti, 2006). Esta ecorregión ha sido identificada como importante desde el punto de vista de la conservación por su diversidad con alta niveles de endemismo (Ibarguchi, 2014). La notable diversidad de la Puna para casi todos los grupos de vertebrados e incluso de las plantas, está relacionada con las grandes oportunidades de especiación proporcionadas por el avance de los glaciales, los regímenes pluviales y las etapas lacustres que dominaron el Pleistoceno Andino en estas latitudes (Marquet, 1994).

En la Puna, de acuerdo a las precipitaciones, pueden delimitarse tres zonas (Cabrera, 1968). La Puna Húmeda, ubicada en la porción septentrional y oriental con ríos y lagunas (400 mm.); la Puna Seca, al sur y al oeste de la Puna Húmeda, con algunos ríos y presencia de salares (100-400 mm.); y por último, la Puna Desértica, situada en la parte occidental y austral, donde existen solo vegas y grandes salares.

En la provincia de San Juan, la Puna Desértica se caracteriza por presentar déficit de agua, irregularidad en las precipitaciones, baja humedad atmosférica, elevada heliofanía y grandes amplitudes térmicas (Cabrera, 1994). La Puna en su visión tradicional representaba un importante escenario en la evolución de los roedores sigmodontinos (Reig, 1986), reflejada en el importante número de endemismos y alta riqueza de especies (Ojeda et al. 2002; Ojeda y Tabeni, 2009). Sin embargo, estudios actuales han encontrado que la mayor riqueza está representada en las tierras bajas tropicales (Amazonia y Cerrado oriental, Caatinga, Paraná y las Yungas; Parada et al. 2015; Patton et al. 2015). Estos resultados se fundamentan en evidencias de campo de las últimas dos décadas que han revelado una mayor riqueza filogenética en las tierras bajas que los Andes, lo que se explica por mayores tasas de especiación y acumulación de especies (Parada et al. 2015). Varios problemas podrían explicar la incongruencia entre los resultados actuales y la visión "tradicional" enfatizando el papel de las regiones andinas en la proliferación de estos roedores (Parada et al. 2015). Por otro lado, a pesar de haber sido estudiada en su región septentrional más húmeda, es escasa la información sobre los micromamíferos del sur de la Puna (Bonaventura et al. 2006) y en

especial en la Puna desértica, donde se llevó a cabo este trabajo, siendo el valle de las Invernadas su límite austral (Martínez-Carretero, 1995).

El conocimiento detallado de las especies y los componentes biológicos de los ecosistemas (comunidades, patrones de interacciones) así como sus variaciones en tiempo y espacio, son condición necesaria para el manejo y la conservación de los ecosistemas, especialmente los que impliquen la protección de ambientes únicos o amenazados (Begon et al. 2006). El conocimiento obtenido en este trabajo sobre la estructura de las comunidades de pequeños mamíferos de altura del extremo árido de la Puna, aportará información necesaria para comprender el funcionamiento de este ecosistema escasamente estudiado. Además, este conocimiento permitirá extender las hipótesis puestas a prueba en otras áreas desérticas en un escenario donde aún no fueron validadas, posibilitando examinar la generalidad de las mismas. Finalmente, este trabajo pretende llenar parte del vacío de información sobre la biodiversidad de micromamíferos del extremo árido de la Puna. Este conocimiento es imprescindible para una adecuada protección de un ecosistema vulnerable, especialmente en el contexto del rápido cambio climático actual (Assessment Millennium Ecosystem, 2005).

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo es describir parámetros ecológicos básicos de la comunidad de pequeños mamíferos de la Puna Desértica de San Juan, en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. Conocer cómo se encuentra influenciada la abundancia y diversidad, por factores como la heterogeneidad y complejidad del hábitat a distintas escalas espaciales.

Objetivos específicos:

- Conocer la diversidad del ensamble de micromamíferos en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la Puna Desértica.
- Caracterizar el uso y selección del hábitat de cada especie presente en el área de estudio a dos escalas espaciales.
- Estimar el área de acción y solapamiento en el uso espacial de las especies que conforman el ensamble.

Hipótesis marco

Las condiciones ambientales de la Puna Desértica representan un escenario en el cual las condiciones son extremas, por lo que la diversidad, abundancia y uso del espacio de los

pequeños mamíferos de este ecosistema están fundamentalmente condicionados por la heterogeneidad y complejidad del hábitat.

Hipótesis y predicciones

H 1- La Diversidad de micromamíferos esta relacionada con los atributos del paisaje (alimento y refugio).

P 1 - La diversidad de micromamíferos será mayor a mayor complejidad ambiental.

P 2- La composición de especies cambiará entre ambientes simples (escaso o poco desarrollo de la estructura vegetal o y presencia de rocas) y complejos (gran desarrollo de la estructura horizontal y vertical de la vegetación con presencia de bloques de rocas mayores a 30 cm²).

H 2- Los hábitats complejos y heterogéneos poseen una amplia disponibilidad de recursos (refugio y alimento).

P 1- En los hábitats más complejos y heterogéneos la abundancia de micromamíferos será mayor.

H 3- El tamaño del área de acción está determinado por las necesidades energéticas de las especies e individuos, oferta de recursos e interacciones intra e interespecíficas.

P 1- Se espera que en ambientes menos complejos las áreas de acción de los micromamíferos sean mayores que la de aquellos que utilizan ambientes más complejos y heterogéneos.

CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

Área de estudio

Ubicación

El estudio se realizó en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo (30°57'S, 69°05'W; Fig. 2.1), ubicada en el centro-oeste del departamento de Ullúm, Provincia de San Juan-Argentina, la cual fue declarada Reserva Privada en el año 1993 (Márquez, 1999; Foto 2.1). Se encuentra a 130 km aproximadamente de la ciudad Capital y cubre aproximadamente 44.000 ha del valle que se encuentra entre la Sierra del Tigre y la Sierra La Invernada, con una altitud entre los 3.000 y 3.700 m s.n.m.

El área de estudio se encuentra dentro de la ecorregion de la Puna, la cual se caracteriza por ser un altiplano entremezclado con áreas montañosas. En su distribución en Argentina, la Puna se extiende abarcando parte de las provincias de Salta, Jujuy, Catamarca, La Rioja y San Juan (Reboratti, 2006). Es un desierto frío que se extiende por encima de los 3.000 m s.n.m. (Reboratti, 2006). La Puna Desértica se caracteriza por una precipitación anual menor a 100 mm y escasez de agua libre debido a la ausencia de ríos y lagos (Troll, 1959; Martínez-Carretero, 1995). En general posee suelos inmaduros, pedregosos o arenosos con muy bajo contenido de materia orgánica por la escasa cobertura vegetal y lenta descomposición (Martínez-Carretero, 1995; Reboratti, 2006).

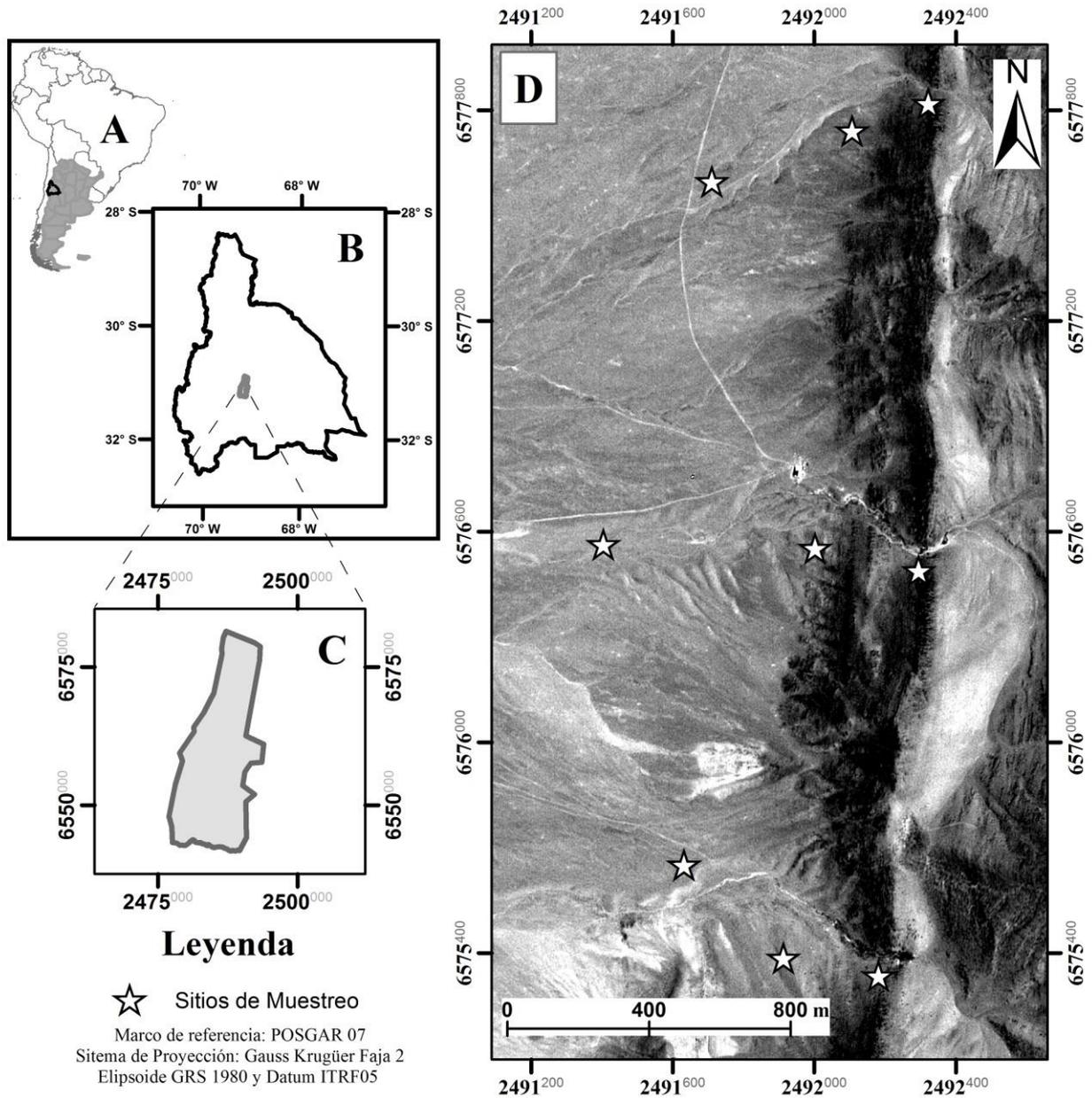


Figura 2.1 Ubicación del área de estudio en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo, situada en la provincia de San Juan. A= Sudamérica, B = San Juan, C = Reserva y D = Sitios de estudio indicados por las estrellas blancas.



Foto 2.1: Vista general y casco de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo tomada desde la Sierra de la Invernada (Foto: Beninato V.).

Clima

Se caracteriza por ser un desierto frío con lluvias estivales, amplitudes térmicas diarias marcadas y vientos rigurosos (Poblete y Minetti, 1999). El clima del área protegida presenta una temperatura media anual de 8,15 ° C, una temperatura máxima absoluta de 26° C, y una temperatura mínima absoluta de -22° C (Andino et al. 2017), con velocidades del viento que rondan los 4,6 Km/h. Las precipitaciones níveas se concentran entre los meses de mayo a octubre, alcanzando profundidades de hasta 50 cm (C.E. Borghi, obs. pers.). La figura 2.2 muestra las temperaturas y las precipitaciones mensuales durante los años 2015 a 2017, datos obtenidos de la reciente estación meteorológica establecida en la reserva (Estación meteorológica Reserva Don Carmelo).

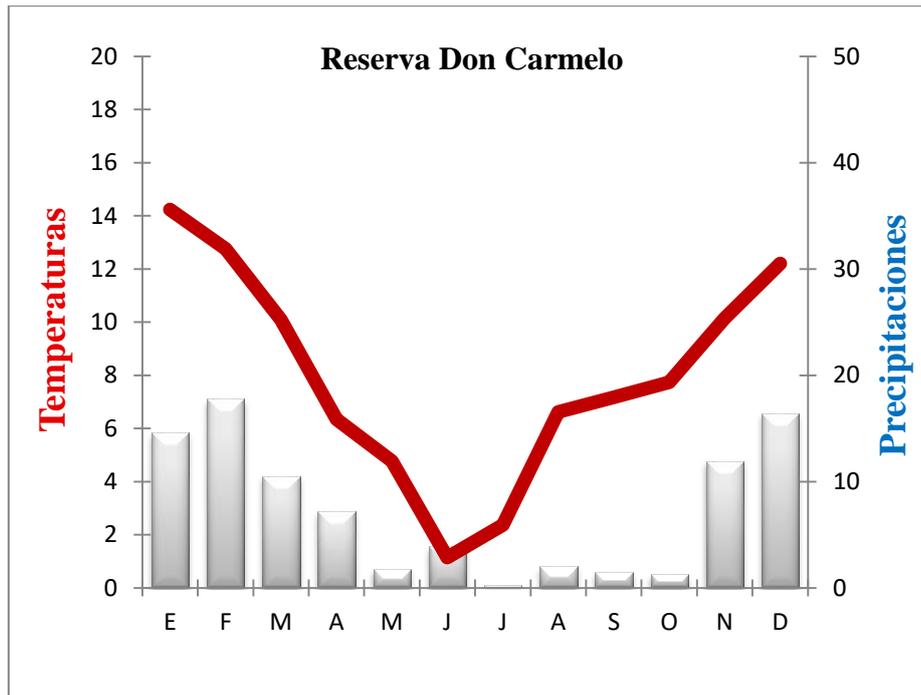


Figura 2.2 Temperaturas y precipitaciones mensuales en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

Vegetación

La vegetación está constituida por arbustos xerófilos bajos y gramíneas, con gran parte de suelo desnudo (Lara et al. 2007). Entre las especies más representativas podemos mencionar: *Lycium chañar*, *L. tenuispinosum*, *Artemisia mendozana*, *Stipa speciosa*, *Ephedra aff multiflora*, *Fabiana denudata*, *Senecio gilliesianus*, *Baccharis incarum*, *Lobivia oligophylla*, *Junellia seriphioides*, *Maihuenopsis glomerata*, *Trycicla spinosa*, entre otras (Foto 2.2).



Foto 2.2. Especies presentes en el área de estudio. A = *Lycium* sp., B = *Stipa speciosa*, C = *Baccharis incarum*, D = *Lobivia oligophylla*, E = *Junellia seriphioides*, F = *Maihuenopsis glomerata*, G = *Adesmia triyuga* y H = *Azorella* sp. (Fotos: Beninato V.).

Diseño experimental

El presente trabajo se realizó durante dos años (2013-2014) en los sitios indicados con estrellas en la figura 2.1. La caracterización vertical y horizontal del ambiente se realizó a dos escalas microescala: que fue definida como el parche (área periférica a la trampa de 1 m²) y a macroescala, que fue definida como el tipo de ambiente. Los ambientes se clasificaron en: incluyendo roquedal, ladera y planicie; los mismos se encuentran distribuidas en la reserva en un rango altitudinal de 2.900 a 3.800 m s.n.m.

Los roquedales están constituidos por afloramientos rocosos basálticos, donde hay poco o nulo desarrollo de suelo y una pendiente media de 17.96° (Foto. 2.3). Su vegetación está representada por herbáceas como *Caiophora coronata*, arbustos característicos como *Adesmia triyuga* y *Ephedra aff multiflora*, gramíneas como *Stipa speciosa* y cactáceas de gran tamaño como *Lobivia oligophyla*. La ladera está caracterizada por rocas de menor tamaño y menor pendiente ($12,30^\circ$) comparado al roquedal, presenta un mayor desarrollo de suelo y la vegetación se encuentra dispersa, representada principalmente por arbustos como *Senesio speciosa*, la gramínea *Stipa speciosa* y cactáceas como *Maihueniopsis glomerata* (Foto. 2.4). La planicie presenta una escasa pendiente (4°), alto porcentaje de suelo desnudo y vegetación achaparrada dominada por gramíneas del genero *Stipa* sp. y arbustos como *Lycium chañar*, *Fabiana denudata* y *Artemisia mendozaana* (Foto. 2.5).



Foto. 2.3: Roquedal en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo (Foto: Beninato V.).



Foto. 2.4: Ladera en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo (Foto: Beninato V.).



Foto. 2.5: Planicie en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo(Foto: Beninato V.).

En las cuatro estaciones del año (otoño, invierno, primavera y verano) se establecieron 9 grillas fijas de 36 trampas tipo Sherman (6 x 6 trampas distanciadas 15 m; Fig. 2.3) con tres réplicas por cada ambiente. Las trampas (Foto 2.7) estuvieron activas por 5 noches consecutivas y fueron revisadas una vez al día. Se utilizó avena arrollada y atún como cebo. A los individuos capturados se les registraron las medidas corporales (largo cuerpo y cola, en

mm), se determinó la edad (crías, juveniles y adultos) y peso corporal (en gr). Además, se registró la condición reproductiva de ambos sexos (hembras: vagina perforada o con tapón, presencia de mamas desarrolladas y machos: testículos no desarrollados o escrotales; Foto 2.6; Tabeni et al. 2007).

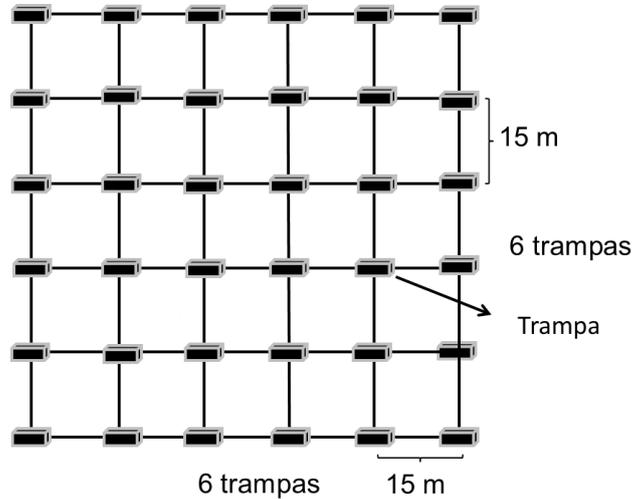


Figura 2.3. Diseño de las grillas establecidas en cada ambiente en la reserva.



Foto. 2.6: A la izquierda se una hembra de *Phyllotis xanthopygus* con la vagina perforada y mamas desarrolladas, a la derecha un macho de la misma especie con testículos no desarrollados en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo (Foto: Beninato V.).

El análisis de hábitat se realizó en cada estación de muestreo sobre un área de 1 m² (Maguire y Rowe, 2017) alrededor de la trampa Sherman (Foto 2.6) utilizando el método de cobertura propuesto por Mostacedo y Fredericksen (2000). Se registraron los siguientes parámetros: vegetación (porcentaje y altura en cm), roca y suelo desnudo (porcentaje de cobertura), dureza del suelo (resistencia a la compresión del suelo) usando un penetrómetro

(S-170 Pocket Penetrometer, Brainard-Kilman) y tipo de sustrato (roca madre, rocas y suelo desnudo). Las rocas se categorizaron según el tamaño en las siguientes categorías: 0-25 cm; 26-75 cm; 76 cm o más. En total se obtuvieron 1.944 puntos de muestreos, 324 por ambiente en cada estación (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Variables ambientales para los tres ambientes de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Se muestra media±error estándar (E. E.).

Variables del ambiente	Roquedal	Ladera	Planicie
	Media±E.E.	Media ±E.E.	Media±E.E.
% Roca madre	4,74 ±0,56	2,39 ±0,25	0
% Roca,0 a 25	36,28 ±1,09	33,49 ±1,01	31,62 ±0,95
% Roca 26 a 75	17,64±0,52	2,02±0,21	0
% Roca 76 a más 100	20,43±0,95	0,003±0,003	0
%Suelo desnudo	37,06 ±0,84	43,88 ±1,12	60,87 ±1,07
Dureza de suelo kg/cm ²	2,76 ±0,04	2,62 ±0,03	2,73 ±0,03
% cobertura de gramíneas	3,01 ±0,12	2,16 ±0,10	1,73±0,07
% cobertura de herbáceas	0,15 ±0,03	0,90 ±0,09	0,57 ±0,03
% cobertura de cactáceas	1,04 ±0,13	0,02 ±0,01	0,12 ±0,04
% cobertura de arbustivas	14,03 ±0,42	11,49 ±0,35	11,22 ±0,33
Altura de gramíneas cm	3,83 ±0,15	2,89 ±0,09	1,52 ±0,06
Altura de herbáceas cm	0,11 ±0,03	0,16 ±0,01	0,08 ±0,01
Altura de cactáceas cm	0,76 ±0,12	0,02 ±0,01	0,01 ±0,03
Altura de arbustivas cm	3,14 ±0,09	2,49 ±0,07	2,32 ±0,06



Foto. 2.7: Trampa tipo Sherman colocada en la planicie en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo (Foto: Beninato V.).

CAPÍTULO III: CARACTERÍSTICAS DEL ENSAMBLE DE MICROMAMÍFEROS

INTRODUCCIÓN

Es ampliamente reconocido que los ambientes montañosos contienen ecosistemas ricos y diversos, y por lo tanto, son elementos clave del sistema global geósfera-biosfera y al mismo tiempo altamente vulnerable a los riesgos naturales y antrópicos (Diaz et al. 2003). En especial, las montañas de tierras áridas proveen una amplia diversidad de bienes y servicios ecosistémicos (Beniston, 2000; Gret-Regamey et al. 2011), son considerados puntos calientes de biodiversidad (Diaz et al. 2003) y se encuentran entre los más sensibles a los cambios climáticos a escala global (Diaz et al. 2003). Debido a esto, es que existe un compromiso mundial para su conservación (NRC, 1999).

La diversidad de especies se encuentra relacionada con la heterogeneidad y complejidad del hábitat y la naturaleza de esta relación depende de cada especie y de las características bióticas y abióticas del hábitat (Rodríguez y Ojeda, 2011). La relación entre la estructura del hábitat y la composición de la comunidad, reflejan distintos aspectos de la biodiversidad. Por ejemplo, la riqueza de especies está relacionada con algunas medidas de diversidad ecológica, aspectos filogenéticos, taxonómicos, relaciones interespecíficas e intraespecíficas, estructura de la vegetación, heterogeneidad de los paisajes, entre otros. En aves y pequeños mamíferos, se ha encontrado una relación positiva entre la diversidad y la complejidad de la vegetación (August, 1983).

Los pequeños mamíferos se encuentran entre los vertebrados con mayor éxito en ecosistemas áridos y semiáridos, y los ecólogos han encontrado en las comunidades de roedores del desierto, excelentes modelos para estudiar convergencia ecológica, biogeografía de islas e interacciones entre especies como determinantes de la estructura de las comunidades (Shenbrot et al. 1999; Ojeda y Tabeni, 2009; Rodríguez y Ojeda, 2011; Ojeda et al. 2011; Traba et al. 2016). Es por ello que los roedores del desierto han jugado un papel central en el desarrollo de la ecología de comunidades (Shenbrot et al. 1999).

América del Sur contiene un conjunto diverso de tierras áridas (Rundel et al. 2007). Estos ambientes han tenido un papel muy importante en la evolución de la rica fauna de mamíferos presentes en estos ambientes (Herskovitz, 1972; Mares y Ojeda, 1982; Reig 1986; Ojeda et al. 2011). Dentro de las tierras áridas, las zonas desérticas de altura como la Puna, albergan una gran diversidad y un alto número de endemismos de sigmodontinos (Reig 1981, 1986; Marquet, 1994; Ojeda et al. 2000; Olson et al. 2001; Novillo y Ojeda, 2012). En Argentina, en la Puna se han abordado algunos aspectos de la biología de los roedores sigmodontinos como historia de vida, sistemática y distribución (Barquez et al. 1991; Mares et al. 1997; Ortiz et al. 2000, 2010; Díaz y Barquez, 2007; Jayat et al. 2011; Ferro, 2013), macrogeografía y patrones de diversidad (Novillo y Ojeda, 2012; Ferro y Barquez, 2014); biogeografía de mamíferos en Salta (Ojeda y Mares, 1989); uso del hábitat en especies de Jujuy (Bonaventura et al. 2006). Con respecto a la información sobre la Puna de San Juan, solo conocemos el trabajo de Borghi y Giannoni (2007) sobre aspectos de la diversidad y abundancia de roedores en la Reserva de Biósfera de San Guillermo, donde un relevamiento determinó a *Phyllotis xantophygus*, *Neotomys ebriosus*, *Eligmodontia* sp. y *Ctenomys* sp. como las especies de pequeños mamíferos dominantes del sistema.

Con respecto a la provincia de San Juan, dos tercios de su superficie está ocupada por áreas montañosas y planicies de altura (Márquez, 1999), siendo las principales actividades económicas la minería y la ganadería extensiva. En estos ambientes, para establecer adecuadas medidas de conservación, a fin de garantizar la capacidad de las montañas para suministrar servicios ecosistémicos, es necesario contar con buenas bases de información, las que aún son escasas tanto a nivel local como mundial (Diaz et al. 2003; Beniston, 2005; Andrew et al. 2014).

Objetivos específicos:

- Caracterizar y analizar la diversidad de micromamíferos existente en la Puna Desértica.
- Caracterizar y comparar estacionalmente los tres ambientes más representativos en la Puna Desértica, de acuerdo a la abundancia de pequeños mamíferos.

Hipótesis y predicciones

- H 1- La Diversidad de micromamíferos esta relacionada con los atributos del paisaje (alimento y refugio).
- P 1 - La diversidad de micromamíferos será mayor a mayor complejidad ambiental.
- P 2- La composición de especies cambiará entre ambientes simples y complejos.
- P 3- La abundancia de micromamíferos cambiará estacionalmente entre ambientes simples y complejos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para una descripción detallada sobre las características del área de estudio y diseño experimental ver la descripción del Capítulo II “Materiales y Métodos Generales”.

Análisis Estadísticos

El éxito de captura se calculó como el N° de individuos capturados/total de noches trampa; y la capturabilidad se calculó como la frecuencia de captura por especie por ambiente/total de noches trampa *100 (Stanley et al. 2005; Adam et al. 2015). En otoño, invierno, primavera y verano de 2013-2014 el esfuerzo de captura fue de 1080 noches trampa, excepto para el otoño del 2014 que fue de 864 noches trampa. El esfuerzo de muestreo fue menor en otoño de 2014 debido a una intensa nevada. Por esto la abundancia por estación se estandarizó (número de individuos * 1000/noches trampa).

Se elaboraron curvas de acumulación de especies basadas en la frecuencia de capturas de los individuos, pudiéndose de esta manera, evaluar la fracción de la riqueza registrada para todos los ambientes y para cada uno de ellos (Gotelli y Collwel, 2001). Para estimar la riqueza se utilizó el estimador no paramétrico Chao 1, que tiene en cuenta las abundancias de las especies raras y la representatividad del muestreo fue obtenida a partir del número de noches trampa. Se estimó el índice de diversidad de Shannon-Wiener, el índice de diversidad de Simpson (H' y S respectivamente; Colwell, 2016) y se calculó la Equitatividad (E ; Magurran, 2004). Para ver diferencias entre la diversidad de los ambientes, se realizaron intervalos de confianza con un 95% de confianza. Los parámetros estimados fueron calculados utilizando el software EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2016).

Para analizar la variación de la abundancia de las especies, en relación al ambiente y a la estación del año se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG) con distribución Binomial Negativa. Se consideraron como variables respuestas las abundancias de cada especie y como variables explicativas el ambiente con tres niveles (roquedal, ladera y planicie) y la estación con cuatro niveles (Invierno, Otoño, Primavera y Verano). Para evaluar la significancia de las variables explicativas se utilizó la prueba de Wald con un $\alpha < 0,10$ (Sheiner y Gurevitch, 2001).

Para realizar los análisis se utilizaron los paquetes MASS (Venables y Ripley, 2002) y aod (Lesnoff y Lancelot, 2012) con el software R (3.2.4, R Development Core Team 2017). Los valores de abundancia de cada especie y variables del ambiente se expresaron en media y error estándar (media \pm EE).

RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 756 capturas, representando un total de 310 individuos, con un esfuerzo de captura de 12.312 noches/trampa. El éxito de captura fue del 2,5 % y un éxito de capturas y recapturas de 6,14 %. Se capturaron tres especies de roedores (<100 gr) de la familia Cricetidae: *Phyllotis xanthopygus* (63,2%; n=196), *Abrothrix andina* (30,0%; n=93) y *Eligmodontia moreni* (6,5%; n=20) y una única captura de un marsupial de la familia Didelphidae, *Thylamys pallidior* (0,3%; n=1, Tabla 3.1).



Foto 3.1. Especies que componen el ensamble de pequeños mamíferos de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. A = *Phyllotis xanthopygus*; B = *Abrothrix andina*; C = *Eligmodontia moreni* y D = *Thylamys pallidior* (Fotos: BeninatoV.).

La riqueza total de micromamíferos para el área de estudio fue de cuatro especies y de tres especies para cada ambiente. Las curvas de acumulación de especies mostraron una representatividad del muestreo del 100% (Índice de Chao 1, Fig. 3.1), indicando que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para registrar las especies presentes en los distintos ambientes (Fig. 3.2: A, B y C). La diversidad del ensamble fue significativamente distinta en los tres ambientes considerados (Fig. 3.3). La mayor diversidad y equitatividad de micromamíferos se encontró en la planicie, pero también fue el ambiente con la menor abundancia. El roquedal mostró la mayor abundancia y menor equitatividad (Tabla 3.1).

La abundancia de las distintas especies de roedores varió en los distintos ambientes, pero no a nivel general, en las estaciones. En el roquedal, la mayor abundancia se registró en el verano seguida del otoño, el invierno y por último la primavera, sin embargo no hubo diferencias significativas entre las mismas (Tabla 3.2). En la ladera y planicie en el otoño se registró la mayor abundancia (Tabla 3.2) y hubo diferencias significativas en la abundancia en *A. andina* y *E. moreni* entre verano y otoño (Prueba Wilcoxon, $p=0,09$ y $p=0,08$) pero no para *P. xanthopygus*.

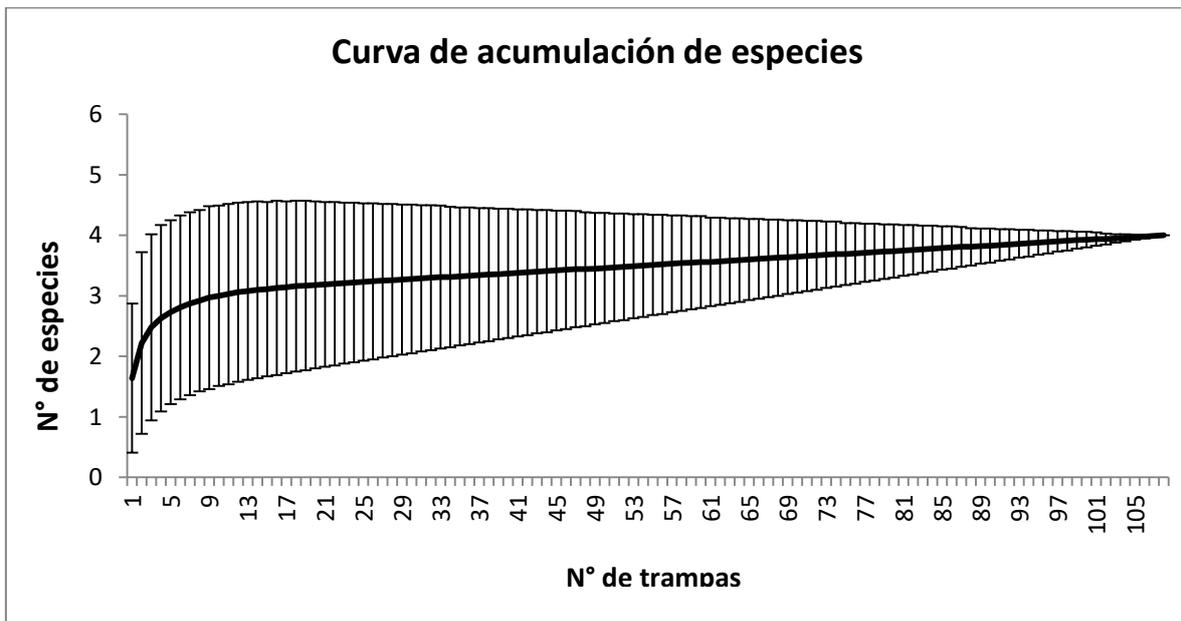


Figura 3.1. Curva de acumulación de especies de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

Tanto el ambiente como la estación explicaron la variación en abundancia para dos de las tres especies estudiadas. *Phyllotis xanthopygus* presentó una abundancia significativamente mayor en el roquedal ($16,29 \pm 1,76$), seguido de la ladera ($3,08 \pm 0,67$) y la planicie ($0,87 \pm 0,32$; Tabla 3.2). La estación también fue una variable importante que explicó

la abundancia de la especie (Tabla 3.3). La mayor abundancia se encontró en otoño y verano ($8,00 \pm 2,31$; $7,38 \pm 2,35$) siendo similar entre estas estaciones (Prueba de Wilcoxon, $p=0,2083$) y la menor en invierno y primavera ($7,7 \pm 1,70$ y $5,83 \pm 1,86$) entre las que tampoco se encontró diferencias significativas (Prueba de Wilcoxon, $p=0,4904$).

Con respecto a *Abrothrix andina*, el roquedal también fue el ambiente con significativamente mayor abundancia de la especie ($7,41 \pm 1,01$; Tabla 3.3), mientras que en ladera y planicie fue menos abundante ($1,46 \pm 0,39$ y $1,12 \pm 0,34$; respectivamente, Tabla 3.3). La estación también tuvo un efecto significativo en su abundancia (Tabla 3.3), siendo el otoño la estación con mayor abundancia seguido de invierno, verano y primavera ($4,33 \pm 1,15$; $3,55 \pm 0,94$; $2,88 \pm 1,09$ y $2,55 \pm 0,89$; respectivamente). *Eligmodontia moreni* fue la especie menos abundante del ensamble, solo presente en la planicie y ladera y no se capturó en el verano (Tabla 3.2), no habiéndose encontrado efecto del ambiente ni de la estación (Tabla 3.3).

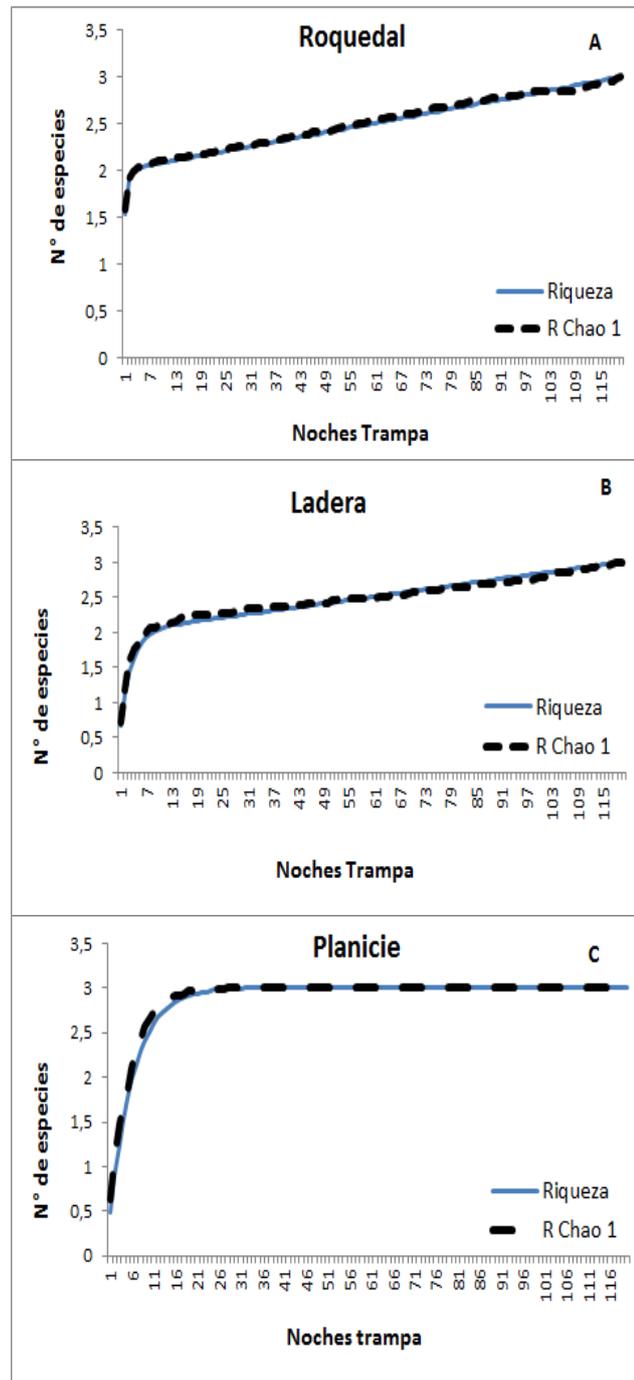


Figura 3.2. Riqueza de micromamíferos de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la Puna Desértica; por ambientes A = Roquedal; B = Ladera y C = Planicie. Curva de acumulación de especies índice de riqueza Chao 1.

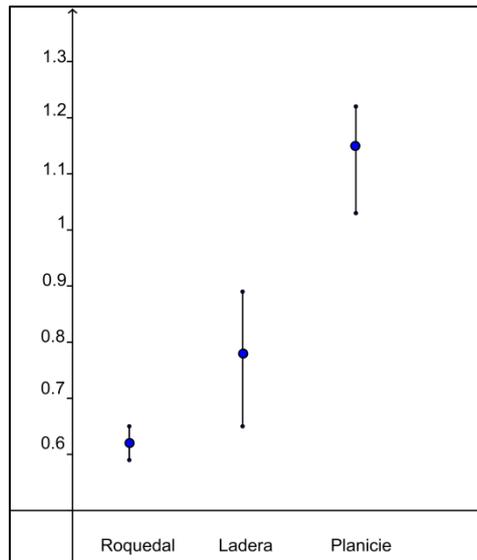


Figura 3.3. Intervalos de confianza para la diversidad de pequeños mamíferos de la Puna Desértica en de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la Puna Desértica; El eje de la y representa los estimadores de los índices de diversidad de Shannon.

Tabla 3.1. Abundancias y diversidad de micromamíferos para la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo entre ambientes. Los parámetros calculados fueron, Ind/ha: Individuos por hectárea, (Var) Varianza, A: Abundancia, ♀: hembras, ♂: machos, NI: sexo no identificado Fr: frecuencia de captura, (c): capturabilidad (frecuencia de captura por especie por ambiente/total de noches trampa *100).

		Roquedal						Ladera						Planicie					
		Ind/ha (Var)	A	♀	♂	NI	Fr (c)	Ind/ha (Var)	A	♀	♂	NI	Fr (c)	Ind/ha (Var)	A	♀	♂	NI	Fr (c)
Total	<i>P. xanthopygus</i>	7 (40,3)	152	66	82	4	392 (9,55)	3 (7,1)	35	19	14	2	74 (1,80)	1 (6,9)	9	6	3	0	22 (0,54)
	<i>A. andina</i>	1 (14,8)	63	19	40	4	180 (4,38)	1 (3,0)	17	7	10	0	35 (0,85)	1 (3,3)	13	3	9	1	28 (0,68)
	<i>E. moreni</i>	0	0	0	0	0	0	0 (1,3)	5	2	3	0	5 (0,12)	1 (5,8)	15	6	8	1	20 (0,49)
	<i>T. pallidior</i>	1	1	0	1	0	1 (0,02)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Riqueza	3						3						3					
	Diversidad (H')	0,65						0,76						1,09					
Índices	Diversidad (S)	1,8						1,97						2,94					
	Equitatividad (E)	0,59						0,69						0,99					

Tabla 3.2. Abundancia de micromamíferos entre los ambientes y estaciones. Los parámetros, Abundancia, Fr y capturabilidad fueron calculados para las cuatro especies de micromamíferos capturados durante 2013 y 2014 para las cuatro estaciones del año. A: Abundancia (se estandarizó a 1000 noches trampas, número de individuos * 1000 / noches trampa), ♀: hembras, ♂: machos, NI: sexo no identificado, Fr: frecuencia de captura, (c): capturabilidad (frecuencia de captura por especie por ambiente/total de noches trampa *100).

		Roquedal					Ladera					Planicie				
		A	♀	♂	NI	Fr (c)	A	♀	♂	NI	Fr (c)	A	♀	♂	NI	Fr (c)
Otoño	<i>P. xanthopygus</i>	44	23	24	1	116 (13,43)	13	6	5	0	23 (2,66)	3	1	2	0	6 (0,69)
	<i>A. andina</i>	15	5	11	0	54 (6,25)	7	3	4	0	14 (1,62)	5	0	3	1	10 (1,16)
	<i>E. moreni</i>	0	0	0	0	0	3	1	2	0	3 (0,35)	7	3	2	1	7 (0,81)
	<i>T.pallidior</i>	1	0	1	0	1(0,11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Invierno	<i>P. xanthopygus</i>	25	6	13	3	83 (7,69)	6	3	2	1	15 (1,39)	3	2	1	0	6 (0,56)
	<i>A. andina</i>	13	6	8	0	43 (3,98)	3	2	1	0	11 (1,02)	4	2	2	0	10 (0,93)
	<i>E. moreni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	5 (0,46)
Primavera	<i>P. xanthopygus</i>	27	13	16	0	92 (8,52)	4	3	1	0	11 (1,02)	1	1	0	0	4 (0,37)
	<i>A. andina</i>	8	4	4	1	40 (3,70)	2	1	1	0	3 (0,28)	1	0	1	0	4 (0,37)
	<i>E. moreni</i>	0	0	0	0	0	2	1	1	0	2 (0,18)	6	3	4	0	8 (0,74)
Verano	<i>P. xanthopygus</i>	49	24	29	0	101 (9,35)	13	7	6	1	25 (2,31)	2	2	0	0	6 (0,55)
	<i>A. andina</i>	22	4	17	3	43 (4,00)	5	1	4	0	7 (0,65)	4	1	3	0	4 (0,37)

Tabla 3.3. Diferencias entre ambientes y estaciones para tres de las especies presentes en el ensamble. Se examinaron con Modelos Lineales Generalizados y la prueba de Wald (X^2), en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. E.E. (Error Estandar).

VARIABLES RESPUESTA	VARIABLES EXPLICATIVA	NIVELES	ESTIMADOR	E.E.	P (P. WALD)
<i>P. xanthopygus</i>					
	Ambiente	Intercepto ^a	-0,264	0,316	0,0001
		Ladera	1,247	0,312	
		Roquedal	2,938	0,294	
	Estación	Otoño	0,304	0,287	0,0001
		Primavera	-0,134	0,298	
		Verano	0,28	0,288	
<i>A. andina</i>					
	Ambiente	Intercepto ^a	0,26	0,351	0,0001
		Ladera	0,256	0,373	
		Roquedal	1,969	0,338	
	Estación	Otoño	0,166	0,368	0,0001
		Primavera	-0,634	0,395	
		Verano	-0,398	0,386	
<i>E. moreni</i>					
	Ambiente	Intercepto ^b	-2,1	0,909	0,079
		Planicie	1,57	0,769	
	Estación	Otoño	1,013	0,942	0,28
		Primavera	0,957	0,945	

^a Variable relativa al valor de tipo Ambiente y Estación (Planicie e Invierno)

^b Variable relativa al valor de tipo Ambiente y Estación (Ladera e Invierno)

DISCUSIÓN y CONCLUSIÓN

En total se registró la presencia de cuatro especies de micromamíferos en el extremo sur de la Puna. De las especies registradas, tres son roedores: *Phyllotis xanthopygus*, *Abrothrix andina* y *Eligmodontia moreni* y una un marsupial *Thylamys pallidior*. *Phyllotis xanthopygus*, es una especie que se encuentra ampliamente distribuida en la Argentina, y en la región andina hasta 5500 m s.n.m. (Barquez et al. 2006; Jayat et al. 2006, 2007; Novillo y Ojeda, 2014). Presenta apenas ocho registros en la provincia de San Juan (Global Biodiversity Information Facility). En cuanto a *Abrothrix andina* se confirma el registro para la Puna en la provincia de San Juan a partir de los 3000 m s.n.m. Su distribución actual conocida hasta el momento en Argentina incluía áreas altoandinas por encima de 3500 m s.n.m. (Díaz y Barquez, 2007; Ferro y Barquez, 2009; Jayat et al. 2008; Jayat et al. 2016) en las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán y Catamarca, La Rioja y Mendoza. Para la provincia de San Juan solo existían dos registros en el noroeste de la provincia (Global Biodiversity Information Facility). En este trabajo confirmamos la presencia de *E. moreni* para el centro de la provincia de San Juan, siendo el primer registro para el extremo sur de la Puna Desértica. *Eligmodontia moreni* es una especie escasamente conocida con respecto a su historia de vida (Lanzone et al. 2012) con registros en solo dos localidades para la provincia, en Calingasta (Global Biodiversity Information Facility) y en el Parque Provincial Ischigualasto (Traba et al. 2010). Finalmente, el único ejemplar de *Thylamys pallidior* fue capturado en una zona de arbustos altos asociada a grandes bloques de rocas basálticas (V. Beninato, obs. pers.). *Thylamys pallidior* se distribuye ampliamente en Argentina, suroeste de Bolivia y Paraguay (Redford y Eisenberg, 1992; Palma et al. 2002). La presencia de la especie también fue documentada en el área de muestreo con trampas cámara (datos no publicados). Presenta apenas seis registros en la provincia de San Juan (Global Biodiversity Information Facility).

El número de especies encontrado en la Puna Desértica en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo se encuentra dentro del rango observado en otros desiertos de llanuras del mundo como Norteamérica, Asia y África; donde se registraron de dos a cuatro especies de micromamíferos (ver revisión, Kelt et al. 1996). Además, junto a éstos

roedores, encontramos una sola especie de marsupial, al igual que en otros desiertos del hemisferio Sur (Meserve, 1981; Kelt et al. 1996; Ojeda et al. 2000; Albanese y Ojeda, 2012). Destacándose un patrón en los ensambles de ecosistemas áridos integrados por roedores y un marsupial donde *Thylamys pallidior* siempre se encuentra en muy baja abundancia, coincidente en lo reportado por Gonnet y Ojeda (1998).

La riqueza encontrada fue similar a la reportada en otros sitios estudiados de las ecorregiones de la Puna Seca y Noroeste Argentino en los Altos Andes de Argentina (Ortiz et al. 2000) y para los Altos Andes en el Sur (Novillo y Ojeda, 2014), aunque menor a sitios de altura similar, pero más húmedos y productivos, como son los del Norte argentino (Díaz y Barquez, 2007). Esta relación positiva entre la productividad y la riqueza ha sido señalada por varios autores, entre ellos Rosenzweig y Winakur (1969), Kelt et al. (1994), Williams et al. (2002), Ojeda y Tabeni (2009), Novillo y Ojeda (2014). Estos ambientes de desierto se caracterizan por una escasa cobertura vegetal que se encuentra distribuida heterogéneamente con un escaso desarrollo de los suelos, pobres en materia orgánica.

La riqueza por ambiente fue de tres especies en cada uno de ellos. La mayor abundancia de micromamíferos se encontró en el roquedal donde se obtuvo el 70% de los individuos capturados. Sin embargo, el roquedal fue el ambiente menos diverso y menos equitativo, con una amplia dominancia de *P. xanthopygus*, quien representó el 72% de las capturas del roquedal y el 50% de todas las capturas realizadas. Por otro lado, las capturas en la planicie solo representaron el 12% de los individuos, en tanto que la especie más abundante fue *E. moreni* quien solo representó el 5% de todas las capturas. En una situación intermedia encontramos a la ladera, donde dominó también *P. xanthopygus*. La relación positiva entre diversidad de pequeños mamíferos y heterogeneidad del ambiente descrita en numerosas investigaciones donde encontraron una mayor diversidad en ambientes más heterogéneos, como los roquedales y menor diversidad en ambientes abiertos como la planicie (Ojeda, 1989; Simonetti 1989; Bos et al. 2002). En este trabajo el hábitat más heterogéneo fue el menos diverso por el predominio de *P. xanthopygus* y el más diverso fue la planicie.

Muchos autores han propuesto que la coexistencia de las especies filogenéticamente emparentadas, dentro de un hábitat particular, es posible gracias a mecanismos de partición

de recursos (Kotler, 1989; Scott y Dunstone, 2000). En desiertos, las especies que ocupan un mismo tipo de hábitat en general se diferencian en tamaño corporal o morfología (Brown y Zeng, 1989). La coexistencia en el desierto de la Puna podría estar explicada por la variación en las abundancias de las especies del ensamble de la reserva en los distintos ambientes. Siendo la especie dominante *P. xanthopypus* con respecto a *Abrothrix andina* y *Eligmodontia moreni*, dos especies de menor tamaño corporal y con menor abundancia. Por otro lado, la coexistencia de los pequeños mamíferos en este desierto frío, también podría estar dado por las diferencias comportamentales, tales como forrajeo o segregación temporal (diaria o estacional; Kotler, 1989; Scott y Dunstone, 2000).

La variación en la abundancia de los pequeños mamíferos entre las estaciones, para el ambiente de roquedal no presentó variación en *P. xanthopypus*. Esto podría estar explicada por la mayor disponibilidad y estabilidad de los recursos en éste ambiente (ver Capítulo IV de esta tesis), al igual que lo encontrado en otros estudios (Mares, 1997; Fredericksen et al. 2003; ver revisión Nutt, 2007; Campos y Giannoni, 2013). Por otro lado, se registro variación de abundancia en la ladera y la planicie en otoño con respecto al verano particularmente para *A. andina*. Esto podría deberse a los cambios ambientales relacionados a la precipitación y al consecuente aumento de la productividad primaria. En consecuencia las especies que coexisten en el ensamble poseen estrategias que le permiten ser más eficientes en el uso de los recursos, de acuerdo a la variación estacional de los mismos (Kotler y Bown, 1988, Kotler et al. 1994). *Eligmodontia moreni* estuvo restringida a la ladera y la planicie, siendo más abundante en esta última, donde la pendiente es menor. Su forma de locomoción, salto cuadrúpedo (Taraborelli et al. 2003) adaptada a los ambientes llanos con suelos profundos al ser una especie cavadora, podría explicar la mayor abundancia en la planicie con respecto a la ladera y la ausencia en el roquedal.

Los desiertos son sistemas regulados principalmente por el agua, lo que determina la distribución y disponibilidad de alimentos (Kelt et al. 1996; Corbalán y Ojeda, 2004). La escasez de este recurso determina que estos ambientes se caractericen por una productividad generalmente baja. En nuestro área de estudio hay ambientes poco productivos, con baja cobertura vegetal, como la ladera y la planicie (% de cobertura de arbustos, $11,49 \pm 0,35$; $11,22 \pm 0,33$; respectivamente) y ambientes que presentan una

mayor productividad y complejidad, como el roquedal (% de cobertura de arbustos, $14,03 \pm 0,42$). Los roquedales albergan así una mayor disponibilidad de recursos que se mantiene relativamente estable, proporcionando alimento y refugio a lo largo de las estaciones. Además, los roquedales generan microambientes únicos, con una alta riqueza de especies vegetales que permanecen verdes durante todo el año (Porembski et al. 1997), ofreciendo estabilidad térmica durante el día (Mares, 1997; Fredericksen et al. 2003; Nutt, 2007; Campos y Giannoni, 2013) y refugio contra depredadores (Nutt, 2007). Varios autores consideran que los roquedales, representan puntos calientes de biodiversidad, soportando comunidades bióticas únicas y altos niveles de endemismo, ya que poseen una singular riqueza de flora y fauna (Porembski, 2000; Michael et al. 2008; Fandiño et al. 2017), y por lo tanto han sido considerados importantes a nivel mundial por la biodiversidad que concentran (Porembski, 2000). Sin embargo, a pesar de la aparente atención que han recibido, estos se encuentran entre los ecosistemas menos estudiados del mundo (Larson et al. 2000; Michael et al. 2008).

En conclusión, en este trabajo se registró la composición, riqueza y diversidad de los pequeños mamíferos en los tres ambientes más característicos de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la Puna Desértica. La variación en la complejidad y heterogeneidad del hábitat, influye directamente sobre la distribución de los organismos y la manera en como se estructura la comunidad de la Puna Desértica. Uno de los factores más influyentes para los pequeños mamíferos, es por ejemplo, la cobertura vegetal ya que les proporciona refugio, alimento y disminuye el riesgo de depredación. De acuerdo a esto, según la teoría de diversidad, una mayor diversidad y riqueza de especies de micromamíferos siempre se espera en ambientes mas complejos y heterogeneos, nuestros resultados mostraron lo contrario siendo el ambiente mas diverso la planicie. Esto podría deberse a que si bien la oferta de recursos se encuentra concentrada en el roquedal las especies que lo habitan son especialistas de hábitat. Además por esta razón la composición de las especies cambio entre los ambientes al igual que la abundancia, de esta manera se acepta la hipótesis planteada. En cuanto a la variación estacional de la abundancia solo cambio la de *Abrothrix andina* y *Eligmodontia moreni*, la de *Phyllotis xanthopygus* se mantuvo estable a lo largo del año.

Los resultados obtenidos constituyen un aporte novedoso para el área y ambiente de estudio. Este representa una primera base del conocimiento de la biodiversidad de micromamíferos del área protegida ubicada en el extremo austral de la Puna Desertica, aportando información sobre ambientes aridos de montaña, inaccesibles y poco explorados de la región. Saber cómo se componen las comunidades de micromamíferos y su variación en tiempo y espacio es básico para esta región, ya que este grupo forma parte de importantes procesos ecológicos en el mantenimiento de la biodiversidad en sistemas sensibles al cambio climático como los ambientes montañosos.

CAPÍTULO IV: USO Y SELECCIÓN DE HÁBITAT A DOS ESCALAS ESPACIALES

INTRODUCCIÓN

América del Sur posee una gran diversidad de tierras áridas y semiáridas y se compone de diversos ensambles de mamíferos (Ojeda et al. 2011). A pesar de la heterogeneidad en la diversidad se detecta un patrón general en la composición de especies que se observa a diferentes escalas espaciales (Ojeda et al. 2011), donde los principales factores que estructuran los ensambles de mamíferos de desiertos son las interacciones inter-específicas, además de los factores ambientales y climáticos. Las variaciones estructurales en los hábitats de desierto, dan lugar a una marcada heterogeneidad de los procesos ecológicos (Sassi et al. 2006). Esto se debe, en parte, a las limitaciones ambientales únicas impuestas por este tipo de ambiente (Stapp, 2010; Ceballos et al. 2015).

En general, los organismos se distribuyen de manera no aleatoria en respuesta a la heterogeneidad ambiental en el espacio y en el tiempo (Stewart et al. 2000). El hábitat puede ser definido como el espacio físico en el cual el organismo obtiene los recursos esenciales para sobrevivir y reproducirse (Partridge, 1978). Éste se establece de acuerdo a la presencia de características y su calidad, teniendo en cuenta la manera en que usa o consume determinados recursos (Hall et al. 1997). Los recursos son unidades tangibles que se distribuyen en el espacio y el tiempo como unidades discretas (Lele et al. 2013), por ejemplo, el tipo de alimento que consume, los diferentes hábitats que ocupa (Johnson, 1980; Campos et al. 2001; Campos y Giannoni, 2013); los refugios térmicamente estables que elige (Campos y Giannoni, 2013); la obtención de protección, sombra y refugio contra depredadores (Andino et al. 2014).

El uso de un recurso por parte de un organismo o población está definido como la cantidad del recurso, ya sea físico o biológico, que es utilizado en un período determinando de tiempo (Manly et al. 2002). Por otro lado, la selección del hábitat es el uso

desproporcionado de un recurso comparado con su disponibilidad en el ambiente (Hall et al. 1997; Manly et al. 2002). Finalmente, la disponibilidad de recursos se refiere a la cantidad de recurso accesible para el organismo en un tiempo y espacio dado (Hall et al. 1997; Manly et al. 2002). La selección de hábitat suele describirse como el resultado de un compromiso evolutivo para maximizar la supervivencia y/o el éxito reproductivo (Johnson, 2005). Es un proceso jerárquico que involucra una serie de decisiones comportamentales innatas y aprendidas realizadas por el animal a diferentes escalas del ambiente (Hall et al. 1997; Corbalán, 2006). Según Manly et al. (2002) la intensidad de selección de los recursos se relaciona con la frecuencia con la que lo utiliza, esto es de particular interés ya que proporciona información fundamental sobre la naturaleza de los animales y cómo éstos satisfacen sus necesidades de supervivencia. Los recursos, en general, se encuentran de manera heterogénea en la naturaleza, por lo tanto la disponibilidad de los mismos cambia a lo largo de su distribución, ya sea espacial o temporal (Manly et al. 2002). Muchos son los factores que afectan la selección de recursos, entre ellos podemos mencionar: estación, sexo, edad, comportamiento y patrón de actividad diaria (Alldredge y Griswold, 2006), riesgo de predación, clima y productividad (Whitaker et al. 2006). Además, estos factores varían de acuerdo a la escala espacial de estudio, considerando la respuesta de los organismos frente a condiciones y recursos ambientales que son heterogéneos en el espacio (Alldredge y Griswold, 2006).

Los organismos perciben y responden a la estructura del paisaje de manera distinta dependiendo de las diferentes escalas espaciales y temporales (Morris, 1987; Wiens, 2002). El hábitat de una especie puede entenderse a diferentes escalas espaciales y temporales, como así también a múltiples escalas. Estas varían desde el macrohábitat (selección de grano grueso), entendiéndolo como el área total en la que el organismo desarrolla su ciclo vital. Al microhábitat (selección de grano fino), que hace referencia a las características estructurales de la vegetación y sustrato percibidas por el organismo (Morris, 1987; Corbalán, 2006; Traba et al. 2010).

En el proceso de selección del macrohábitat los factores que pueden influir son la comunidad vegetal y la estructura y complejidad del ambiente, siendo éstos responsables de la dinámica de las poblaciones de micromamíferos (Morris, 1987; Traba et al. 2016). A

nivel de microhábitat algunos factores fundamentales incluyen la cobertura de la vegetación y la disponibilidad de recursos tróficos (Traba et al. 2010; Tarjuelo et al. 2011) y, en relación con éste último, la composición florística (Taraborelli et al. 2003; Traba et al. 2016). También existen recursos defendibles como las rocas que son importante para algunas especies de micromamíferos especialistas de roquedales (Nutt, 2007; Campos y Giannoni, 2013). La importancia del macrohábitat y microhábitat para explicar la abundancia y distribución de micromamíferos ha sido ampliamente discutida en la literatura las características del microhábitat (Jorgensen y Demarais, 1999; Traba et al. 2010; Tarjuelo et al. 2011). Otros sostienen que el macrohábitat presenta predictores más fiables en el proceso de selección por los organismos (Morris, 1987; Corbalán, 2006). Según Jorgensen (2004) esta persiste debido a que no existe un consenso en cuanto al uso de la definición del macrohábitat y microhábitat.

Las escalas espaciales son claves para comprender, como las especies responden a los factores extrínsecos (Heino et al. 1997; Greenville et al. 2016). Debido a esto, es necesario el empleo de un enfoque multiescalar, que incorpore los niveles de microhábitat y macrohábitat. Con la intención de inferir de forma integradora los patrones de selección de hábitat del ensamble de micromamíferos de la Puna. Esta comprensión también es de importancia práctica para manejar las poblaciones que enfrentan el cambio ambiental y para manejar múltiples especies que comparten un ambiente común (Greenville et al. 2016). Es por esto que se requiere un conocimiento acerca del uso y selección del hábitat, para implementar estrategias de conservación y manejo de poblaciones estables de micromamíferos en sistemas frágiles como la Puna Desértica, donde los recursos son heterogéneos en el espacio y el tiempo.

Objetivos específicos:

- Determinar cuáles son las características del macrohábitat (en cuanto a heterogeneidad y complejidad) que afectan al uso y selección por parte de los micromamíferos en la Puna Desértica.
- Determinar cuáles son las características bióticas y abióticas a nivel de microhábitat (en cuanto a heterogeneidad y complejidad) que afectan el uso y selección de micromamíferos en la Puna Desértica.

Hipótesis y predicciones

- H - Los hábitats complejos y heterogéneos poseen una amplia disponibilidad de recursos (refugio y alimento).
- P 1- En los hábitats más complejos y heterogéneos la abundancia de micromamíferos será mayor.
- P 2- La mayor riqueza se encontrará en los ambientes más complejos y heterogéneos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para una descripción detallada sobre las características del área de estudio y diseño experimental ver Capítulo II (Sección “Materiales y métodos generales”).

Para abordar el estudio del uso y selección del hábitat se evaluó la percepción de la heterogeneidad y complejidad ambiental por parte de los micromamíferos a dos escalas espaciales: macrohábitat y microhábitat. (Gonnet y Ojeda, 1998; Corbalán y Ojeda, 2004; Corbalán, 2006; Corbalán y Debandi, 2006, Tabeni et al. 2007). El macrohábitat estuvo representado por los diferentes ambientes (estos potenciales hábitats en la Puna Desértica son considerados como unidades de paisaje) mientras que el microhábitat estuvo representado por la heterogeneidad y complejidad ambiental dentro de los hábitats potenciales.

Caracterización del macrohábitat

La heterogeneidad y complejidad del macrohábitat fue analizada en tres ambientes diferentes: roquedal, ladera y planicie (para más detalle de cada ambiente, ver descripción en Capítulo II, Tabla 2.1). Las variables utilizadas para caracterizar el macrohábitat se detallan en la tabla 4.1.

Caracterización del microhábitat

Para determinar la estructura de la vegetación y características del microhábitat. Se registraron en una superficie de 1x1 m alrededor de la trampa Sherman (unidad de muestreo), todas las variables de hábitat. En total se registraron 2.592 unidades de muestreo, de microhábitat por ambiente y estación (roquedal, ladera y planicie; húmeda y seca) en los dos años de muestreo (2013-2014). Se identificaron 14 variables como potenciales predictores de la selección de microhábitat (Tabla 4.3) todas ellas consideradas como posibles indicadoras de la abundancia de micromamíferos (Tabeni et al. 2007; Traba

et al. 2010; Tarjuelo et al. 2011; Campos y Giannoni, 2013). Cada variable de cobertura fue estimada independientemente de las otras, por lo que sumadas pueden exeder el 100%.

Tabla 4.1. Variables utilizadas para describir el macrohábitat y microhábitat en relación a la estructura horizontal y vertical de los distintos ambientes.

Variables del macrohábitat	Descripción
	Ambiente (tres niveles: roquedal, ladera y planicie)
	Estación (dos niveles: seca y húmeda)
	% Cobertura de roca total medido en cm ² (0,56 ha)
	% Cobertura de vegetación total (0,56 ha)
Variables del microhábitat	
Tamaño de rocas	(%) Rocas de 0 a 25 medido en cm ²
	(%) Rocas 26 a 75 medido en cm ²
	(%) Rocas de 76 a más, medido en cm ²
Sustrato	(%) Roca madre medido en cm ²
	(%) Suelo desnudo
	Dureza de suelo kg/cm ²
Estructura de la Vegetación	(%) Cobertura de gramíneas
	(%) Cobertura de herbáceas
	(%) Cobertura de cactáceas
	(%) Cobertura de arbustivas
	Alturas de gramíneas medido en cm
	Alturas de herbáceas medido en cm
	Alturas de cactáceas medido en cm
	Alturas de arbustivas medido en cm

Análisis Estadísticos

Para evaluar la selección de las variables del macrohábitat se construyeron 7 modelos lineales generalizados (GLM) con distribución Binomial negativa, con las cuales se evaluó la sobredispersión en el modelo saturado (Crawley, 2007). Los modelos incluyeron las variables que se detallan en la tabla 4.3. Como variable respuesta se utilizó la frecuencia de capturas y recapturas de los individuos por especie. Para realizar los análisis se utilizó el paquete MASS (Venables y Ripley, 2002), utilizando el software R (3.4.2, R Development Core Team 2017).

El aporte de las variables de estructura de la vegetación del microhábitat (Tabla 4.3) en cada uno de los ambientes se evaluó mediante un Análisis de Componentes Principales

(PCA). Los componentes principales se extrajeron a partir de una matriz de correlaciones. Los componentes principales son independientes entre sí, lo que evita problemas de colinealidad, detectados entre las variables originales en análisis exploratorios previos. Los componentes resultantes del PCA pueden ser interpretados como gradientes ecológicos significativos más allá de los macrohábitats y microhábitats en los pequeños mamíferos (Traba et al. 2010; Noguerales et al. 2015). Este tipo de análisis proporciona información sobre la selección del hábitat a pequeñas escalas espaciales, cercanas al concepto de nicho efectivo (Traba et al. 2010). Este enfoque analítico particularmente útil para separar especies generalistas y especializadas a escala de microhábitat (para un enfoque similar, véase por ejemplo Morris, 1996; Traba et al. 2010).

Para evaluar la selección del microhábitat se realizaron 14 Modelos Lineales Generalizado Mixtos (GLMMs) con distribución Poisson (Crawley, 2007). Se evaluó la sobredispersión ($\hat{c} > 1$) en el modelo saturado. Como variable respuesta se utilizó la frecuencia de capturas y recapturas de los individuos por especie y como variable aleatoria se usó la grilla. Las variables explicativas fueron utilizadas de las resultantes a partir del PCA en 11 componentes. Se emplearon los paquetes lme4 (Bates et al. 2015) y MASS (Venables y Ripley, 2002) para realizar los GLMM y el paquete MuMIn (Barton, 2016) para el promediado de modelos, utilizando el software R (3.4.2, R Development Core Team 2017).

La bondad de ajuste de los modelos para macrohábitat y microhábitat fue analizada siguiendo la Teoría de la Información (Burnham y Anderson, 2002). La selección de modelos se realizó en función del menor valor AICc (Criterio de Información de Akaike, ajustado para tamaños muestrales pequeños), siendo el modelo más plausible el que presentó un valor de AICc más bajo (Burnham y Anderson, 2002). Para cada modelo se calculó el peso de Akaike (w_i), que representa la probabilidad relativa de que el modelo i sea el mejor entre los considerados, y las diferencias de AICc (Δ_i), calculadas como ($AICc_i - AICc_{min}$). Los modelos con un $\Delta AICc \leq 2$ se ajustan substancialmente a los datos, permitiendo seleccionar el mejor modelo (Burnham y Anderson, 2002). Si la selección de modelos en función de su AICc no aportó un único modelo, se implementó un promediado de modelos combinando aquellos con un $\Delta AICc \leq 2$. Para este subconjunto de

modelos, se calcularon los estimadores promediados de los predictores, sus errores estándar y la importancia relativa de cada variable en el modelo final promediado.

RESULTADOS

Se capturaron 310 individuos de 4 especies: *Phyllotis xanthopygus*, *Abrothrix andina*, *Eligmodontia moreni* y *Thyllamys pallidior* (ver Capítulo III). En los tres ambientes considerados, se capturaron 216 individuos en el roquedal, 57 en la ladera y 37 en la planicie (Tabla 4.2). *P. xanthopygus* y *A. andina* usaron los tres ambientes estudiados, *Eligmodontia moreni* solo usó ladera y planicie y el único ejemplar de *Thyllamys pallidior* se capturó en el roquedal.

Los tamaños de muestras obtenidos solo permitieron obtener los modelos de selección de hábitat, *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina*.

Tabla 4.2. Porcentaje de animales capturados (en relación al número total de capturas) de cada especie en los tres ambientes en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

Especie	Roquedal	Ladera	Planicie
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	77	18	5
<i>Abrothrix. andina</i>	68	18	14
<i>Eligmodontia moreni</i>	0	25	75
<i>Thyllamys pallidior</i>	100	0	0

Selección de modelos de macrohábitat

La selección del macrohábitat por *Phyllotis xanthopygus* se explicó por el ambiente ya que este fue el modelo que presentó el menor valor de $\Delta AICc$ (Tabla 4.3) y constituyó la variable que se destacó con una alta importancia relativa (Tabla 4.4; Fig. 4.1). La abundancia de esta especie estuvo asociada positivamente al roquedal y la ladera y negativamente a la planicie.

La selección del macrohábitat para *Abrothrix andina* se explicó por el ambiente, la cobertura vegetal, la estación y la roca total. Estas variables representaron al mejor modelo que presentó el menor valor de $\Delta AICc$ (Tabla 4.3). Sin embargo, el ambiente fue la variable con mayor importancia relativa y las demás variables fue insignificante (Tabla 4.4; Fig. 4.2).

Tabla 4.3. Selección de modelos para *P. xanthopygus* y *Abrothrix andina*, en la Puna Desértica, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) para examinar la selección a nivel de macrohábitat. Se muestra K (número de parámetros estimados), $AICc$ (Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas), $\Delta AICc$ (modelos de alto rango) w_i (peso máximo de Akaike).

Modelos de Macrohábitat	K	$AICc$	$\Delta AICc$	$weight$
<i>P. xanthopygus</i>				
Ambiente	4	221,72	0	0,76
Ambiente + Cobertura vegetal total	5	224,15	2,43	0,22
<i>A. andina</i>				
Ambiente + Cobertura vegetal total + Estación + Roca total	7	196,24	0	0,69
Ambiente + Cobertura vegetal total	5	199,23	2,99	0,15

Tabla 4.4. Variables explicativas que describen la selección del macrohábitat para *P. xanthopygus* y *A. andina*. Est. \pm E.E. (Estimado \pm Error Estandar), I.C. (Intervalos de confianza).

VARIABLES DEL MACROHÁBITAT	Est. \pm E.E.	Inferior 95% I.C.	Superior 95% I.C.	Importancia relativa
<i>P. xanthopygus</i>				
Intercepto ^a	1,73 \pm 0,44	0,84	2,63	
Ambiente				1
Ambiente Planicie	-1,21 \pm 0,33	-1,88	-0,53	
Ambiente Roquedal	1,64 \pm 0,27	1,09	2,20	
Cobertura vegetal total	0,02 \pm 0,11	-0,30	0,50	0,02
Estación				0,02
Estación Seca	0,00 \pm 0,03	-0,45	0,49	
Roca total	-0,00 \pm 0,00	-0,06	0,02	0,24
<i>A. andina</i>				
Intercepto ^a	-0,73 \pm 1,27	-1,84	3,30	
Ambiente				0,99
Ambiente Planicie	-0,35 \pm 0,43	-1,22	0,52	
Ambiente Roquedal	1,85 \pm 0,52	0,86	2,87	
Estación				0,69
Estación Seca	-0,31 \pm 0,31	-0,13	1,02	
Roca total	-0,04 \pm 0,03	-0,12	-0,01	0,69
Cobertura vegetal total	-0,19 \pm 0,28	-0,37	0,81	0,85

^aVariable relativa al valor de tipo Ambiente (roquedal)

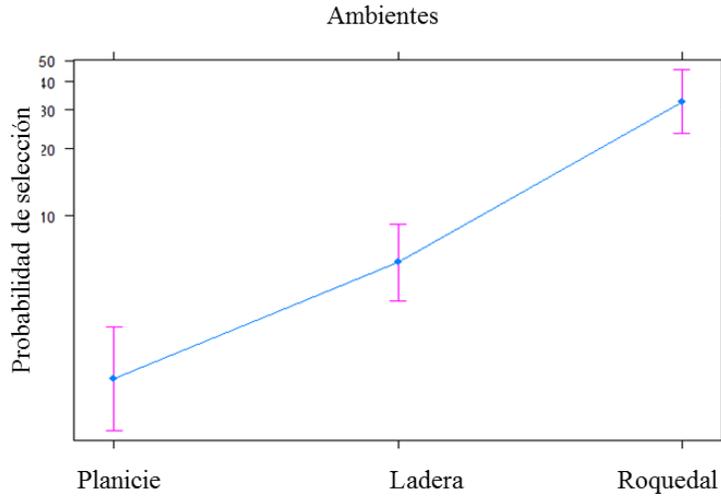


Figura.4.1. Modelado de la selección de hábitat por ambiente, para *Phyllotis xanthopygus* en la Puna Desértica, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

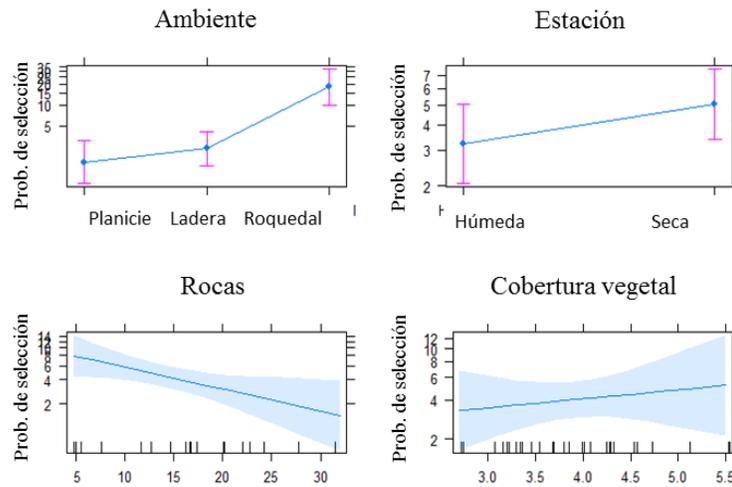


Figura.4.2. Modelado de la selección de hábitat por ambiente, estación, rocas y cobertura vegetal para *Abrothrix andina* en la Puna Desértica, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

Microhábitat

De las 2.592 unidades de muestreo para las cuatro estaciones y los tres ambientes, en los dos años que duro el trabajo se registraron 503 unidades de muestreo de microhábitat usadas y 2.089 unidades de microhábitats disponibles (Anexo 4.1).

Los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales explicaron el 100 % de la varianza (Tabla 4.5). El primer Componente (80,7 % de la varianza), se relacionó positivamente con las variables que representan las rocas a nivel estructural y los distintos estratos de cobertura y altura vegetal (Tabla 4.5), y negativamente al estrato herbáceo (cobertura y altura). El componente 1 puede interpretarse como indicativo de un gradiente de estructura del ambiente, representando la heterogeneidad del hábitat. El segundo componente (19,3 % de la varianza explicada), pero también de estructura, puesto que separa sitios de suelo desnudo de aquellos con cobertura de gramíneas, herbáceas y arbustivas positivamente (Fig. 4.3; Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Análisis de Componentes Principales elaborado sobre las variables del microhábitat en la Puna Desértica, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Se muestran los coeficientes de correlación de las variables. Con asterisco se resaltan las variables con los valores de correlación para cada componente.

Variables	Componente 1	Componente 2
Roca 0 a 25	-0,91*	-0,42
Roca 26 a 75	1*	-0,07
Roca 76 a mas	1*	0,03
Roca madre	0,88*	-0,48
Suelo desnudo	-0,74	0,67*
Dureza suelo	0,49	0,87*
Gramíneas	0,95*	-0,3
Herbáceas	-0,88*	-0,47
Cactáceas	0,99*	0,11
Arbustivas	1*	-0,05
Altura Gramíneas	0,82*	-0,57
Altura herbáceas	-0,78*	-0,63
Altura cactáceas	0,99*	0,11
Altura arbustivas	0,98*	-0,18

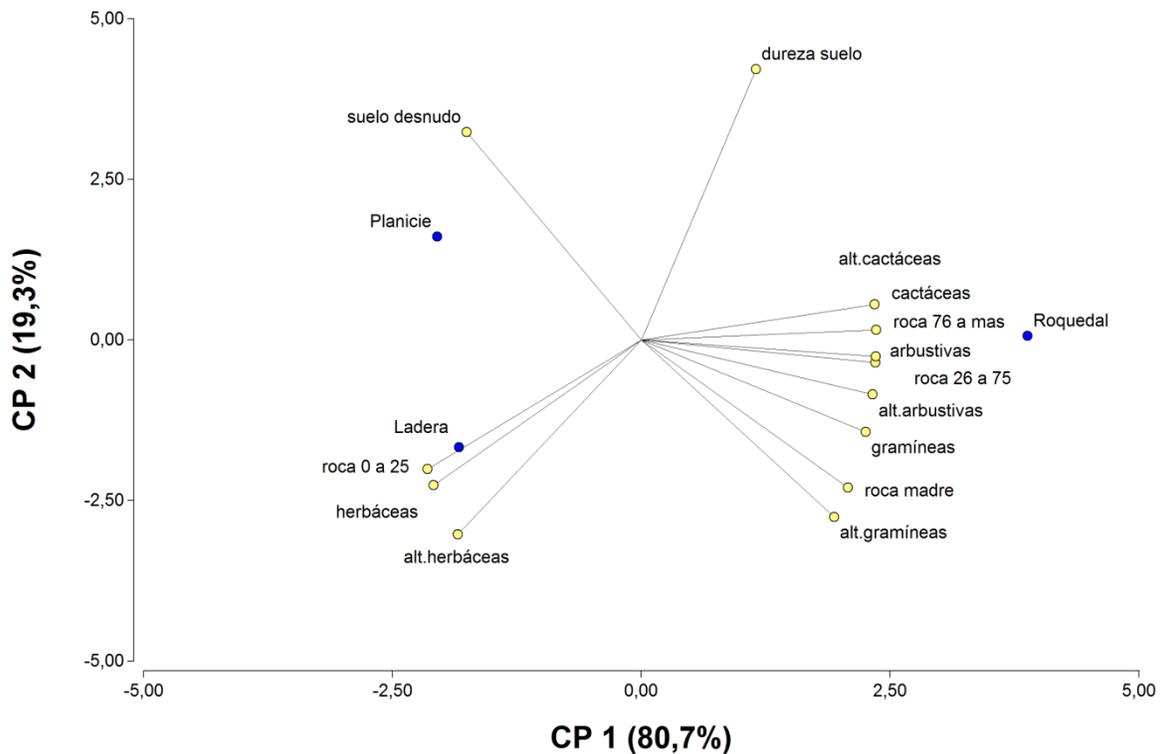


Fig. 4.3. Análisis de Componentes Principales de las variables del microhábitat en los tres ambientes de la Puna Desértica, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

Selección de modelos del microhábitat

El mejor modelo explicativo de la selección de hábitat por *P. xanthopygus* fue aquel que incluyó ambos componentes: Componente 1 (Estructura del ambiente = que representa la heterogeneidad ambiental), y el Componente 2 (Estructura del sustrato = que representa el sustrato y la estación). El primero se asoció positivamente y el segundo negativamente (Tabla 4.6; Fig. 4.4). La importancia relativa de ambos componentes fue 1 ó cercana a 1 (Tabla 4.7). El mejor modelo para *A. andina*, incluyó solo el Componente 1 Estructura del ambiente, asociado positivamente condicionado por la estación (Tabla 4.6; Fig. 4.5). Estas variables también fueron las de mayor importancia relativa (Tabla 4.7).

Tabla 4.6. Selección de modelos para *P. xanthopygus* y *A. andina*, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) para examinar la selección a nivel de microhábitat. En la tabla se muestra K (número de parámetros estimados), $AICc$ (Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas), $\Delta AICc$ (modelos de alto rango) w_i (peso máximo de Akaike).

Modelos del Microhábitat	K	$AICc$	$\Delta AICc$	w_i
<i>P. xanthopygus</i>				
Estructura del ambiente				
+Estructura del sustrato	4	2372,7	0	0,70
Estructura del ambiente				
+ Estructura del sustrato	5			
+ Estación		2374,5	1,83	0,28
<i>A. andina</i>				
Estructura del ambiente				
+ Estación	4	1518,8	0	0,66
Estructura del ambiente				
+ Estructura del sustrato	5			
+ Estación		1520,6	1,86	0,26

Tabla 4.7. Variables explicativas que describen la selección del microhábitat para *P. xanthopygus* y *A. andina*. RI (importancia relativa de las variables).

Variables del Microhábitat	Est. \pm E.E.	Inferior 95% I.C.	Superior 95% I.C.	Importancia relativa
<i>P. xanthopygus</i>				
Intercepto ^a	-2,35 \pm 0,11	-2,58	-2,11	
Estructura del ambiente	0,39 \pm 0,03	0,32	0,46	1
Estructura del sustrato	-0,33 \pm 0,10	-0,53	-0,16	0,98
Estación	1,64 \pm 0,27			0,29
Estación Seca	0,01 \pm 0,05	-0,13	0,21	
<i>A. andina</i>				
Intercepto ^a	-3,06 \pm 0,22	-3,51	-2,61	
Estructura del ambiente	0,31 \pm 0,06	0,17	0,44	0,99
Estructura del sustrato	-0,06 \pm 0,16	-0,38	0,26	0,28
Estación				
Estación Seca	0,35 \pm 0,12	0,09	0,60	0,94

^aVariable relativa al valor de tipo Estación (Húmeda)

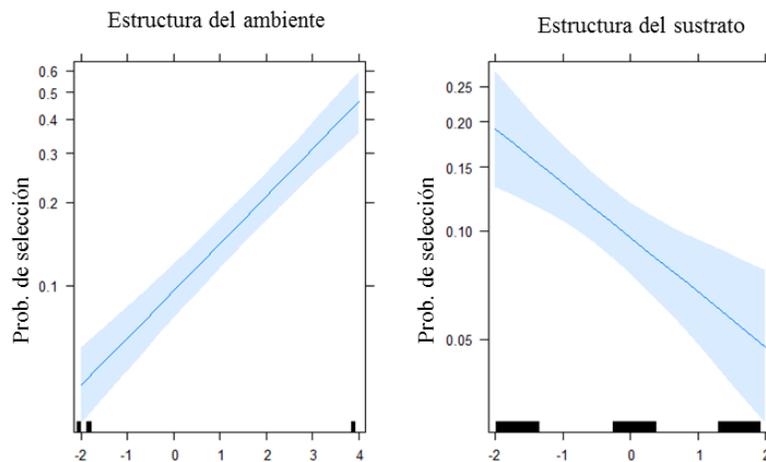


Figura.4.4. Modelado de la selección de microhábitat para *P. xanthopygus* en la Puna Desértica, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

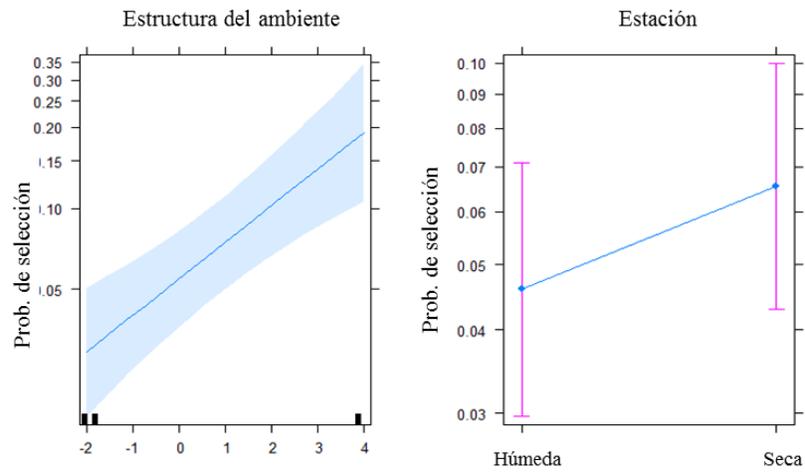


Figura.4.5. Modelado de la selección de micohábitat para *Abrothrix andina* en la Puna Desértica, en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

DISCUSIÓN

Los micromamíferos de la Puna Desértica, en la Reserva Provincial de Usos Múltiples Don Carmelo muestran un uso diferencial en el uso del espacio en los ambientes evaluados. Los resultados indicaron que 3 de las 4 especies son capaces de distinguir a nivel de macrohábitat. A este nivel de macrohábitat, *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina* usaron los tres ambientes estudiados, pero principalmente el roquedal, seguido de la ladera y el ambiente menos usado fue la planicie. *Eligmodontia moreni* se restringió a usar la planicie y con menor frecuencia la ladera; el único ejemplar de *Thylamys pallidior* capturado fue en el roquedal.

El uso diferencial de los ambientes puede deberse a sus características y hábitos de vida. Por ejemplo los pequeños mamíferos del Desierto del Monte poseen rasgos morfológicos, comportamentales y fisiológicos al igual que en otros desiertos del mundo (Ojeda et al. 2011). Estas características les permiten adaptarse como, heces secas, ampollas auditivas infladas, colas largas, coloración de sombreado almohadillas para los pies, actividad nocturna y un hábitos fosoriales (Ojeda y Tabeni, 2009). Las características antes mencionadas son habilidades de cada especie que les permiten evadir depredadores y, en última instancia, determinan la selección del hábitat y microhábitat (Kotler, 1989; Kotler et al. 1994). Por ejemplo para especies (< 100 gr) del desierto del Monte como el ratón sedoso (*E. typus*) el hábitat característico de esta especie es en las dunas de arena, mientras que en bosques de algarrobo la especie dominante es el pericote común (*G. griseoflavus*; Corbalán y Ojeda 2004; Corbalán et al., 2006). Existe evidencia que los micromamíferos de zonas áridas y semiáridas usan el hábitat de manera no aleatoria, y que las especies son capaces de distinguir entre macrohábitats (Rosenzweig y Winakur, 1969; Brown, 1988; Kotler y Brown, 1988; Gonnet y Ojeda, 1998; Campos et al. 2001; Tabeni y Ojeda 2005; Corbalán, 2006; Ojeda et al. 2011).

En este trabajo, *P. xanthopygus* seleccionó a nivel de macrohábitat el ambiente como la variable más importante, estos resultados son similares a los reportados por Traba et al.

(2016). La heterogeneidad y complejidad, alcanza una potencial relevancia, en la cual se encuentra involucrada principalmente la estructura del ambiente. Esta configuración es característica fiable en la comprensión de la selección de hábitats por los organismos (Traba et al. 2016). La selección a macrohábitat de *P. xantophygius* es explicada porque se trata de una especie especialista de roquedales según Mares (1997). Varios autores reportaron capturas de esta especie únicamente en ambientes de roquedales (Kim et al. 1998) y en áreas cercanas siendo más del 75% de las capturadas asociadas a afloramientos rocosos, mientras que solamente el porcentaje restante de capturas se encuentra en ambientes caracterizados por arbustos por otros estudios en distintos lugares (Simonetti et al. 1985). La selección de ambientes rocosos por parte de *P. xantophygius*, es claramente consistente con lo esperado para la especie (Simonetti et al. 1985; Mares 1997; Kramer et al. 1999; Novillo et al. 2017) y confirma su capacidad para distinguir entre macrohábitats (Novillo et al. 2017). La ladera fue otro ambiente usado por *P. xantophygius*, aunque en menor intensidad, y el uso de este ambiente es similar a lo encontrado en laderas de la Cordillera de los Andes en la provincia de Mendoza (Novillo et al. 2017). Sin embargo, según Ferro y Barquez (2008) en la provincia de Tucumán por encima de los 4.000 m. s.n.m. la especie usa una mayor variedad de hábitats, como estepas gramíneas de *Festuca* con suelos arenosos, áreas rocosas en laderas y filos, y vegas o ciénagas. En nuestra área de estudio, algunos de las réplicas de ladera terminaban en vegas, registrándose capturas de *P. xantophygius* en las vegas. La presencia de la especie en baja abundancia fuera de los ambientes de roquedal se ha interpretado como dispersión de la especie (Monjeau, 1989). Considerando que la superficie ocupada por los roquedales es muy inferior a las de los demás ambientes en la Puna Desértica (Cappa et al. 2014), y por ambiente restringidos y parchados en el espacio, albergan una alta densidad de individuos de *P. xantophygius*, por lo que los individuos de las laderas podrían ser animales dispersantes obligados a abandonar los roquedales y ocupar ambientes aledaños, como la ladera y la planicie. Sin embargo, para probar esta suposición se requiere de más estudios sobre el *fitnes* de los individuos de los distintos ambientes.

Eligmodontia es considerado una especie especialista de ambientes abiertos, sus características morfológicas, similares a las especies norteamericanas que habitan áreas abiertas, le otorgan ventajas frente a las demás especies para ocupar ambientes de baja

cobertura vegetal y suelo blandos (Glanz y Meserve, 1982; Ojeda, 1989; Lozada et al. 2000; Corbalán y Ojeda, 2004; Corbalán et al. 2006; Lanzone et al. 2012; Ojeda et al. 2011; Novillo et al. 2017). Al vivir en ambientes con sustratos blandos estos le permiten cavar sus cuevas (Lanzone et al. 2012; Novillo et al. 2017). Los resultados encontrados para *Eligmodontia moreni*, que principalmente usó la planicie, están de acuerdo a lo esperado para la especie ya que la literatura indica que es un especialista de ambientes abiertos, como se ha señalado a partir de estudios ecológicos (Ojeda, 1989; Corbalán y Ojeda 2004; Corbalán et al. 2006; Ojeda et al. 2011) y morfológicos del esqueleto axial (Carrizo y Díaz, 2013). Estos atributos morfológicos similares encontrados, por ejemplo, en las ratas canguro de Norteamérica (género *Dipodomys*) involucran bullas timpánicas bien desarrolladas, localización dorsal de los ojos y patas traseras elongadas (Taraborelli et al. 2003). Estas características le conferirían al animal una mayor eficiencia en la detección y escape de sus predadores (Kotler y Brown, 1988).

A. andina, a nivel de macrohábitat también seleccionó el roquedal, coincidiendo parcialmente con lo registrado hasta el momento para la especie. Simonetti et al. (1985), por ejemplo, encontraron que usa los afloramientos rocosos en áreas de ladera de los Andes en la parte central de Chile. Sin embargo, Spotorno et al. (1998) la asocia a zonas de salares y áreas con parches de vegetación entre extensas tierras secas y sin vegetación. Jayat et al. (2008) la encontraron en la zona de transición entre ambientes abiertos y pastizales de neblina en las laderas del NO argentino. Según Ferro y Barquez (2009) usa los mismos ambientes que *P. xantophygus*: rocas, pastizales de *Festuca* y vegas. *A. andina* parece usar una amplia variedad de hábitat como muestran los distintos estudios realizado. Esto podría explicar la falta de consistencia en la selección encontrada en este trabajo. A nivel de macrohábitat encontramos que selecciona los roquedales pero negativamente el porcentaje de rocas lo que indicaría que puede seleccionar alguna variable del roquedal, que no fue evaluada por nosotros. *A. andina* seleccionó el ambiente y las variables bióticas como la cobertura vegetal a macroescala, al igual q lo descripto por otros autores (Corbalán, 2006; Traba et al. 2015; 2016).

Thylamys pallidior al parecer no selecciona a nivel de macrohábitat de acuerdo a la literatura, sino que selecciona la estructura de la vegetación dentro de un tipo de hábitat en

particular. La especie generalmente se encuentra en áreas con poca vegetación que puede ser rocosa o asociada con cuerpos de agua (ver Braun et al. 2010). Albanese y Ojeda (2012) encontró que esta especie está asociada a coberturas de vegetación de 50 cm en el Desierto del Monte en ambientes simples. Estos resultados concuerdan con nuestro trabajo, *T. pallidior* se encontró en el roquedal con vegetación arbustiva de similares características a las reportadas, si bien en el Desierto del Monte está presente en ambientes simples, en la Puna Desértica el roquedal es el ambiente más complejo. De acuerdo a esto, otros autores encontraron que *T. pallidior* se asocia con hábitats complejos y densamente vegetados (Tabeni y Ojeda, 2003; Ojeda y Tabeni, 2009) tal vez debido a sus hábitos scansoriales (Braun et al. 2010). De acuerdo al rango de elevación de *Thylamys pallidior* era esperable encontrar la especie ya que se distribuye, desde el nivel del mar hasta aproximadamente 4500 m. s.n.m. Los hábitats característicos son los desiertos, semidesiertos y hábitats de estepas, incluyendo el Desierto Costero, Andes, Puna, Prepuna, Monte Desierto y Estepa Patagónica (ver Braun et al. 2010). También se sabe que ocupa arbustales de Larrea, bosques Prosopis y matorrales espinosos secos en el Desierto del Monte de Argentina (Mares et al. 1981, 1997; Ojeda y Tabeni, 2009).

La selección del microhábitat en micromamíferos está afectada por una compleja combinación de múltiples condiciones (McLoughlin et al. 2010), incluidas los atributos abióticos y bióticos del hábitat. Las dos especies que pudieron ser analizadas, *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina*, seleccionaron microhábitat heterogéneos y complejos ya que sus abundancias fueron explicadas mejor por aquellos modelos que combinan variables abióticas y bióticas (Corbalán, 2006; Ojeda et al. 2011). Ambas especies seleccionan positivamente sitios con grandes afloramientos rocosos (roca madre), con alta cobertura de rocas mayores a 26 cm, con importante cobertura vegetal y con vegetación alta de todos los estratos excepto el herbáceo. Al igual que lo encontrado por Simonetti et al. (1985) en el que analizaron el uso del hábitat de *P. xanthophygus* y *A. andina*, en los Andes altos de Chile encontraron que las dos especies seleccionan hábitat diferentes tipos, con *P. xanthophygus* prevaleciendo afloramientos rocosos, mientras que *A. andina* muestra una preferencia por hábitats arbustivos (Novillo et al. 2017).

Si bien no se pudo hacer un análisis de las variables que explican la selección del microhábitat de *Eligmodontia moreni*, los resultados dan cuenta de la importancia de las áreas abiertas tal como fue mencionado para la estructuración del ensamble de micromamíferos en áreas desérticas y semidesérticas (Rosenzweig, 1973; Jaksic et al. 1981; Ojeda, 1989; Gonet y Ojeda, 1998). La planicie, el macrohábitat seleccionado por esta especie, a nivel de microhábitat es el único que no presenta grandes afloramientos rocosos (roca madre), el que presenta la mayor proporción de suelo desnudo y el de menor complejidad, indicada por el escaso desarrollo del estrato vertical de la vegetación (August, 1983). En los ambientes abiertos como la ladera y la planicie, la vegetación puede ser un factor crucial para los pequeños mamíferos del desierto, cuyas abundancias generalmente refleja una relación positiva con la estructura de la vegetación, probablemente por su función de protección de la rigurosidad climática y los depredadores (Kotler y Brown, 1988; Tabeni y Ojeda, 2005; Traba et al. 2016). Sin embargo, la selección en la escala de microhábitats parece ser más débil que la selección del macrohábitat coincidiendo con lo encontrado en otros trabajos (Corbalán y Ojeda, 2004; Corbalán, 2006; Tabeni et al. 2007; pero véase Traba et al. 2016).

En los desiertos de altura las condiciones son extremas, debido a esto los organismos que habitan estos ambientes se ven obligados a hacer uso de estrategias que les permitan sobrevivir ante la rigurosidad del clima. Los roquedales proporcionan ambientes óptimos para el desarrollo de la vida de muchos organismos ya que proporcionan diversos recursos como disponibilidad de agua, alimento, estabilidad térmica a lo largo del día y de la estaciones, refugio contra depredadores, etc. (ver revisión Nutt, 2007). Es probablemente por esto, que a nivel de macrohábitats *P. xanthopygus* y *A. andina* seleccionaron los ambientes de roquedal. Los hábitats de mejor calidad soportan un mayor número de individuos, esto lleva a que algunas especies sean más abundantes que otras en diferentes tipos de hábitats (Morris, 1987). Encontramos que los roquedales de la Puna son los ambientes de mayor calidad ya que concentran mayores recursos como bloques de rocas. Grietas y cuevas, además de mayor riqueza y cobertura de vegetación, al igual que lo reportado por Mares (1997) en afloramientos graníticos en los Andes Centrales de Argentina.

El conocimiento de los hábitats en los que se encuentra una especie proporciona información valiosa sobre su biología, incluidos aspectos de su ecología, comportamiento y conservación (Law y Dickman, 1998). Desde la perspectiva de la Biología de la Conservación, el conocimiento sobre la flexibilidad en el uso del hábitat es importante para determinar la vulnerabilidad de las especies (Law y Dickman, 1998; Primack et al. 2001), especialmente en los desiertos, que son biomas sensibles a factores antrópicos. Yu y Dobson (2000) destacan sesgos significativos en cuanto a la escasa cantidad de información disponible y regiones estudiadas para mamíferos, pequeños como roedores y muercielagos, fuera de América del Norte y Australia. Esta información es importante para evaluar el estado de conservación de las especies y poblaciones (IUCN, 1997).

Este trabajo aporta información inédita sobre el uso del espacio y selección de hábitat, en 3 especies del ensamble de micromamíferos de la Puna Desértica en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Aportando información espacial y temporal de base a nivel de macroescala y microescala. De acuerdo a lo esperado, encontramos que *P. xanthopygus* y *A. andina* seleccionaron el ambiente más complejo y heterogéneo en mayor proporción a su disponibilidad a nivel de macrohábitat; que fue el roquedal, la selección por los demás ambientes fue menor. En cambio *E. moreni* seleccionó la planicie el ambiente más simple, de acuerdo a sus requerimientos de hábitat abiertos. En cuanto a la selección de las variables de microhábitat estuvo caracterizada por variables tales como las rocas y la cobertura vegetal, para *P. xanthopygus* y *A. andina*. *Thylamys pallidior* es un marsupial de hábitos semiarborícolas, el bajo número de capturas registrado para esta especie, podría deberse al tipo de trampa o cebo proporcionado; o tal vez se debería haber implementado las trampas sobre los arbustos. De acuerdo a esto no se pudieron sacar conclusiones sobre el uso y selección de hábitat.

Poseer información del uso temporal y espacial de las comunidades de pequeños mamíferos de la Puna Desértica es de gran valor en la conservación ya que cumplen roles importantes en los ecosistemas sensibles al cambio climático como los ambientes montañosos. La información que se genera a partir de este estudio; permite saber como operan los mecanismos ecológicos y entender cuales son los requerimientos de hábitat de cada especie. Teniendo en cuenta que uno de los hábitats, como lo es el roquedal, que es el

más restringido a nivel espacial con respecto a los demás ambientes ocupando aproximadamente un 1 % del total de la reserva (Beninato V. obs. pers.) y el que concentra la mayor abundancia de individuos. Las diferencias morfológicas y comportamentales; entre las especies que conforman el ensamble evidentemente llevan a una coexistencias entre las mismas. Se necesita profundizar ciertos aspectos para saber si existen mecanismos; de coexistencia o competencia intraespecífica e interespecífica a nivel trófico y comportamentales, como patrones de actividad, etc.

CAPÍTULO V: ÁREA DE ACCIÓN Y SOLAPAMIENTO

INTRODUCCIÓN

El área de acción (“*home range*”) de un organismo se define como el área donde el animal despliega sus actividades diarias, por ejemplo, reproducción, alimentación, búsqueda de alimento, refugio o parejas, cuidado de sus crías (Burt, 1943; Powell y Mitchell, 2012). Las estimaciones de las áreas de acción de los animales proporcionan información esencial en varios aspectos de la ecología y es útil para la conservación de la vida silvestre (Börger et al. 2006; Wong y Fung, 2015). Esto es así ya que al analizar la variación del área de acción, se evalúan las distintas respuestas de los individuos frente a una multiplicidad de factores abióticos y bióticos, como estructura del paisaje, condiciones climáticas, disponibilidad de recursos y selección de los mismos, perturbaciones antrópicas, entre otros (Johnson, 1980; Kie et al. 2002; Morellet et al. 2013; Bauder et al. 2015). En concreto, el área de acción refleja la forma en que los organismos de una población hacen uso del espacio que los rodea, evidenciando la manera en que éstos interactúan entre sí y con el ambiente, considerando este último en sentido amplio (Heinemann et al. 1995).

El tamaño del área de acción está determinado por las necesidades energéticas de las especies (Lindstedt et al. 1986; Haskell et al. 2002); es decir, puede estar afectado por el tamaño corporal, la calidad del hábitat, la distribución y abundancia del alimento, el sexo, la edad, condición social, actividad reproductiva (Wolff, 1985; Lindstedt et al. 1986; Heinemann et al. 1995; Gentile et al. 1997; Ribble y Stanley, 1998; Pires et al. 1999; Priotto y Steinmann, 1999; Corbalan y Ojeda, 2005), por la presencia de depredadores (Kotler et al. 1994), perturbaciones antrópicas (p.e. turismo, ganadería; Jones y Longland, 1999), entre otras variables. El movimiento es una característica básica de los organismos ya que es fundamental para llevar a cabo diversos procesos ecológicos y evolutivos (Nathan et al. 2008, Liedvogel et al. 2013). El movimiento de los organismos dentro de su área de

acción, es en respuesta a la distribución y disponibilidad de alimento, la densidad de las poblaciones, el sexo, la edad, el tamaño corporal, la condición social y la actividad reproductiva, además de la presencia de depredadores (Turner et al. 1969; Gentile et al. 1997; Pires et al. 1999; Priotto y Steinmann, 1999; Powell y Mitchell, 2012).

Existen algunos patrones generales que explican el tamaño y las variaciones en el área de acción. Las altas densidades poblacionales generan mayor solapamiento intra e interespecífico produciendo que los individuos restrinjan su área de acción (Juan, 2015). En el caso de las especies dominantes, muchas veces tienden a excluir a las especies subordinadas, resultando en una baja superposición espacial para las primeras y una alta superposición en las segundas (O'Farrell, 1980). En la estación reproductiva las hembras amplían su área de acción para encontrar alimentos de alto valor nutricional (Schradin y Pillay, 2006). Las especies de mayor tamaño requieren más energía para mantener su metabolismo (Kotler et al. 1994), por lo que necesitan explorar áreas de mayor superficie. Con respecto al tamaño, la escasez de alimento y su distribución heterogénea lleva a que los individuos extiendan sus áreas de acción ya que deben explorar un área mayor (Corbalán y Ojeda, 2005; Schradin y Pillay, 2006).

El grado de solapamiento espacial intra e inter-sexual indica el grado en que un individuo usa el área de acción de otro co-específico (Batzli y Henttonen, 1993). Las diferencias estacionales en el grado de solapamiento intra e inter-sexual proveen evidencias sobre la organización social y el sistema de apareamiento en poblaciones de roedores (Heske y Ostfeld, 1990). Según Wolff (1985, 1993), el uso exclusivo y/o compartido del espacio de los roedores está íntimamente relacionado con las estrategias reproductivas y la competencia intra e inter-sexual. Por ejemplo, en una población reproductiva, la ausencia de solapamiento entre áreas de acción de machos adultos permite presumir la existencia de competencia intra-sexual por el recurso hembra (Andersson, 1994). Cabe señalar, que un porcentaje promedio de solapamiento intra-sexual menor al 10% es indicativo de un comportamiento de evitación espacial, lo que es considerado como ausencia de solapamiento, debido a que esta superposición del área de acción es significativamente menor a la esperada por azar (Batzli y Henttonen, 1993; Juan, 2015). Para estos autores, este bajo solapamiento indicaría que los individuos se están evitando, por lo que se los

considera territoriales. De esta manera, el tamaño de área de acción, el grado de solapamiento intra e inter-sexual y la identificación del sexo territorial, proveen información relevante para inferir el sistema de apareamiento de una población o de una especie (Steinmann et al. 2009).

En aquellos desiertos, donde los recursos se encuentran distribuidos heterogéneamente, el tamaño del área de acción puede estar influido por múltiples factores que cambian en el tiempo y en el espacio, como son la temperatura, las precipitaciones, la insolación, el tamaño de parche de hábitat y la heterogeneidad espacial de los recursos (Börger et al. 2006, Rivrud et al. 2010, van Beest et al. 2011). El área de acción puede variar también intra e inter específicamente, a lo largo de la vida del animal, dependiendo de su tamaño corporal y las necesidades energéticas del mismo (Harris et al. 1990, Jetz et al. 2004).

De acuerdo a lo expuesto anteriormente es que nos propusimos estudiar el área de acción de las especies que componen el ensamble de pequeños mamíferos presentes en la Puna Desértica de San Juan, para obtener los primeros datos sobre este aspecto de la historia de vida de estos micromamíferos.

Objetivos específicos

- Estimar las áreas de acción de los micromamíferos que habitan en la Puna Desértica.
- Evaluar si existen diferencias en el tamaño del área de acción de machos y hembras de cada especie entre los ambiente y en las estaciones.
- Estimar el solapamiento espacial y estacional intersexual en individuos de la misma especie.
- Estimar el solapamiento espacial entre las especies que conforman el ensamble para las dos estaciones del año analizadas.

Hipótesis y predicciones

H 1- El tamaño del área de acción está determinado por las necesidades energéticas de las especies e individuos, oferta de recursos e interacciones intra e interespecíficas.

P 1- Se espera que en ambientes menos complejos las áreas de acción de los micromamíferos sean mayores que la de aquellos que utilizan ambientes más complejos y heterogéneos.

P 2- El solapamiento espacial intrasexual en individuos de la misma especie será mayor en ambientes complejos frente a los simples y mayor en la estación húmeda.

P 3- El solapamiento espacial entre especies será mayor en ambientes complejos que en los simples y mayor en la estación húmeda que en la seca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para una caracterización detallada sobre el área de estudio y diseño experimental ver la descripción del Capítulo II (Sección “Materiales y métodos generales”).

Método de Captura Marcado y Recaptura.

Los individuos capturados se identificaron con corte de falange (siguiendo un código previamente establecido de cuatro dígitos; Donnelly et al. 1994). Para los análisis se utilizaron 76 individuos adultos, capturados más de 3 veces en la misma estación de muestreo y año.

El uso del espacio y los movimientos de los animales pueden ser de manera indirecta empleando el método de Captura-Marcado-Recaptura, técnica que es ampliamente utilizada (CMR, Patterson et al. 2008). El objetivo de esta técnica es inicialmente la estimación de los tamaños poblacionales de las especies de interés y sus fluctuaciones a través del tiempo (Patterson et al. 2008; Juan, 2015). Este método también se utiliza para lograr conocer o establecer la configuración del área de acción y así poder calcular su tamaño y grado de solapamiento (Corbalán y Ojeda, 2005). Este método, implica la captura viva de los individuos, el marcado de los mismos para una posterior identificación (cortes codificados en los pabellones auriculares o falanges, colocación de anillos numerados en miembros, etc.), liberación y recaptura (Juan, 2015).

Para poder obtener estimaciones confiables para el uso del espacio se necesita obtener numerosas recapturas por individuo. Cabe señalar que aun obteniendo un número óptimo de recapturas, las estimaciones del uso del espacio a través de CMR están fuertemente influenciadas por el tamaño del sistema de muestreo (que permitan incluir varias áreas de acción, etc.), la distancia entre las trampas, el cebo utilizado y por la interferencia causada por las recapturas sucesivas que interrumpen los movimientos de los animales, etc. (Juan, 2015). A pesar de todas estas desventajas, la técnica de CMR aun es ampliamente empleada en estudios de uso del espacio de pequeños mamíferos (Jones y Sherman, 1983; Gurnell y Gipps, 1989; Juan, 2015).

El solapamiento de las áreas de acción fue estimada para cada individuo y se calculó la proporción de solapamiento, cuantificando el área de acción de cada individuo blanco que comparte con individuos de su mismo sexo (solapamiento intra-sexual) y del sexo opuesto (solapamiento inter-sexual) y dividiéndola por el área de acción del individuo “blanco” (Batzli y Henttonen, 1993). Siguiendo a Batzli y Henttonen (1993) y Wolff (1993), se asumió que un solapamiento de las áreas de acción igual o menor al 10% es el resultado de un comportamiento de evitación entre los individuos dueños de las áreas de acción. De acuerdo a esto, el porcentaje de solapamiento incluido entre estos valores fueron interpretados considerados como una evidencia de comportamiento territorial (Andino, 2011).

Análisis Estadísticos

Para calcular las áreas de acción se utilizó el Método del Mínimo Polígono Convexo (MPC; Stickel, 1954; Jenrich y Turner, 1969), este método consiste en unir los puntos de capturas de cada individuo de manera de obtener un polígono convexo (Corbalán y Ojeda, 2005). Posee limitaciones, específicamente porque este estimador es muy sensible a los puntos que se encuentran fuera de la distribución (*outliers*) del área de actividad y tienden a sobreestimar el área (Powell, 2000; Börger et al. 2006; Nilsen et al. 2008; Boyle et al. 2009). Sin embargo, es uno de los métodos más ampliamente usados para calcular área de acción (Powell, 2000; Boyle et al. 2009; Moskowitz y May, 2017), ya que es el más extensamente aplicado en la bibliografía (Priotto et al. 2002, 2004; Corbalán y Ojeda, 2005; Cutrera et al. 2006; Schmohl, 2008; Schradin et al. 2010). Los MCP fueron calculados con el programa ArGis (10.5).

Para probar las diferencias en los tamaños de las áreas de acción de las especies entre ambiente, sexo y estación se utilizaron GLMs (Modelos Lineales Generalizados) con distribución Gamma y función de enlace “log”. La adecuación del modelo se probó analizando la normalidad de los residuos a través de la Prueba de Shapiro. Las áreas de acción se calcularon solo para individuos adultos. Se consideraron como variable respuesta los tamaños de las áreas de acción (en metros cuadrados) de cada especie y como variables explicativas se utilizó el sexo, con dos niveles: ♂ y ♀; y la estación con dos niveles: húmeda y seca (sumándose los dos años 2013-2014 debido al bajo número de las áreas de

acción obtenidas). Además se utilizó como covariable el número de capturas por individuo utilizadas en los MPC.

Para evaluar las diferencias entre los solapamientos intra e interespecíficos, se consideró como variable respuesta los solapamientos entre las áreas de acción en metros cuadrados para cada especie y como variables explicativas se utilizó el sexo, con tres niveles: inter-sexual ($\sigma-\text{♀}$) Jones y Sherman, 1983 e intra-sexuales ($\text{♀}-\text{♀}$ y $\sigma-\sigma$) y la estación, con dos niveles: húmeda y seca (sumándose los años 2013-2014).

Para evaluar la significancia de las variables explicativas se utilizó la prueba de Wald con un $\alpha < 0,10$ (Sheiner y Gurevitch, 2001). Para realizar los análisis se utilizaron los paquetes sp (Pebesma y Bivand, 2005); geoR (Ribeiro y Diggle, 2001); aod (Lesnoff y Lancelot, 2012) y effects para realizar los graficos de los modelos (Fox, 2003), con el software R (3.4.2, R Development Core Team 2017).

RESULTADOS

Características de las áreas de acción del ensamble

Se obtuvieron un total de 756 capturas (12.312 noches/trampa) correspondientes a 310 individuos de todas las especies del ensamble de pequeños mamíferos. El éxito de captura fue de 2,5 % y el de capturas/recapturas de 6,14 %. Las áreas de acción se calcularon para 56 individuos de *Phyllotis xanthopygus* (60 áreas de acción) y 20 individuos de *Abrothrix andina* (21 áreas de acción) distribuidos en los tres ambientes muestreados en la reserva (Tabla 5.1). En el caso de *Eligmodontia moreni* solo se calculó el área de acción para 2 individuos machos (Tabla 5.1), pero debido al bajo tamaño de muestra no se tuvieron en cuenta para los análisis. En los anexos 5.1 a 5.6 se muestran las figuras de las áreas de acción más destacadas de las especies presentes en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo.

Tabla 5.1. Tamaños de áreas de acción (m²) por especie y por sexo de la Puna Desértica de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la estación húmeda y seca. Media \pm errores estándar; N = número de individuos por especie; ♂ = machos y ♀ = hembras.

	Roquedal				Ladera				Planicie			
	♂	N	♀	N	♂	N	♀	N	♂	N	♀	N
Húmeda												
<i>P. xanthopygus</i>	632 \pm 162	14	431 \pm 134	9	666 \pm 217	3	8,62 \pm 0	1	767 \pm 0	1	432 \pm 110	2
<i>A. andina</i>	363 \pm 153	4	458 \pm 259	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. moreni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1442 \pm 0	1	-	-
Seca												
<i>P. xanthopygus</i>	342 \pm 162	15	252 \pm 83	12	184 \pm 0	1			767 \pm 0	1	767 \pm 0	1
<i>A. andina</i>	284 \pm 58	6	146 \pm 65	4	550 \pm 319	2	251 \pm 192	2	-		-	
<i>E. moreni</i>	-	-	-	-	-		-		208 \pm 0	1	--	-

Diferencias estacionales en el tamaño del área de acción inter-sexual y de cada especie por ambiente

Solo se pudo modelar las diferencias intersexuales y la estación en el roquedal ya que es el ambiente que presentó la mayor abundancia de individuos. Las áreas de acción de *Phyllotis xanthopygus* (n=50 áreas de acción) mostraron diferencias significativas intersexuales siendo la de los machos mayores que la de las hembras (Tabla 5.2, Fig. 5.1). Con respecto a las diferencias entre las estaciones, las áreas de acción en la estación húmeda fueron de mayor tamaño que las de la estación seca (Tabla 5.2, Fig. 5.1). Las áreas de acción de *Abrothrix andina* no fueron diferentes estadísticamente entre sexos ni entre estaciones (n=17 áreas de acción, Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Modelado de las áreas de acción por sexos y estaciones para *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina* en los roquedales de la Puna Desértica de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Se examinaron con Modelos Lineales Generalizados. Error Estándar (E.E.); para la significancia se utilizó la prueba de Wald (X^2).

Especie	VARIABLES	Estimador	E.E.	P
<i>P. xanthopygus</i>				
	Sexos			0,020
	Intercepto ^a	3,614	1,010	
	Sexo♂	0,732	0,409	
	N ° de capturas	0,561	0,258	0,030
	Estaciones			0,002
	Intercepto ^b	4,766	0,922	
	Estación Seca	-0,908	0,364	
	N ° de capturas	0,482	0,233	0,039
<i>A. andina</i>				
	Sexos			0,77
	Intercepto ^a	4,474	1,706	
	Sexo♂	0,034	0,458	
	N ° de capturas	0,370	0,531	0,49
	Estaciones			0,29
	Intercepto ^b	5,068	1,488	
	Estación Seca	-0,525	0,382	
	N ° de capturas	0,278	0,444	0,59

^a Variable relativa al valor de tipo Sexo (♀)

^b Variable relativa al valor de tipo Estación (Húmeda)

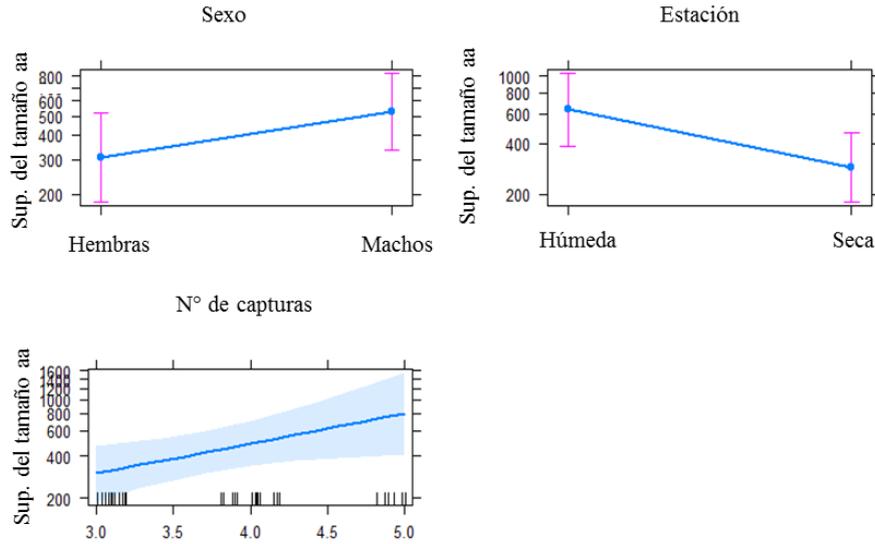


Figura 5.1. Modelado de los tamaños de las de áreas de acción por sexo y estación y número de capturas para *Phyllotis xanthopygus* en la Puna Desértica de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo para los roquedales. El eje de la y representa los tamaños de las áreas de acción en metros².

Las áreas de acción de las hembras de *P. xanthopygus* fueron significativamente más grandes en la estación húmeda (n=9, 431 ± 135) que en la seca (n=12, 252 ± 83) (Tabla 5.4; Fig. 5.2).

Tabla 5.4. Modelado de las áreas de acción por estaciones para hembras de *Phyllotis xanthopygus* en la Puna Desértica de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Se analizaron con Modelos Lineales Generalizados; Error Estándar. E.E.; para la significancia se utilizó la prueba de Wald (X²).

Especie	Variables	Estimador	E.E.	P
<i>P. xanthopygus</i>				
Estaciones				0,002
	Intercepto	4,766	0,922	
	Estación Seca	-0,908	0,364	
	N ° de capturas	0,482	0,233	0,039

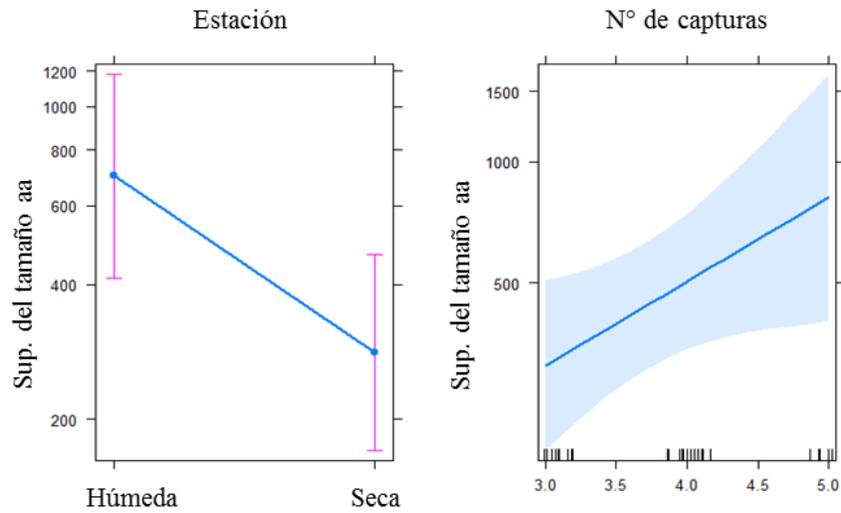


Figura 5.2. Modelado de los tamaños de las de áreas de acción y número de capturas de las hembras de *Phyllotis xanthopygus* por estación en la Puna Desértica de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en el ambiente de roquedal. El eje y representa los tamaños de las áreas de acción en metros².

Solapamiento espacial intra-específico

Todas las áreas de solapamiento se calcularon en el ambiente de roquedal ya que en los otros ambientes no ocurrieron superposiciones intra-específicas. En *Phyllotis xanthopygus* 19 áreas de acción presentaron solapamiento y en *Abrothrix andina* solo dos áreas. La tabla 5.3 muestra la superficie promedio y la proporción de los solapamientos de las áreas de acción de los individuos de un mismo sexo (solapamiento intra-sexual) y del sexo opuesto (solapamiento inter-sexual; Anexo 5.1) en las distintas estaciones. En *P. xanthopygus* se registraron solapamientos intra e inter-sexuales en la estación seca mientras que en la húmeda no se registraron solapamiento entre hembras. El mayor solapamiento se observó entre los machos en la estación húmeda aunque en la seca también fue alto, mientras que los menores solapamientos se registraron entre las hembras y entre machos y hembras ambos en la estación seca (Tabla 5.3). En *Abrothrix andina*, el mayor solapamiento se registró entre las hembras durante la estación húmeda (Tabla 5.3; Anexo 5.3 y 5.4).

En *P. xanthopygus* el solapamiento de las áreas de acción entre machos superaron el 10% en ambas estaciones estudiadas, mientras que en *A. andina* solo entre hembras y para la estación húmeda.

Tabla 5.3. Superficie de solapamiento y porcentaje de solapamiento inter-sexual e intra-sexual en el área de acción de *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina* en roquedales de la Puna Desértica de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo, expresado en medias \pm Errores Estándar (E.E.). N°AA= número de áreas de acción; ♂ = machos y ♀ = hembras.

Estación	Sexos	N° AA	Solapamiento Media \pm E.E	% Solapamiento
<i>P. xanthopygus</i>				
Húmeda	♂/♂	4	209 \pm 129	20,51%
Húmeda	♂/♀	5	111 \pm 47	9%
Seca	♂/♀	5	39 \pm 15	4,85%
Seca	♂/♂	2	168 \pm 63	18,84%
Seca	♀/♀	3	39 \pm 21	4,72%
<i>A. andina</i>				
Húmeda	♀/♀	1	141 \pm 0	14,17%
Seca	♂/♂	1	10 \pm 0	7%

Solapamiento espacial interespecífico

Los solapamientos de las áreas de acción a nivel inter-específico se observaron en el ambiente de roquedal donde se encontró la mayor abundancia de individuos. La mayor cantidad de áreas solapadas se registraron durante la estación húmeda (Tabla 5.5; Anexo 5.5 y 5.6).

Tabla 5.5. Superficie de solapamiento inter-específico en el área de acción entre *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina* en roquedales de la Puna Desértica de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo. Medias \pm Errores Estándar (E.E.), N° AA = número de áreas de acción.

Estación	N° AA	Solapamiento Media \pm E.E.	Solapamiento %
Húmeda			
	7	125 \pm 35,16	9%
Seca			
	2	7 \pm 2,11	2%

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

El tamaño de las áreas de acción de las especies estudiadas en la Puna Desértica en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo, difirió respecto al sexo y las estaciones consideradas. *Phyllotis xanthopygus*, el roedor de mayor tamaño corporal del ensamble (n=225, 44,39 ± 0,78 gr) presentó un tamaño de área de acción intermedio con respecto a *Abrothrix andina*, de menor tamaño corporal (n=113, 20,16 ± 0.57 gr), aunque ligeramente mayor que *Eligmodontia moreni* (n=18, 18,19 ± 0,94 gr). *A. andina* presentó el menor y *E. moreni* la mayor área de acción.

En la literatura se ha descrito una estrecha relación entre el área de acción y el tamaño corporal, en términos generales, las especies de mayor tamaño muestran un área de acción más grande que las pequeñas (Shenbrot et al. 1999; Kelt y Van Vuren, 2001; Haskell et al. 2002; Jetz et al. 2004) debido a que requieren más energía para mantener su metabolismo (Kotler et al. 1994). Sin embargo, este patrón puede no cumplirse en hábitats simples, donde el tamaño del área de acción suele ser mayor que en los más complejos y heterogéneos, porque los individuos necesitan explorar áreas mayores en búsqueda de recursos tales como alimento. Esto explicaría la mayor área de acción encontrada para *Eligmodontia moreni*, quien habita un ambiente simple como la planicie y en menor medida la ladera de complejidad intermedia, mientras que no se encuentra en el roquedal, el ambiente más complejo y heterogéneo. La planicie es el ambiente con mayor porcentaje de suelo desnudo y el más pobre en relación a la disponibilidad de alimento, principalmente en cuanto a la vegetación que fue evaluada en este trabajo. La dieta omnívora con tendencia a la folivoría con aporte de artrópodos (Campos et al., 2001; Silva, 2005; Giannoniet al., 2005; Lanzone et al. 2012) podría explicar la amplia área de acción de *E. moreni* en comparación con las otras dos especies estudiadas.

Las áreas de acción de *A. andina* y *P. xanthopygus* tampoco se ajusta a lo esperado según la relación positiva entre el tamaño del área de acción y el tamaño corporal. *E. moreni* y *A. andina* poseen tamaños corporales similares, sin embargo el área de acción de *E. moreni* es significativamente mayor. En comparación, *A. andina* es la especie con el menor tamaño de área de acción respecto a las otras dos especies de roedores. Al ocupar ambientes más ricos, como los roquedales y laderas, y al tener una dieta

herbívora/folívora (Cortes et al. 1995) no necesitaría recorrer grandes distancias para suplir sus requerimientos energéticos.

A. andina usa con mayor intensidad el roquedal y de similar manera la ladera y la planicie; mientras que *P. xanthopygus*, la especie de mayor tamaño, fundamentalmente usa el roquedal seguido de la ladera y con muy baja frecuencia la planicie. Ambas especies son categorizadas como herbívoras en cuanto a su dieta (Silva, 2005). *A. andina*, presenta adaptaciones morfológicas y fisiológicas en su sistema digestivo, que le permite sobrevivir con pocas variaciones de peso corporal a través del año y termoregular en condiciones de extremas bajas temperaturas y escasez de alimento en los Andes (Bocinovic et al. 1990). El uso de los roquedales, ambientes que proveen de refugios térmicos y disponibilidad de alimento estable en el tiempo (Reus, 2006), junto con las adaptaciones de *A. andina* podrían explicar el área de acción pequeña que mostró la especie en este estudio. Por otro lado, el tamaño reducido de las áreas podría estar relacionado con un control más intenso del territorio, así como un mayor cuidado parental, importante para su éxito reproductivo como lo encontrado por otros autores (Heinemann et al. 1995). *P. xanthopygus* también posee áreas de acción más pequeñas en el roquedal en comparación a la de la planicie. Esto podría deberse a que la mayor complejidad y heterogeneidad de este ambiente, le proveyería de recursos alimentarios y múltiples refugios contra las bajas temperaturas y depredadores, por lo que necesitaría recorrer menores distancia para satisfacer sus necesidades energéticas.

El sexo también ha sido mencionado como un factor determinante del tamaño del área de acción. Numerosos trabajos han encontrado que los machos, generalmente presentan, áreas mayores lo cual les permitiría el acceso a varias hembras (Gentile et al. 1997; Ribble y Stanley, 1998). Este patrón fue coincidente en el caso de *Phyllotis xanthopygus* en este estudio de manera similar a otros pequeños mamíferos, tales como *Peromyscus leucopus* y *Peromyscus maniculatus* en Estados Unidos (Wolf, 1985), *Akodon cursoren* Brasil (Gentile et al.1997) y en Argentina: *Calomys venustus* (Priotto et al.2002); *Akodon molinae* (Corbalán y Ojeda, 2005) y *Oligoryzomys longicaudatus* (Juan, 2015, ver Anexo 5.7). En *P. xanthopygus*, ambos sexos presentaron un área de acción mayor en la estación húmeda. En ambos sexos el aumento del área de acción podría ser una respuesta a dos estrategias distintas, ya que a las hembras les garantizaría mayor acceso a recursos alimentarios en la época reproductiva y a los machos mayor acceso a las hembras (Ribble y Stanley, 1998; Schradin y Pillay, 2006). Para esclarecer

la relación entre el área de acción y las estrategias de los sexos en estas especies en la Puna Desértica son necesarios más estudios para responder los interrogantes que han surgido después de este trabajo.

En cuanto al uso del espacio temporal de los micromamíferos que residen en el roquedal, se encontró diferencias en el tamaño de las áreas de acción entre las estaciones húmeda (noviembre y enero) y seca (mayo y agosto) solo para *P. xanthopygus*. El tamaño de las áreas de acción en los machos de *P. xanthopygus* fue mayor en la estación húmeda, posiblemente relacionado con la búsqueda de pareja en la época reproductiva. En consecuencia la distribución espacial de las hembras estaría determinada por la calidad y distribución del alimento, lo que afectaría la distribución de los machos en relación a las áreas de acción de las mismas (Emlen y Oring, 1977).

Las áreas de acción de *Abrothrix andina* no presentaron diferencias en el tamaño del espacio en cuanto a la variación en las estaciones. Esto contrasta a lo encontrado por Muñoz-Pedrero (1992) en un ecosistema de Matorral en Chile donde un ensamble integrado por varias especies (*Abrothrix longipilis*, *A. olivaceous*, *Oryzomys longicaudatus* y *P. darwini*) presentaron áreas de acción mayores en la estación húmeda (primavera –verano).

Los porcentajes de solapamiento de las áreas de acción de los machos de *P. xanthopygus* tanto en la estación húmeda como en la seca superaron el 10 %, esto es considerado por varios autores, evidencia en favor de especies no territoriales (Batzli y Hentonen, 1993; Juan, 2015). En las hembras, solamente encontramos solapamiento en la estación seca, es decir en la época no reproductiva, siendo el solapamiento menor al 5%, indicando un cierto grado de territorialidad. Es ampliamente aceptado que las hembras de mamíferos pequeños son territoriales para defender el acceso a los recursos alimentarios (Wolff, 1993). El hecho que las hembras presenten un solapamiento menor al 10% en sus áreas de acción, es decir que sean consideradas territoriales, en la época de escasez de alimento y en ambientes con condiciones climáticas adversas, dan evidencia a favor de la hipótesis de defensa de alimento. Las hembras de *P. xanthopygus* parecen ser territoriales en la época de escasez de alimento (estación seca) porque sus áreas de acción presentan un solapamiento menor al 5%, esto sumado a que la territorialidad en períodos de rigurosidad climática proven de refugios térmicos, los que también podrían ser considerados recursos limitantes en ambientes térmicamente

adversos como en la Puna Desértica, explicaría la territorialidad de las hembras. Sin embargo, son necesarios estudios profundos para probar esta hipótesis.

Los solapamientos inter-específicos de las áreas de acción en el roquedal fueron mayores en la estación húmeda, siendo los solapamientos inter-sexuales (σ/σ) los que presentaron una mayor superficie. Con respecto a los solapamientos intra-sexuales, el solapamiento entre machos (σ/σ), fue ligeramente mayor al de las hembras (σ/σ), coincidiendo con los resultados reportados por Corbalán y Ojeda (2005). La alta disponibilidad de alimento en esta estación, puede explicar el mayor solapamiento interespecíficos de las áreas de acción.

Varios autores han descripto las bajas densidades poblacionales de las especies de animales que habitan en los desiertos (Meserve, 1981; Kelt et al. 1996; Corbalán y Ojeda, 2005; Lobos y Alzamora, 2016). Estas características demográficas permitirían que las especies coexistan sin que influyan procesos ecológicos tales como la competencia agonística (Corbalán y Ojeda, 2005). La baja proporción de solapamientos espacial y temporal entre especies podría ser evidencia de segregación en el uso del espacio.

En conclusión en nuestro estudio obtuvimos información de base sobre las áreas de acción de las especies del ensamble que fueron diferentes entre los ambientes, aunque no se pudo comprobar estadísticamente. Las áreas de acción para *Phyllotis xanthopygus* mostraron diferencias en cuanto a las estaciones siendo mayores en la húmeda. En cuanto a los sexos también hubo diferencias en el tamaño de las áreas de acción. Las hembras de *P. xanthopygus* presentaron diferencias en los tamaños de las áreas de acción en la estación húmeda siendo mayores que en la seca. Las áreas de acción para *Abrothrix andina* no evidenciaron diferencias con respecto al sexo ni a las estaciones. *Eligmodontia moreni* presentó el tamaño de área de acción más grande de todo el ensamble. Sin embargo, debido al bajo número de áreas de acción registradas no se pudo analizar estadísticamente.

Los solapamientos intra-específicos ocurrieron en el roquedal y fueron más frecuentes en *Phyllotis xanthopygus* ya que *Abrothrix andina* solo presentó 2 áreas solapadas. Los solapamientos entre machos se destacaron por su alta superposición con respecto a los solapamientos inter-sexuales. Además, en la estación húmeda no se encontraron solapamientos entre hembras. En la estación seca los solapamientos intra-sexuales entre

hembras fueron bajos, al igual que los solapamientos inter-sexuales, encontrándose los mayores valores de solapamiento entre machos. Los solapamientos de las áreas de acción entre *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina* ocurrieron en el roquedal donde se encontró la mayor abundancia de individuos observándose mayores solapamientos en la estación húmeda que en la seca. Las buenas condiciones que brindan los roquedales en cuanto a disponibilidad de alimento y refugios térmicos y contra depredadores, hacen de estos ambientes pequeños oasis que sustentan comunidades biológicas únicas, siendo importante su conservación a nivel mundial (Porembski, 2000; Michael et al. 2008).

Si bien los resultados sobre área de acción no son concluyentes para ninguna de las especies estudiadas, son los primeros datos para la región y abren un importante abanico de interrogantes que merecen ser abordados en futuros estudios.

CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES FINALES

CONCLUSIONES

En esta tesis se presentan los primeros datos sobre la diversidad de micromamíferos de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo ubicada en el extremo austral de la Puna Desértica, aportando información sobre ambientes áridos de montaña. Estas áreas son poco exploradas a nivel regional y mundial por ser sitios de difícil acceso y climáticamente adversos. No obstante esto, es necesario el conocimiento de la biodiversidad de estas regiones porque son sistemas susceptibles a los efectos del cambio climático. Además, los micromamíferos son un grupo importante ya que mantienen la diversidad biológica y de procesos en los ambientes que ocupan.

Se documentó la diversidad del ensamble de micromamíferos presentes en la reserva, registrándose una riqueza de especies de pequeños mamíferos comparable a otros desiertos del mundo. El ensamble está dominado por especies de roedores de la Familia Cricetidae (*Phyllotis xanthopygus*, *Abrothrix andina* y *Eligmodontia moreni*) y una especie de marsupial de la Familia Didelphidae (*Thylamys pallidior*). Los tres ambientes registrados en la reserva: roquedal, ladera y planicie, presentaron la misma riqueza específica, pero en el roquedal se encontró la mayor abundancia de micromamíferos (70% de los individuos capturados). Este último ambiente fue, sin embargo, el menos diverso al ser ampliamente dominado por *P. xanthopygus*. La planicie fue el ambiente con menos capturas pero el de mayor diversidad y se diferenció de los anteriores por la alta representatividad de *E. moreni*. La mayor abundancia de micromamíferos en el roquedal se puede atribuir a la alta complejidad y mayor productividad de este ambiente. En los roquedales se generan microambientes únicos con una alta riqueza de flora y fauna, estabilidad térmica y la presencia de refugio contra depredadores, constituyendo condiciones altamente favorables para la vida en estos ambientes caracterizados por condiciones ambientales adversas.

Además, se evaluó el uso espacial y temporal a dos niveles: macroescala y microescala de los tres ambientes representativos del área protegida. A nivel de macrohábitat, la selección de los micromamíferos se basó principalmente en la estructura, seleccionando ambientes con alta complejidad estructural como los roquedales. *P. xanthopygus* fue altamente selectivo en cuanto al uso del ambiente, la abundancia de la especie estuvo asociada positivamente al roquedal y a la ladera mientras que negativamente a la planicie. La selección del macrohábitat para *Abrothrix andina* se encontró explicada de forma significativa por el ambiente, usando principalmente el roquedal. Sin embargo *Eligmodontia moreni* al ser especialista en ambientes abiertos, seleccionó la ladera pero principalmente la planicie en mayor frecuencia. Esta especie posee adaptaciones que les permiten un escape rápido de los depredadores por su forma de locomoción a salto, además de su pequeño tamaño.

La selección a nivel de microhábitat parece ser un proceso menos marcado en el ensamble de pequeños mamíferos, *Phyllotis xanthopygus* seleccionó positivamente la heterogeneidad ambiental representada por distintos tamaños de rocas y los diferentes estratos de cobertura vegetal, mientras que se asoció negativamente al estrato herbáceo y sustrato. *A. andina*, sin embargo, seleccionó positivamente la heterogeneidad ambiental y se encontró afectado por la estacionalidad.

Los datos que obtuvimos no fueron los suficientemente abundantes en cuanto a las recapturas, como para poder caracterizar los patrones de uso de las especies del ensamble. Finalmente solo, se estimaron las áreas de acción a nivel intra e inter-específicas, para las dos especies más abundantes del ensamble: *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina*.

La estacionalidad solo influyó en alguna de las áreas de acción de las especies del ensamble como en *Phyllotis xanthopygus*, siendo mayores en la estación húmeda. Se encontró que los machos poseen tamaño de las áreas de acción, mayores que las, de las hembras. Las áreas de acción para *Abrothrix andina* no evidenciaron diferencias con respecto al sexo ni a las estaciones. *Eligmodontia moreni* presentó el tamaño de área de acción más grande para todo el ensamble. En la cual no se pudo ver diferencias estadísticas por su bajo número.

Los solapamientos más importantes entre especies ocurrieron en el ambiente con mayor densidad de individuos (roquedal). Los solapamientos entre machos fueron más

frecuentes que los inter-sexuales. En la estación húmeda no se encontraron solapamientos entre hembras. En la estación seca los solapamientos intra-sexuales entre hembras fue bajo al igual que los solapamientos inter-sexuales, siendo los mayores valores de solapamiento entre machos.

Los solapamientos inter-específicos de las áreas de acción entre *Phyllotis xanthopygus* y *Abrothrix andina* ocurrieron en el ambiente de roquedal donde se encontró la mayor abundancia de individuos, presentándose mayores solapamientos en la estación húmeda que en la seca.

La dinámica del uso del espacio es importante en el análisis de las respuestas de los pequeños mamíferos, ya que el área de acción proporciona una medida del uso del espacio y puede verse afectada por múltiples factores. Debido a la importancia funcional de los micromamíferos en ecosistemas áridos, la gestión dirigida a preservar sus requerimientos ecológicos de hábitat constituye una herramienta importante para la conservación, ya que forman parte de importantes procesos ecológicos. Por lo tanto poder entender el uso del espacio y sus requerimientos es un aporte para implementar estrategias de manejo y conservación del ecosistema de la Puna Desértica, considerando que es un ambiente sensible al cambio climático y a los efectos antrópicos.

CONSIDERACIONES FINALES

Los ecosistemas de montaña son ambientes escasamente estudiado debido fundamentalmente a su inaccesibilidad y a la rigurosidad ambiental, esto es una realidad a nivel mundial y Argentina no escapa a este escenario. Sin embargo, la importancia de estos ambientes en la provisión de bienes y servicios ecosistémicos y la vulnerabilidad de los mismos frente al cambio climático actual han sido largamente reconocidos. En este contexto los resultados de esta tesis pueden considerarse un aporte valioso ya que representa el primer estudio para el extremo austral de la ecorregión de la Puna.

Si bien se reconoce que los micromamíferos cumplen papeles ecológicos importantes en los ecosistemas, la información de base para las especies de este diverso grupo en los desiertos fríos de altura es aún escasa. Los resultados de esta tesis comienzan a llenar este importante vacío de información para la región. Pero más allá de la información obtenida, los resultados de la tesis plantean una gran cantidad de interrogantes que necesitan ser esclareciendo a los fines de entender el sistema y poder conservarlo.

Desde el punto de vista de la conservación de los sistemas de alta montaña, destacamos la importancia de los roquedales como los ambientes que albergan la mayor abundancia de micromamíferos. No así la mayor diversidad, que se encontró en el ambiente mas simple, es por esto que los ecosistemas de montaña están dados por ambientes de distinta complejidad que hay que conservar para preservar toda la diversidad presente en ellos.

Desde el punto de vista de la biología de las especies, destacamos la necesidad de continuar trabajando en busca de conocer las estrategias de las distintas especies del ensamble de micromamíferos. Esto en cuanto a su fisiología, ecología espacial, ecología trófica, sistema de apareamiento, entre otros aspectos. Esto permitirá entender la generalidad de las hipótesis que explican los procesos y mecanismos que operan en los ambientes montañosos.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAM M, WELWGERIMA K y MEHERETU Y. 2015. Abundance and community composition of small mammals in different habitats in Hugumburda forest northern Ehtiopia. *International Journal of Biodiversity y Conservation* 7(2): 119-125.
- ALBANESE S y OJEDA RA. 2012. Habitat use by a Neotropical desert marsupial (*Thylamys pallidior*): A multi-scale. *Mammalian Biology* 77: 237-243.
- ALLDREGDE JR y GRISWOLD J. 2006. Design and analysis of resources selection studies for categorical resource variables. *Journal of Wildlife Management* 70: 337-346.
- ANDINO N. 2011. Incidencia de los factores ambientales sobre las Estrategias reproductivas de *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae) en un ambiente árido Tesis Doctoral Universidad Nacional de Río Cuarto.
- ANDINO N, BORGHI CE y GIANNONI SM. 2014. Characterization and selection of microhábitat by *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae): first data from a rocky habitat in the hyperarid Monte Desert of Argentina. *Mammalia* 80 (1): 71-81.
- ANDINO N y BORGHI CE. 2017. Occurrence of *Ctenomys mendocinus* in a High-Altitude Cold Desert: Effect on Density, Biomass, and Fitness of Sagebrush Plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 49(1):53-60.
- ANDREW ME, WULDER MA y NELSON TA. 2014. Potential contribution of remote sensing to ecosystem service assessments. *Progress in Physical Geography* 38(3): 328-353.
- ASSESSMENT MILLENNIUM ECOSYSTEM. 2005. Dryland systems. *Ecosystems and human well-being: current state and trends* 623-662.
- AUGUST PV. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507.
- BARQUEZ RM, MARES MA y OJEDA RA (Eds.). 1991. Mamíferos de Tucumán. Oklahoma Museum of Natural History, Norman.
- BARQUEZ RM, DÍAZ MM y OJEDA R (Eds.). 2006. Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos. 330 pp.
- BARTON K. 2015. MuMIn: Multimodel Inference. R Package, version 1.15.6 <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- BATES D, MAECHLER M, BOLKER B y WALKER S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1): 1-48. DOI:10.18637/jss.v067.i01.
- BATZLI GO y HENTTONEN H. 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *Journal of Mammalogy* 74 (4): 868 - 878.
- BAUDER AJM, BREININGER DR, BOLTC BM, LEGARED ML, JENKINS CLE y MCGARIGALA K. 2015 The role of the bandwidth matrix in influencing kernel home range estimates for snakes using VHF telemetry data. *Wildlife Research* 42, 437-453.
- BEGON M, TOWNSEND CR y HARPER JL. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4 ed. Blackwell Publishing Ltd
- BENISTON M. 2000. *Environmental Change in Mountains and Uplands*. Arnold / Hodder Publishers, London, UK, y Oxford University Press, New York, USA.
- BENISTON M. 2005. Mountain Climates and Climatic Change: An Overview of rocesses Focusing on the European. *Alps Pure and Applied Geophysics* 162: 587-1606.
- BONAVENTURA SM, TECCHI R, CUETO V y SÁNCHEZ-LÓPEZ MI. 2006. Patrón de uso de hábitat en roedores Cricétidos en la Reserva de Biosfera Laguna de Pozuelos. Pp. 9: 1-11, en: Bases para la conservación y manejo de la puna y cordillera frontal de argentina. (JL Cajal, J García-Fernández y R Tecchi, eds.). El rol de las Reservas de Biosfera. Montevideo, Uruguay.
- BÖRGER L, FRANCONI N, FERRETTI F, MESCHI F, DE MICHELE G y GANZ A. 2006 An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American Naturalist* 168: 471-485.
- BORGHI CE y GIANNONISM. 2007. Mamíferos. Pp. 155-164, en: *Diversidad Biológica y Cultural de los Altos Andes Centrales de Argentina* (E. Martínez-Carretero, ed.). Línea de Base de la Reserva de Biosfera San Guillermo-San Juan.
- BOS DG, CARTHEW SM y LORIMER MF. 2002. Habitat selection by the small dasyurid *Ningaui yvonneae* (Marsupialia: Dasyuridae) in SouthAustralia. *Austral Ecology* 27: 103-109.

- BOYLE S, LOURENCO W, DA SILVA L y SMITH A. 2009. Home range estimates vary with sample size and methods. *Folia Primatol* 80: 33-42.
- BRAUN JK, PRATT NL, MARES MA. 2010. *Thylamys pallidior* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mammalian Species* 42: 90-98.
- BROWN JH. 1988. Species diversity. Pp. 57-89, en: *Analytical Biogeography: An integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. (AA Myers y PS Giller, eds.) Chapman y Hall, London.
- BURNHAM KP y ANDERSON DR. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information – Theoretic approach. Springer, New York.
- BURT WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346-352.
- CABRERA AL. 1968. Geo-ecología vegetal de las regiones montañosas de las américas tropicales. *Colloquium Geographicum* 9: 91-116.
- CABRERA AL. 1994. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II.Regiones Fitogeográficas. Ed. ACME S.A.C.I. Fas. 1. 59-64.
- CAMPOS CM, OJEDA RA, MONGE S y DACAR M. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26: 142-149.
- CAMPOS VE y GIANNONI SM. 2013. Habitat selection by the viscacha rat (*Octomys mimax*, Rodentia: Octodontidae) in a spatially heterogeneous landscape. *Mammalia* 78 (2): 223-227.
- CEBALLOS G, EHRlich PR, BARNOSKY DA, GARCÍA A, PRINGLE RM y PALMER TM. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advanced* DOI: 10.1126 / sciadv.1400253.
- CHAVERRI-POLINI A.1998. Las montañas, la diversidad biológica y su conservación. Mountains, biodiversity and conservation. *Unasyuva* 49: 47-54.
- COLWELL RK. 2016. EstimateS 9.1.0. 2016. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>
- CORBALÁN V y OJEDA AR. 2004. Spatial and temporal organization of small mammal communities in the Monte Desert, Argentina. *Mammalia* 68: 5-14.
- CORBALÁN VE y OJEDA RA. 2005. Áreas de acción en un ensamble de roedores del desierto del monte (Mendoza, Argentina). *Mastozoología Neotropical*. 12(2): 145-152.
- CORBALÁN V. 2006. Microhábitat selection by murid rodents in the Monte Desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 65: 102-110.
- CORBALÁN VM, TABENI S y OJEDA RA. 2006. Assessment of habitat quality for small mammal species of the Monte Desert, Argentina. *Mammalian Biology* 71:227-237.
- CORBALÁN V y DEBANDI G. 2006. Microhabitat use by *Eligmodontia typus* (Rodentia: Muridae) in the Monte Desert (Argentina). *Mammalian Biology* 71: 124-127.
- CORTÉS A, TORRES-MURA JC, CONTRERAS LC y PINO C.1995. Fauna de vertebrados de los Andes de Coquimbo: cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile. 108 pp.
- COSACOV A, SERSIC AN, SOSA V, DE-NOVA JA, NYLINDER S y COCUCCHI AA. 2009. “New Insights into the Phylogenetic Relationships, Character Evolution, and Phytogeographic Patterns of Calceolaria (Calceolariaceae).” *American Journal of Botany* 96: 2240-2255.
- CUTRERA A, ANTINUCHI M, MORA S y VASSALLO I. 2006. Home-range and activity patterns of the south american subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Journal of Mammalogy* 87: 1183-1191.
- CRAWLEY MJ. 2007. Proportion data. *Statistics: An introduction using R*, 247-262.
- DIAZ HF, M GROSJEAN y L GRAUMLICH. 2003 Climate variability and change in high elevation regions: past, present and future. *Climatic Change* 59: 1-4.
- DÍAZ MM, y BARQUEZ RM. 2007. The wild mammals of Jujuy province, Argentina: systematics and distribution. Pp. 417-578, en: *The quintessential naturalist, honoring the life and legacy of Oliver (P Pearson, DA Kelt, EP Lessa, J Salazar-Bravo y JL Patton, eds.)*. University of California Publications in Zoology, Berkeley.
- DI BITETTI MS. 2012. ¿Qué es el hábitat? Ambigüedad en el uso de jerga técnica. *Ecología Austral* 22:137-143.
- DILLON MO, TU TY, XIE L, SILVESTRE VQ y WEN J. 2009. “Biogeographic Diversification in *Nolana* (Solanaceae), a Ubiquitous Member of the Atacama and Peruvian Deserts along the Western Coast of South America.” *Journal of Systematics and Evolution* 47: 457-476.
- DONNELLY MA, MC DADE LA, BAWAO KS, HESPENHEID HA y HARTSHOM GS (Eds.). 1994. Amphibian diversity and natural history. Pp. 199-209.117 en: *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago Press. Chicago, EEUU.
- EMLEN ST y ORING LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.

- FANDIÑO B, FERNÁNDEZ JM, THOMANN ML, CAJADE R, y HERNANDO, AB. 2017. Comunidades de aves de bosques y pastizales en los afloramientos rocosos aislados del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 65(2).
- FERNÁNDEZ OA y BUSSO CA. 1999. Arid and semiarid rangelands: Two thirds of Argentina. In: Arnalds Ó, Archer S (eds) *Proceedings of International Workshop of Rangeland Desertification Agricultural Research Institute*. Reykjavic, Iceland. Rala Report N° 200. pp. 41- 60.
- FERRO I y BARQUEZ RM. 2009. Species Richness of Nonvolant Small Mammals Along Elevational Gradients in Northwestern Argentina. *Biotropica* 41(6): 759-767.
- FERRO I. 2013. Rodent endemism, turnover and biogeographical transitions on elevation gradients in the northwestern Argentinian Andes. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 78(5): 322-331.
- FERRO I y BARQUEZ RM. 2014. Patrones de distribución de micromamíferos en gradientes altitudinales del noroeste Argentino. *Revista mexicana de biodiversidad* 85(2): 472-490.
- FOX J. 2003. Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *Journal of Statistical Software* 8(15): 1-27. URL <http://www.jstatsoft.org/v08/i15/>.
- FREDERICKSEN NJ, FREDERICKSEN TS, FLORES B, MCDONALD E y RUMIZ D. 2003. Proyecto, B. O. L. F. O. R. Importance of granitic rock outcrops to vertebrate species in a Bolivian tropical forest. *Tropical Ecology* 44(2): 185-196.
- GENTILE R, D'ANDREA PS y CERQUEIRA R. 1997. Home ranges of *Philander frenata* and *Akodon cursor* in a Brazilian restinga (coastal shrubland). *Mastozoología Neotropical* 4:105-112.
- GIANNONI SM, BORGHI CE, DACAR MA y CAMPOS CM 2005. Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the Monte (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12: 181-187.
- GLANZ WE y MESERVE PL. 1982. An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. *Dynamics and management of Mediterranean-type ecosystems* 220-226.
- GIBF-GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY. Free and open access to biodiversity data. 2011. www.gbif.org. [Acceso Mayo 2017].
- GONNET JM y OJEDA RA. 1998. Habitat use by small mammals in the arid Andean foothills of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 38: 349-357.
- GOTELLI N y COLWELL RK. 2001. La cuantificación de la biodiversidad: Procedimientos y dificultades en la medición y comparación de la riqueza de especies. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- GREENVILLE AC, WARDLE GM, NGUYEN V y DICKMAN CR. 2016. Population dynamics of desert mammals: similarities and contrasts within a multispecies assemblage. *Ecosphere* 7(5): 01343. 10.1002/ecs2.1343.
- GRÊT-REGAMEY A, H BUGMANN, E CELIO, G DE BUREN, T KOELLNER, P KNOEPFEL, y A RYFFEL. 2011. Securing hydrological ecosystem services through catchment-wide land use management. Pp. 124-133, en *Managing alpine future II: "inspire and drive sustainable mountain regions" proceedings of the Innsbruck conference* (A Borsdorf, J Stötter y E Vuelliet, eds.). Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften.
- GURNELL J y GIPPS JHW. 1989. Inter-trap movement and estimating rodent densities. *Journal Zoologica* 217: 241-254.
- HALL LS, KRAUSMAN PR y MORRISON ML. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182.
- HASKELL JP, RITCHIE ME y OLFF H. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature* 418: 527-530.
- HARRIS S, CRESSWELL WJ, FORDE PG, TREWHELLA WJ, WOOLLARD T y WRAY S. 1990. Home range analysis using radio-tracking data: a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammalian. Reviv* 20: 97-123.
- HEINEMANN KM, GUTHMANN N, LOZADA M y MONJEAU JA. 1995. Área de actividad de *Abrothrix xanthorhinus* (Muridae, Sigmodontinae) e implicancias para su estrategia reproductiva. *Mastozoología Neotropical* 2: 23-30.
- HEINO M, KAITALA V, RANTA E y LINDSTRÖM J. 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264: 481-486.
- HERSHKOVITZ P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: a zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en: *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. (A. Keast, F. G. Erk y B. Glass, eds.). State University of New York Press, Albany.
- HESKE EJ y OSTFELD RS. 1990. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles. *Journal of Mammalogy* 71: 510-51.
- HOLBROOK SJ. 1978. Habitat relationships and coexistence of four sympatric species of *Peromyscus* in Northwestern New Mexico. *Journal Mammalian* 59: 18-26.

- IBARGUCHI G. 2014. From Southern Cone arid lands, across Atacama, to the Altiplano: biodiversity and conservation at the ends of the world. *Biodiversity* 15(4): 255-264 DOI: 10.1080/14888386.2014.973446
- IUCN 1997. IUCN red list of threatened animals, p. 368. World Conservation Union, Gland, Switzerland. Accessed: 13-11-2017 15:08 UTC
- JAKSIC FM, YÁÑEZ JL y FUENTES ER. 1981. Assessing a small mammal community in Central Chile. *Journal Mammalian* 62: 391-396.
- JAYAT JP, ORTIZ PE, TETA P, PARDIÑAS UFJ y D'ELIA G. 2006. Nuevas localidades argentinas para algunos roedores sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae). *Mastozoología Neotropical* 13: 51-67.
- JAYAT JP, D'ELIA G, PARDIÑAS UFJ y NAMEN JG. 2007. A new species of *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontine) from the upper montane forest of the Yungas of northwestern Argentina. Pp. 134:775-798, en: *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson* (DA Kelt, EP Lessa, J Salazar-Bravo y JL Patton, eds.). University of California Publications in Zoology.
- JAYAT PJ, ORTIZ PE y MIOTTI MD. 2008. Distribución de sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) en pastizales de neblina del noroeste argentino. *Acta Zoológica Mexicana* 24: 137-177.
- JAYAT PJ, ORTIZ PE, PACHECO S y GONZALEZ R. 2011. Distribution of sigmodontine rodents in Northwestern Argentina: main gaps in information and new records. *Mammalia* 75: 53-68.
- JENRICH R Y TURNER B. 1969. Measurement of noncircular home range. *Journal of Theoretical Biology* 22: 227- 237.
- JETZ W, CARBONE C, FULFORD J y BROWN JH. 2004. The scaling of animal space use. *Science* 306(5694): 266-268.
- JOHNSON DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61 (1): 65-71.
- JOHNSON MD. 2005. Habitat quality: a brief review for wildlife biologists. *Trans. Western Section of The Wildlife Society* 41: 31-41.
- JONES E y SHERMAN LJ. 1983. A comparison of meadow vole home ranges derived from grid trapping and radio- telemetry. *Journal Wildlife Management* 47: 558-561.
- JONES AL y LONGLAND WS. 1999. Effects of Cattle Grazing on Salt Desert Rodent Communities Source: *The American Midland Naturalist*, Vol. 141, No. 1 pp. 1-11 Published by: The University of Notre Dame Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/2426960>.
- JORGENSEN EE y DEMARAIS S. 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80(2): 421-429.
- JORGENSEN EE. 2004. Small mammal use of microhábitat reviewed. *Journal of Mammalogy* 85: 531-539.
- JUAN EE. 2015. Uso del espacio y dinámica poblacional de *Oligoryzomys longicaudatus* en el valle Lago Rivadavia (Provincia de Chubut), área endémica de Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH). Universidad Nacional de Río Cuarto.
- KELT DA, MESERVE PL y LANG BK. 1994. Quantitative habitat associations of small mammals in a temperate rain forest in southern Chile: empirical patterns and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy* 75:890-904.
- KELT DA, BROWN JH, HESKE EJ, MARQUET PA, MORTON SR, REID JRW, ROGOVIN KA y SHENBROT G. 1996. Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology* 73: 746-761.
- KELT DA. 2011. Comparative ecology of desert small mammals: a selective review of the past 30 years. *Journal of Mammalogy* 92: 1158-1178.
- KIE JG, BOWYER RT, NICHOLSON MC, BOROSKI BB, y LOFT ER. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology* 83: 530-544.
- KOTLER BP. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65: 689-701.
- KOTLER B y BROWN J. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 281-313.
- KOTLER BP, BROWN JS y MITCHELL WA. 1994. The role of predation in shaping the behavior, morphology and community organisation of desert rodents. *Australian Journal of Zoology* 42: 449-466.
- KRAMER KM, MONJEAU JA, BIRNEY EC y SIKES RS. 1999. *Phyllotis xanthopygus*. *Mammal Species* 617: 1-7. DOI:10.2307/3504375.
- KREBS JC. 1999. *Ecological Methodology*. Addison Wesley Longman. Menlo Park, Nueva York. 620 p.
- LANZONE C. 2009. Sistemática y evolución del genero *Eligmodontia*. Universidad Nacional de Córdoba.

- LANZONE C, CHILLO V, RODRÍGUEZ MD, DACAR A y CAMPOS CM. 2012. Dry season diet composition of *Eligmodontia moreni* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in a hyper-arid region of the Monte desert (Mendoza, Argentina). *Multequina* 21: 25-30.
- LARA N, SASSI P y BORGHI CE. 2007. Effect of Herbivory and Disturbances by Tuco-Tucos (*Ctenomys mendocinus*) on a Plant Community in the Southern Puna Desert. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 110-116.
- LAW BS y DICKMAN CR. 1998. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation* 7: 323-333.
- LELE SR, MERRILL EH, KEIM J y BOYCE MS. 2013. Selection, use, choice and occupancy: clarifying concepts in resource selection studies. *Journal Animal Ecology* 82: 1183-1191 DOI:10.1111/1365-2656.12141.
- LESNOFF M y LANCELOT R. 2012. Analysis of Overdispersed Data. Paquete R versión 1.3, URL <http://cran.r-project.org/package=aod>.
- LETTINK M y ARMSTRONG DP. 2003. An introduction to using mark-recapture analysis for monitoring threatened species. Department of conservation technical series 28A: 5-32.
- LIEDVOGEL M, CHAPMAN BB, MUHEIM R, y AKESSON S. 2013. The behavioural ecology of animal movement: reflections upon potential synergies. *Animal Migration* 1: 39-46.
- LINDSTEDT SL, MILLER BJ y BUSKIRK SW. 1986. Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* 413-418.
- LITVAITIS JA, TITUS K y ANDERSON EM. 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and foods. Pp. 254-262 en: *Research and management techniques for wildlife and habitats* (ThA Bookhout, ed.). The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.
- LOBOS G y ALZAMORA A. 2016. Densidad y desplazamiento de *Phyllotis limatus*, un roedor del desierto de Atacama. *Gayana, Concepción* 80(1): 56-60.
- LOZADA M, GUTHMANN N, BACCALA N. 2000. Microhabitat selection of five sigmodontine rodents in a forest-steppe transition zone in northwestern Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35: 85-90
- MAGUIRE AJ y ROWE RJ. 2017. Home Range and Habitat Affinity of the Singing Vole on the North Slope of Alaska. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 49:243-257.
- MAGURRAN, AE. 2004. *Measuring biological diversity* Blackwell Publishing, Oxford.
- MANLY BFJ, MCDONALD LL, THOMAS DL, MCDONALD TL y ERICKSON EP. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis of field studies*. Second Ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- MARES MA, OJEDA RA, BRAUN JK y BARQUEZ RM. 1997. Systematics, distribution, and ecology of the mammals of Catamarca Province, Argentina. *Life among the muses: papers in honor of James S. Findley* (TL Yates, WL Gannon y DE Wilson, eds.). The Museum of Southwestern Biology, The University of New Mexico, Albuquerque 89-141.
- MARES MA. 1997. The geobiological interface: Granitic outcrops as a selective force in mammalian evolution. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80: 131-139.
- MARES MA. 1980. Convergent evolution among desert rodents: A global perspective. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 16: 1-51.
- MARES MA, OJEDA RA y KOSCO MP. 1981. Observations on the distribution and ecology of the mammals of Salta Province, Argentina. *Annals of Carnegie Museum* 50:151-206
- MARES MA y OJEDA RA. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. Pp. 393-432, en: *Mammalian Biology in South America*. (MA Mares y HH Genoways, eds.) Spec. Publ. Series 6, Pymatuning Lab. Ecology, Linnesville.
- MARQUET P. 1994. Diversity of Small Mammals in the Pacific Coastal Desert of Peru and Chile and in the Adjacent Andean Area: Biogeography and Community Structure. *Australian Journal of Zoology* 42: 527-42.
- MÁRQUEZ J. 1999. Las áreas protegidas de la Provincia de San Juan. *Multequina* 8: 1-10.
- MARTÍNEZ-CARRETERO E. 1995. La Puna Argentina: delimitación general y división en distritos florísticos. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 31: 27-40.
- MCCOY ED y BELL SS. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. Pp. 3-27, en: *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. (SS Bell, ED McCoy y HR Mushinsky, eds.) Chapman and Hall, New York, N.Y.
- MCLOUGHLIN PD, MORRIS DW, FORTIN D, VANDER WAL E. y CONTASTI AL. 2010. Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology*, 79: 4-12. DOI:10.1111/j.1365-2656.2009.01613.x
- MESERVE PL. 1981. Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *Journal of Animal Ecology* 50: 745-757.

- MEYBECK M, GREEN P y RO V, SMARTY C. 2001. A New Typology for Mountains and other Relief Classes: An Application to Global Continental Water Resources and Population Distribution. *Mountain Research and Development* 21: 34–45.
- MICHAEL DR, CUNNINGHAM RB y LINDENMAYER DB. 2008. A forgotten habitat? Granite inselbergs conserve reptile diversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 45(6): 1742-1752.
- MORELLET N, BONENFANT C, BÖRGER L, OSSI F, CAGNACCI F, HEURICH M, KJELLANDER P, LINNELL J D C, NICOLOSO S, SUSTR P, URBANO F y MYSTERUD A. 2013. Seasonality, weather and climate affect home range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe. *Journal of Animal Ecology* 82: 1326–1339. DOI:10.1111/1365-2656.
- MORRIS DW. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 362-369.
- MORRIS DW. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology* 77: 2352-2364.
- MORRIS DW. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Ecologia* 136: 1-13.
- MOSKOWITZ D y MAYL MJ. 2017 Adult tiger spiketail (*Cordulegaster erronea* Hagen) habitat use and home range observed via radio-telemetry with conservation recommendations *Journal of Insect Conservation* DOI: 10.1007/s10841-017-0027-7.
- MOSTACEDO B y FREDERICKSEN T. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal.
- MUÑOZ-PEDREROS A. 1992. Ecología de la asociación de micromamíferos presentes en un agroecosistema forestal de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 65:417-428.
- NATHAN R, GETZ WM, REVILLA E, HOLYOAK M, KADMON R, SALTZ D Y SMOUSE PE. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(49): 19052-19059.
- NRC-NATIONAL RESEARCH COUNCIL: 1999. *Our Common Journey: A Transition Toward Sustainability*, National Academy Press, Washington, D.C.
- NILSEN EB, PEDERSEN S y LINNELL J. 2008. Can minimum convex polygon home ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? *Ecological Research* 23: 635–639.
- NOGUERALE V, TRABA J, MATA C y MORALES MB. 2015. Winter habitat selection and partitioning in two sympatric farmland small mammals: *Apodemus sylvaticus* and *Mus spretus*. *Revue d'Ecologie* 70 (1):70-82
- NOVILLO A y OJEDA RA. 2012. Diversity and distribution of small mammals in the South American dry Andes. *Austral Ecology* 37: 758-66.
- NOVILLO A y OJEDA RA. 2014. Elevation patterns in rodent diversity in the dry Andes: disentangling the role of environmental factors. *Journal Mammal* 95: 99-107.
- NOVILLO A, CUEVAS FM, OJEDA A, OVEJERO RJ, MOSCA TORRES, EUGENIA M y OJEDA RA. 2017. Habitat selection and coexistence in small mammals of the southern Andean foothills (Argentina). *Mammal Research* DOI: 10.1007/s13364-017-0309-1.
- NUTT KJ. 2007. Socioecology of rock-dwelling rodents. Pp. 416-426.en: *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. (JO Wolf y PW Sherman, eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- O' FARRELL MJ. 1980. Spatial relationships of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy* 61:589-605.
- OJEDA RA. 1989. Small mammal responses to fire in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 70:416–420.
- OJEDA RA y MARES MA. 1989. A biogeographic analysis of the mammals of Salta Province, Argentina: patterns of species assemblage in the Neotropics (No. 27). *Special Publications*.
- OJEDA RA, BLENDINGER PG y BRANDL R. 2000. Mammals in South American drylands: faunal similarity and trophic structure. *Global Ecology and Biogeography* 9: 115-23
- OJEDA RA, BORGHI CE y ROIG VG. 2002. Mamíferos de Argentina. Pp. 23-63, en: *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. (G Ceballos y JA Simonetti, eds.), CONABIO-UNAM, México, DF.
- OJEDA RA y TABENI S. 2009. The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environments* 73 (2): 173-181.
- OJEDA RA, TABENI S y CORBALÁN V. 2011. Mammals of the Monte Desert: from regional to local assemblages. *Journal of Mammalogy* 92 (6): 1236-1244.
- OJEDA RA, Chillo V y Diaz GB (Eds.). 2012. *Libro Rojo de los mamíferos amenazados de la Argentina SAREM*, Buenos Aires, Argentina.
- OLSON DM, DINERSTEIN E, WIKRAMANAYAKE ED, BURGESS ND, POWELL GVN, UNDERWOOD EC, D'AMICO JA, ITOUA I, STRAND HE, MORRISON JC, LOUCKS CJ,

- ALLNUTT TF, RICKETTS TH, KURA Y, LAMOREUX JF, WETTENGEL WW, HEDAO P y KASSEM KR. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51(11): 933-938.
- ORTIZ PE, CIRIGNOLI S, PODESTA DH y PARDIÑAS UFJ. 2000. New records of sigmodontine rodents (Mammalia: Muridae) from high-andean localities of northwestern Argentina. *Biogeographica* 76 (3): 133-140.
- ORTIZ PE, GONZÁLEZ FR, JAYAT JP, PARDIÑAS UF, CIRIGNOLI S y TETA P. 2010. Dieta del Búho Magallánico (*Bubo magellanicus*) en los Andes del noroeste argentino. *Ornitología Neotropical* 21(4):591-598.
- PARADA A, D'ELÍA G, y PALMA R. E. 2015. The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. *BMC evolutionary biology* 15(1): 172.
- PARTRIDGE L. 1978. Habitat selection. Pp. 351-376, en: *Behavioral ecology: an evolutionary approach* (JR Krebs y NB Davies, eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- PATTERSON TA, THOMAS L, WILCOX C, OVASKAINEN O y MATTHIOPOULOS J. 2008 State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution* 23(2): 87-94.
- PATTON JL, Pardiñas UFJ y D'Elía G (EDS.). 2015. *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- PALMA RE, RIVERA-MILLA E, YATES TL, MARQUET PA y MEYNARD A. 2002. Phylogenetic and biogeographic relationships of the mouse opossum *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 245-253.
- PEARSON O. 1982. Distribución de pequeños mamíferos en el altiplano y los desiertos del Perú. *Zoología neotropical*. Pp. 263-84 en: *Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología* (P. Salinas, ed.) Mérida, Venezuela.
- PEBESMA EJ y Bivand RS. 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2): <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- PIRES AS, FERNANDEZ FAS y DE FREITASD. 1999. Patterns of space use by *Micoureus demerarae* (Marsupialia: Didelphidae) in a fragment of Atlantic forest in Brazil. *Mastozoología Neotropical* 6:39-45.
- POBLETE GA y MINETTIJL. 1999. Configuración Espacial del Clima de San Juan. CD Síntesis del Cuaternario de la Provincia de San Juan. INGEO Universidad Nacional de San Juan.
- POREMBSKI S, SEINE R y BARTHLOTT W. 1997 Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80:193-199.
- POREMBSKI S. 2000 The invasibility of tropical granite outcrops ('inselbergs') by exotic weeds. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 83: 131-137.
- POWELL R A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. Pp 65-110, en: *Research Techniques in Animal Ecology; Controversies and Consequences*. (L Boitani, TK Fuller, eds.). USA: Columbia University Press.
- POWELL R A y MITCHELL M S. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93(4): 948-958.
- PULLIAM HR y DANIELSON BJ. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: A landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* 137: 50-66.
- PRIMACK RB, ROZZI R, FEINSINGER P, DIRZO R y MASSARDO F (Eds.). 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas Fondo de Cul-tura Económica, México, D.F., México* 797.
- PRIOTTO JW y STEINMANN AR. 1999. Factors affecting home range size and overlap in *Akodon azarae* (Muridae: Sigmodontinae) in natural pasture of Argentina. *Acta Theriologica*. 44: 37-44.
- PRIOTTO J, STEINMANN A y POLOP J. 2002. Factors affecting home range size and overlap in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae) in Argentine agroecosystems. *Mammalian Biology* 67: 97-104.
- PRIOTTO J, STEINMANN A, PROVENSAL C y POLOP J. 2004. Juvenile dispersal in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Oecologica* 25: 205-210.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2017. *R: A Language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- REBORATTI C. 2006: Ecorregiones Puna y Altos Andes. Pp. 32-51, en: *La situación ambiental Argentina* (A Brown, U Martínez-Ortiz, M Acerbi y J Corcuera, eds.). Fundación Vida Silvestre Argentina.
- REDFORD KH y EISENBERG JF. 1992. *Mammals of the Neotropics. The Southern Cone. Vol.2*. Pp. 30-31.
- REIG OA. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" de Mar del Plata* 1: 1-162.

- REIG F OA. 1986. Diversity patterns and differentiation of Andean rodents. Pp. 405-439, en: (F Vuilleumier y M Monasterio, eds.), High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, New York.
- REUS ML. 2006. Caracterización del hábitat y dieta del Chinchillón (*Lagidium viscacia*) en la Puna de San Juan. Director S. Giannoni. Universidad Nacional de San Juan.
- RIBBLE DO y STANLEY S. 1998. Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boylii* and *P. Truei*. Journal of Mammalogy 79(3): 932-941.
- RIBEIRO JR y DIGGLE PJ. 2001. geoR: a package for geostatistical analysis. R-News 1(2):15-18.
- RIVRUD IM, LOE, LE y MYSTERUD A. 2010. How does local weather predict red deer home range size at different temporal scales? Journal of Animal Ecology 79: 1280–1295.
- RODRÍGUEZ D y OJEDA RA. 2011. Patterns of diversity of the Monte Desert small mammals across multiple spatial scales. Journal of Arid Environments 75: 424-431.
- RODRÍGUEZ D. y OJEDA RA. 2013. Scaling coexistence and assemblage patterns of desert small mammals. Mammalian Biology 78:313–321.
- RODRÍGUEZ D. y OJEDA RA. 2014. Scaling functional diversity of small mammals in desert systems. Journal of Zoology 293:262-270.
- ROSENZWEIG ML y WINAKUR J. 1969. Ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. Ecology 50: 558-572.
- ROSENZWEIG ML. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. Ecology 54: 111–117.
- RUNDEL PW, VILLAGRA PE, DILLON MO, ROIG-JUÑENT S y DEBANDI G. 2007. Arid and semi-arid ecosystems. Pp. (11)158-183, en: The Physical Geography of South America. (TT Veblen, KR Young y AR Orme, eds.), Oxford University Press, Oxford, UK.
- SASSI PL, TARABORELLI PA, BORGHI CE y OJEDA RA. 2006. The effect of grazing on granivory patterns in the temperate Monte Desert, Argentina. Acta Oecologica 29: 301-304.
- SIMONETTI JA. 1989. Microhabitat use by mammals in central Chile. Oikos 56:309–318.
- SIMONETTI JA, FUENTES ER y OTAIZA RD. 1985. Habitat use by two rodent species in the high Andes of central Chile. Mammalia 49:19–25.
- SCOTT DM y DUNSTONE N. 2000. Environmental determinants of the composition of desert-living rodent communities in the north-east Badia region of Jordan. Journal of Zoology 251: 481-494.
- SCHMOHL G. 2008. Factors affecting home range sizes of female stripe mice (*Rhabdomys pumilio*). Master's Thesis. University of Zurich. 63 pp.
- SCHRADIN C, SCHMOHL G, RODEL H, SCHOEPP I, TREFFLER S, BRENNER J, BLEEKER M, SCHUBERT M, KOING B y PILLAY N. 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. Animal Behaviour 79: 195-203.
- SHEINER SM y GUREVITCH J. 2001. Design and Analysis of Ecological Experiments (Eds.). Oxford University Press.
- SCHRADIN, C. y PILLAY, N. 2006. Female striped mice (*Rhabdomys pumilio*) change their home ranges in response to seasonal variation in food availability. Behavioral Ecology 17: 452–458.
- SHENBROT GI, BR KRASNOV Y KA ROGOVIN. 1999. Spatial ecology of desert rodent communities. Springer Verlag, Berlín.
- SILVA SI. 2005. Posiciones tróficas de pequeños mamíferos en Chile: una revisión Revista Chilena de Historia Natural 78: 589-599,
- SPOTORNO AE, COFRE H, MANRÍQUEZ G, VILINA Y, MARQUET P y WALKER L. 1998. Una nueva especie de *Loxodontomys*, otro mamífero filotino en los Andes de Chile central. Rev Chilena de Historia Natural 71: 359-73.
- STANLEY WT, ROGERS MA, HOWELL KM y MSUYA CA. 2005. Results of a survey of small mammals in the Kwamgumi forest Reserve, East Usambara mountains, Tanzania. Journal of East African Natural History 94(1): 223-230.
- STAPP P. 2010. Long-term studies of small mammal communities in arid and semiarid environments. Journal Mammalogy 91(4): 773-775
- STEINMANN A. 2006. Comportamiento de espaciamiento de *Calomys musculus* (Rodentia: Muridae). Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas, Físico, Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Córdoba, Argentina.
- STEINMANN AR, PRIOTTO JW y POLOP J. 2009. Territorial behaviour in corn mice, *Calomys musculus* (Muridae: Sigmodontinae), with regard to mating system. J. Ethol., 27: 51-58.
- STEWART AJA, JOHN EA y HUTCHINGS MJ. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. Pp. 1-8, en: The ecological consequences of environmental heterogeneity (MJ Hutchings, EA John y AJA Stewart, eds.), Blackwell Science, Cambridge, UK.

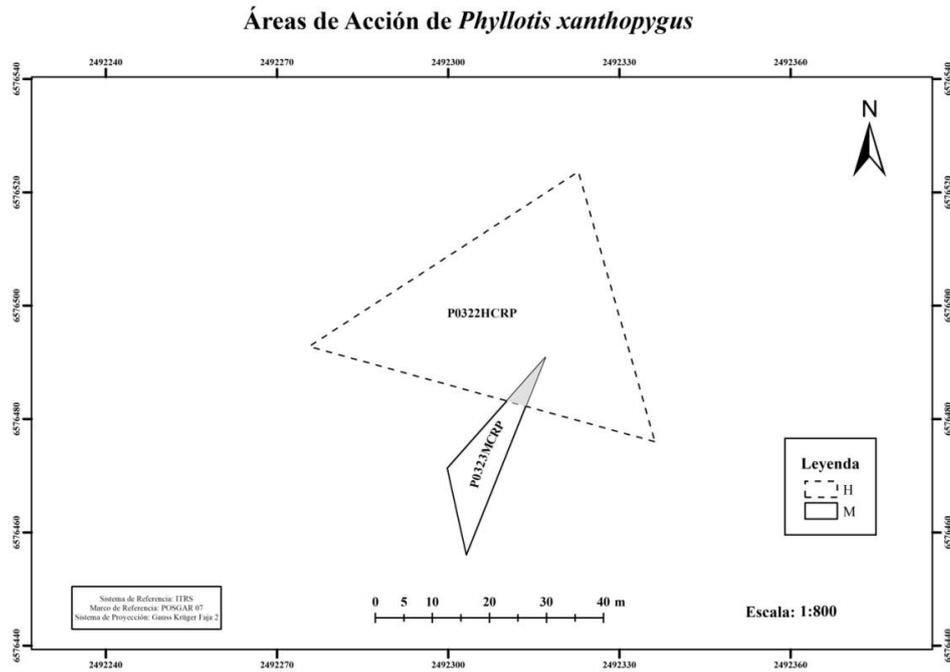
- STICKEL LF. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy* 35: 1-15.
- TABENI S y OJEDA RA. 2005. Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *Journal Arid Environment* 63: 244–255.
- TABENI S, MASTRANTONIOB L y OJEDA RA. 2007. Linking small desert mammal distribution to habitat structure in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina A. *Oecologia* 31: 259-269.
- TARABORELLI P, CORBALAN V y GIANNONI S. 2003 Locomotion and escape modes in rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology* 109(6): 475-485.
- TARJUELO R, MORALES MB y TRABA J. 2011. Breadth and specialization in microhábitat selection: the case of the Algerian mouse (*Mus spretus*) in Central Spain. *Revued' Ecologie* 67: 1-12.
- TRABA J, ACEBES P, CAMPOS VE y GIANNONI SM. 2010. Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomys mimax*. *Journal of Arid Environments* 74: 179-185.
- TRABA J, MORALES MB, CARMONA CP, DELGADO MP. 2015. Resource partition and niche overlap in a steppe bird assemblage. *Community Ecology* 16: 178-188.
- TRABA J, CASALS P, BROTO F, CAMPRODON J, GIRALT D, GUIX D, MECHERGUI R, RIOS A, SALES S, TAULL M, AMMARI Y, SOLANO D y BOTA G. 2016. Coexistence and habitat partitioning at micro- and macro-scales of rodent species in a North African desert (Bou-Hedma National Park, Tunisia) *Journal of Arid Environments* 131: 46-58
- TROLL C. 1959. Die Tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische zonierung. *Bonner Geographische Abhandlungen*. 25.
- VAN BEEST FM, RIVRUD IM, LOE LE, MILNER JM y MYSTERUD A. 2011 What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology* 80: 771–785.
- VENABLES WN y RIPLEY BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Paquete R, New York. URL <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>.
- WILLIAMS SE, MARSH H y WINTER J. 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* 83: 1317-1329.
- WIENS JA. 2002. Central Concepts and Issues of Landscape Ecology. Pp: 3-21, en: *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. (KJ Gutzwiller, ed.). Springer-Verlag, New York, USA.
- WHITFORD W. 2002. *Ecology of desert systems*. Elsevier Science Ltd., UK. pp. 1-19.
- WOLFF JO. 1985. The effects of density, food and interespecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2657-2662.
- WOLFF JO. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68: 364-370.
- WONG FK y FUNG T. 2015. *Habitat Modelling for Conservation Analysis Using GIS and Remote Sensing in Lantau Island, Hong Kong*.
- YU J y DOBSON FS. 2000. Seven forms of rarity in mammals. *Journal of Biogeography* 27: 131–139.

ANEXOS

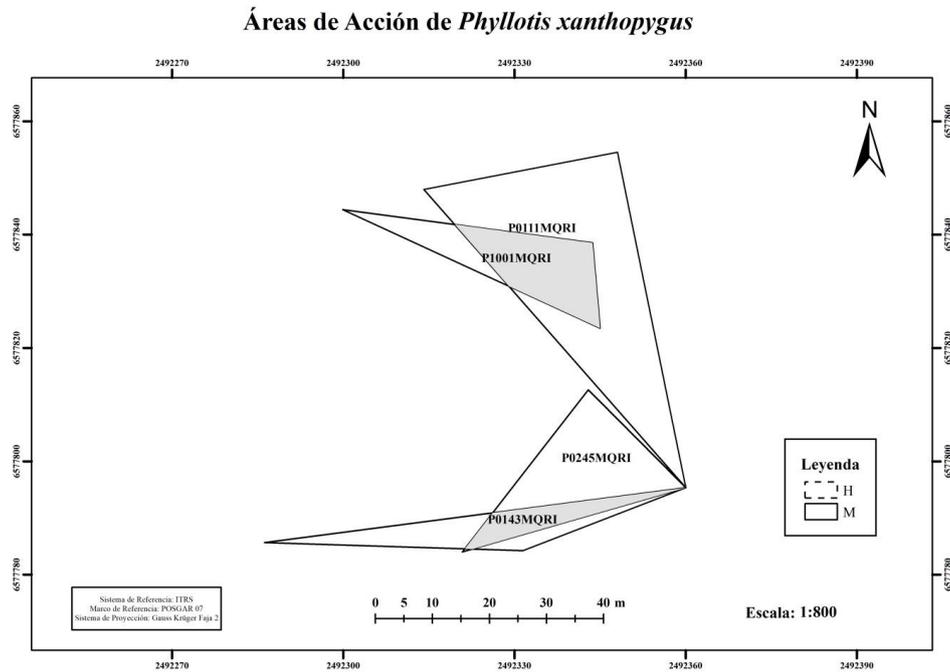
Anexo 4.1: Muestra el uso y la disponibilidad de las unidades de muestreo por grilla en cada ambiente por las 4 estaciones en los dos años que duro el muestreo.

Estaciones	Año 2013						Año 2014					
	Planicie		Ladera		Roquedal		Planicie		Ladera		Roquedal	
	Uso	Disp.	Uso	Disp.	Uso	Disp.	Uso	Disp.	Uso	Disp.	Uso	Disp.
CASA												
Invierno	0	36	1	35	20	16	0	36	0	36	13	23
Otoño	0	36	5	31	22	14	6	30	8	28	20	16
Primavera	0	36	0	36	18	18	4	32	3	33	11	25
Verano	4	32	1	35	25	11	0	36	0	36	16	20
LEONA												
Invierno	4	32	7	29	22	14	2	34	1	35	14	22
Otoño	5	31	7	29	14	22	1	35	2	34	10	26
Primavera	5	31	2	34	13	23	1	35	3	33	9	27
Verano	0	36	12	24	3	33	1	35	4	32	20	16
QUEBRADA												
Invierno	8	28	11	25	15	21	5	31	1	35	4	32
Otoño	0	36	8	28	21	15	11	25	7	29	12	24
Primavera	3	33	1	35	12	24	3	33	4	32	7	29
Verano	0	36	1	35	13	23	3	33	5	31	9	27

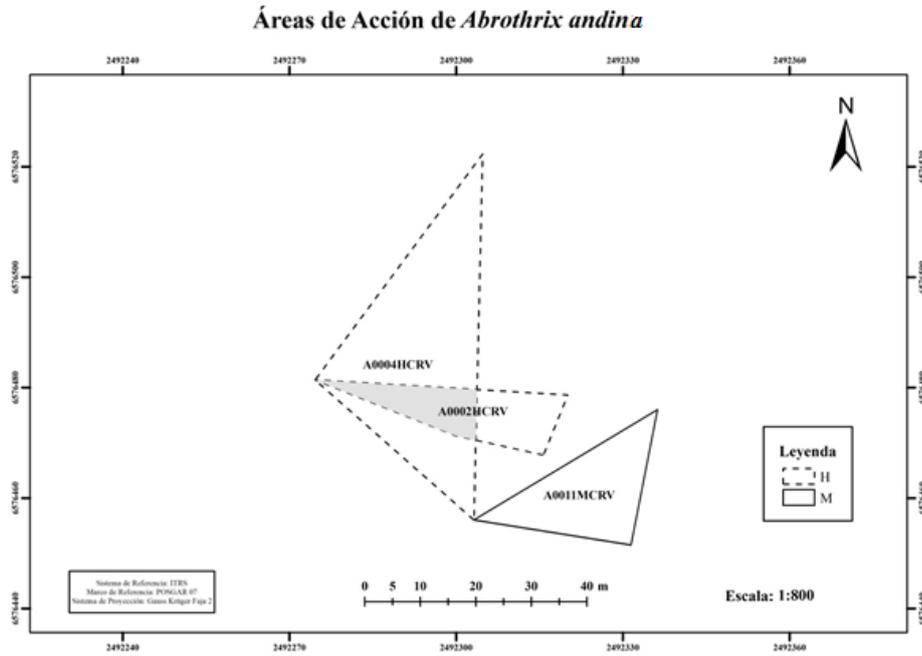
Áreas de acción y solapamientos de las distintas especies del ensamble



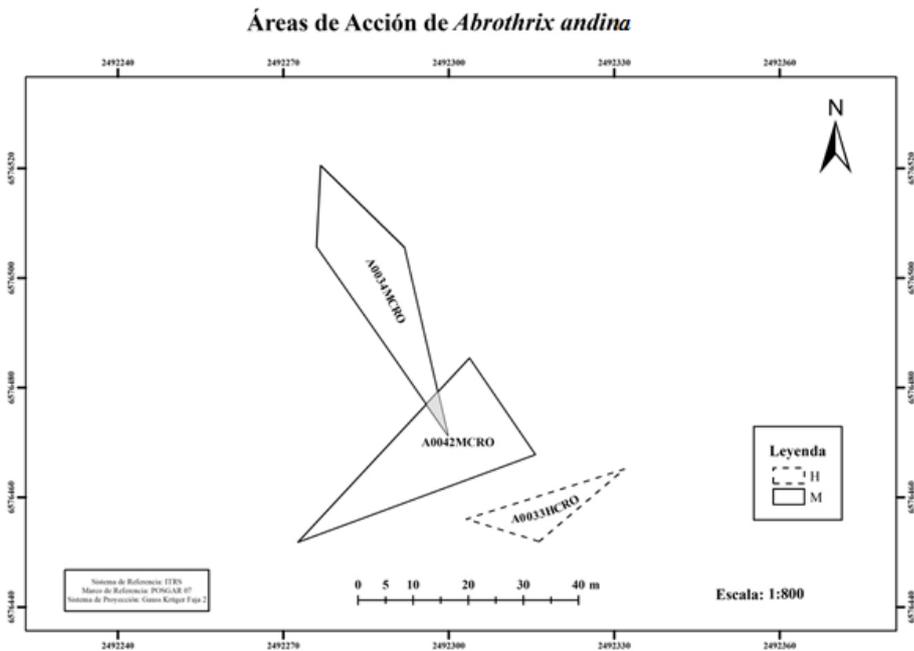
Anexo 5.1. Representan los tamaños de las de áreas de acción y solapamiento por sexo (sombreadas en gris) para *Phyllotis xanthopygus* en el sitio la Casa la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la estación húmeda, muestreo de primavera en el ambiente de roquedal.



Anexo 5.2 Representan los tamaños de las de áreas de acción y solapamiento por sexo (sombreadas en gris) para *Phyllotis xanthopygus* en el sitio Quebrada en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la estación seca, muestreo de invierno en el ambiente de roquedal.

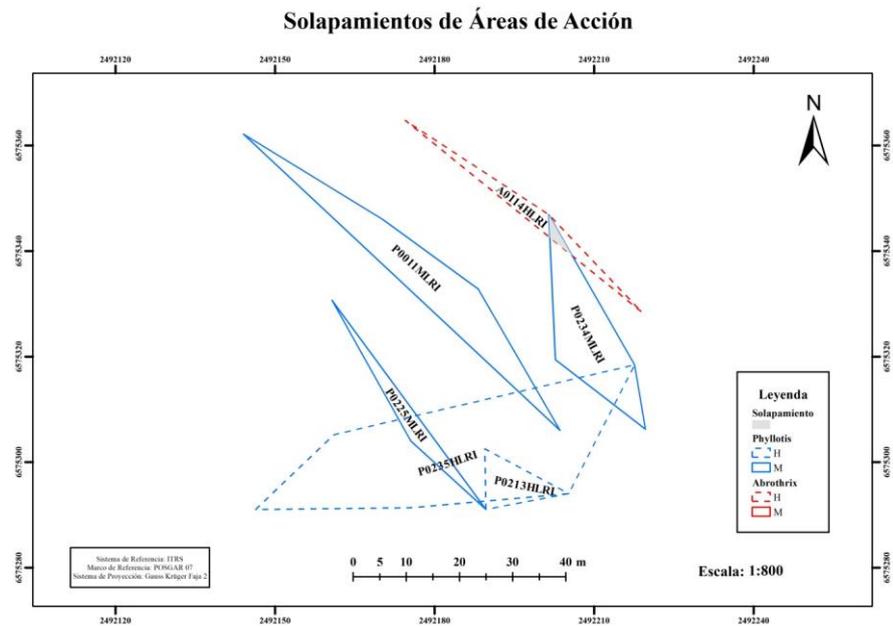


Anexo 5.3. Representan los tamaños de las áreas de acción y solapamiento por sexo (sombreadas en gris) para *Abrothrix andina* en el sitio de la Casa en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la estación de húmeda, muestreo de verano en el ambiente de roquedal.

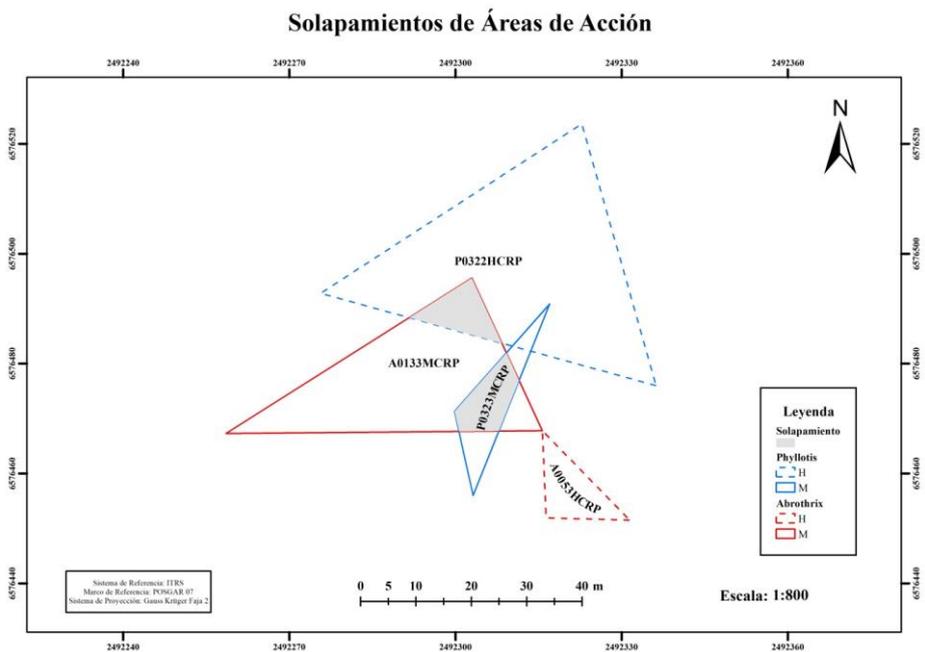


Anexo 5.4. Representan los tamaños de las áreas de acción y solapamiento por sexo (sombreadas en gris) para *Abrothrix andina* en el sitio de la Casa en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la estación de seca, muestreo de otoño en el ambiente de roquedal.

Solapamientos interespecíficos



Anexo 5.5. Representan los solapamientos en las de áreas de acción por sexo (sombreadas en gris) para *Phyllotis xanthopygus* *Abrothrix andinae* en el sitio Quebrada en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la estación seca, muestreo de invierno en el ambiente de roquedal.



Anexo 5.6. Representan los solapamientos en las de áreas de acción por sexo (sombreadas en gris) para *Phyllotis xanthopygus* *Abrothrix andinae* en el sitio Casa en la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo en la estación húmeda, muestreo de primavera en el ambiente de roquedal.

Tabla 5.7. Comparación de la superficie en m² de las áreas de acción de *Phyllotis xanthopygus* con otros roedores del mundo.

Espece	♂	♀	
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	498	311	Este estudio
<i>Peromyscus leucopus</i>	650	486	EEUU
<i>Peromyscus maniculatus</i>	583	611	EEUU
<i>Akodon cursor</i>	3700	1900	Brasil
<i>Calomys venustus</i>	710	588	Argentina
<i>Akodon molinae</i>	1148	776	Argentina
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	9050	3450	Argentina